

УДК 581.524.441

© Е. Б. Постелова

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ  
И КЛАССИФИКАЦИЯ ЭКОТОПОВ РАЙОНА ОЗЕРА  
ЛЕВИНСОН-ЛЕССИНГА (ГОРЫ БЫРРАНГА, ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ТАЙМЫР)**

E. B. POSPELOVA. THE ECOLOGICAL ANALYSIS OF VASCULAR FLORA  
AND CLASSIFICATION OF ECOTOPES OF LEVINSON-LESSING LAKE REGION  
(BYRRANGA MOUNTAINS, CENTRAL TAIMYR)

Проведен экологический анализ флоры сосудистых растений (263 вида) участка горной территории Центрального Таймыра по 4 ведущим факторам — увлажнению, дисперсности грунта, богатству почвы и условиям снегового укрытия. На основе экологических свойств и фитоценотической приуроченности видов выделена 21 эколого-ценотическая группа (горные, тундровые, луговые, болотные виды с разной амплитудой). Построена схема классификации типов экотопов ранга фации — урочища с учетом данных экологического и эколого-ценотического анализа, за основной фактор принят интегральный показатель уровня летней теплообеспеченности, дальнейшее подразделение проводилось по другим факторам.

**Ключевые слова:** горные тундры, Таймыр, флора сосудистых растений, типы экотопов, классы экотопов, экологический анализ флоры, эколого-ценотический анализ флоры, географический анализ флоры, эколого-ценотические группы.

Флористическое разнообразие любой территории обусловлено рядом причин, среди которых одной из наиболее важных является количество экологически различающихся местообитаний (экотопов) и разнообразие степени проявления факторов среды в их пределах и между ними. Флористическое богатство сообществ отдельных экотопов (альфа-разнообразие) обусловлено экологической неоднородностью последних на микро- иnanoуровне, флористическая специфика экотопов и различия между ними (бета-разнообразие) — экологической неоднородностью на мезо- и макроуровне, т. е. различиями по градиенту экосистем (Уиттекер, 1980). Определяющим фактором распределения экологических градиентов в Арктике, где их малейшие колебания могут влиять на состав и структуру сообществ, является рельеф. Наибольшее влияние имеет он в горной части, где смена высот и экспозиций, крутизны склонов и формы вершин обуславливают крайнее экологическое разнообразие местообитаний. Большую роль играют также состав породы и степень ее выветрелости, изменяющаяся по мере развития криогенных и эрозионных процессов (наличие и мощность рыхлого чехла).

Сформированные деятельностью морфогенетических (в Арктике в основном криоморфогенетических) процессов местообитания («энтопии») заселены видами растений с экологическими потребностями, соответствующими условиям, сложившимся здесь под влиянием этих процессов. Исходя из этого, типизировать эти местообитания можно либо на литогенно-субстратной основе, как это делает Ю. П. Кожевников (1996), выделяя ландшафтные экофоны, либо на основе градиентного анализа, т. е. уже исходя из степени проявления экологических факторов, первично обусловленных характером рельефа и субстрата и в свою очередь влияющих на состав их парциальных флор.

Систематизация экотопов может проводиться разными путями, принимая за основу либо свойства их растительности и флоры, либо то же в сочетании со свойствами местоположения, либо свойства местоположения (Юрцев, 1994). Боль-

шинство авторов, проводивших исследования в этом направлении, придерживались первого и второго пути (Галанин, 1973; Марина, 1987; Хитун, 1989, 1994).

Я попыталась систематизировать набор экотопов территории окрестностей оз. Левинсон-Лессинга (центральная часть гор Бырранга, Таймыр, 73°30' с. ш., 98°35' в. д.), основываясь на свойствах местоположения, поскольку в условиях горной Арктики роль биоты далеко не во всех случаях является трансформирующей по отношению к абиотической среде в отличие от равнинных тундр. Поэтому при соблюдении общепринятых принципов типизации экотопов (Юрцев, 1994) в основу предлагаемой системы положены все же абиотические факторы: уровень теплообеспеченности и увлажнения, степень проявления которых обусловлена положением в рельефе, литогенной основой и современными морфогенетическими процессами с учетом данных экологического и ценотического анализа флоры. Флористическое обследование района оз. Левинсон-Лессинга проводилось в 1993 (Поспелова, 1995) и в 1996 гг., когда список был пополнен 35 видами; общая площадь территории около 600 км<sup>2</sup>. В результате составлен аннотированный список флоры, а также выявлен общий характер распределения растений по типичным экотопам, представляющим 2 ландшафта.

Территориально преобладающий ландшафт района — горные сооружения, сложенные разнообразными породами, в частности довольно крупные площади заняты выветрелыми известняками с крайне своеобразной флорой. Растительность гор имеет выраженную поясность, распределение сообществ в целом зависит от абсолютной высоты и субстрата, на круtyх склонах большую роль играют экспозиция и защищенность от господствующих ветров. В верхнем и среднем поясах преобладающую площадь занимают травяно-лишайниковые и травяные горные пустыни, кустарничковые и травяно-кустарничковые горные тундры, в защищенных местах — фрагменты травяно-кустарничково-моховых тундр. В нижнем поясе последние преобладают, занимая седловины, пологие склоны и уступы нагорных террас; только в южной части развиты сообщества с обилием стелющейся *Salix reptans*.<sup>1</sup> Крутые теплые склоны часто заняты травяной и кустарничково-травяной растительностью (луга, криофитно-степные группировки), на более пологих развиты деллевые (линейно-термокарственные) комплексы разных стадий развития. По всему профилю распространены очень характерные, хотя и малые по площади экотопы: глыбовые развалы, скальные останцы, нивальные ниши.

Интраzonальная растительность второго ландшафта — межгорной депрессии оз. Левинсон-Лессинга и долин рек Ледяной и Красной, располагающихся соответственно к югу и к северу от озера, в целом довольно сходна, лишь небольшие флористические различия подчеркивают их разное географическое положение. В долинах преобладает луговая (на пойменных галечниках и обрывах пойменных уровней) и болотная (на террасах) растительность, на высоких уровнях поймы обычны мохово-дриадовые и ивово-дриадово-моховые тундры. На останцах озерных террас в зависимости от степени выветрелости субстрата развиты либо кустарничковые (дриадовые), либо моховые тундры.

Локальная флора (ЛФ) территории включает 263 таксона; конкретная флора (КФ) горного ландшафта — 227 видов, КФ межгорной котловины — 200.

В состав ведущей десятки входят семейства, обычные для флор арктического типа, но их соотношение несколько отличается между двумя КФ. Преобладающие в типичных арктических флорах семейства *Poaceae* и *Brassicaceae* в обеих КФ занимают 1—2-е места; разнообразие семейств *Cyperaceae* и *Ranunculaceae* увеличивается в депрессии, где, напротив, сильно снижается богатство *Asteraceae* (3-е место по численности в горной КФ) и *Rosaceae*, представленных в основном горными видами. Необычно высокая для горных ландшафтов роль *Cyperaceae* (4-е место) обусловлена наличием известняковых массивов и прогреваемых склонов, служащих специфическими экотопами для кальцефильных (*Carex atrofusca*, *C. macrogyna*, *C. redowskiana*) и петрофильных теплолюбивых (*C. melanocarpa*, *Kobresia myosuroides*).

<sup>1</sup> Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

*des*) осоковых. Тем не менее 21 % представителей семейства встречается только в умеренно арктической флоре депрессии, а у *Ranunculaceae* этот показатель составляет 43 %. Напротив, 27 % *Asteraceae*, 50 % *Rosaceae* и 43 % *Papaveraceae* встречены только в горах; среди ведущего сем. *Brassicaceae* 21 % видов характерны тоже только для гор, так что наличие этих семейств в числе ведущих подчеркивает общий горный характер флоры. По общему числу семейств (27 и 28), а также по богатству первых 10 семейств (76 % — в горах, 79 % — в депрессии) обе КФ близки. Доля 1—2-видовых семейств составляет 39—40 %. Специфика на уровне семейств проявляется слабо.

Анализ состава ведущих родов подчеркивает тенденции, проявляющиеся на уровне семейств: горно-арктические роды *Draba* и *Saxifraga* выдвигаются на первые 2 места в КФ гор, за ними следуют *Carex*, *Pedicularis*, *Poa*, *Papaver*. В депрессиях на первое место выходит род *Carex*; *Draba* и *Saxifraga* занимают 2—3-е места, далее идут *Pedicularis*, *Ranunculus*, *Salix*, сильно снижается разнообразие родов *Poa* и *Potentilla*. На родовом уровне флористические различия между ландшафтами проявляются сильнее. Горная КФ богаче и по числу родов в целом, и по количеству 1—2-видовых родов. Видовая насыщенность ведущих 10 родов выше в депрессии, меньше здесь доля маловидовых родов, только 4 специфичны для депрессии (для горного ландшафта специфичны 15 родов).

Коэффициент сходства Сёренсена-Чекановского для флор гор и депрессии составляет 79 %, т. е. обе КФ достаточно оригинальны по видовому составу — 16 % видов первой и 12 % — второй встречаются только в «своем» ландшафте. Сходство на уровне родов составляет 85 %, на уровне семейств — 89 %.

В географическом отношении ЛФ характеризуется ведущей ролью видов криофитной группы: арктических — 19 %, метаарктических — 32, арктоальпийских — 23 %. Для такой широты довольно необычен высокий процент гипоарктических и boreальных видов, но они в основном сосредоточены в депрессии и составляют в КФ этого ландшафта больший процент, нежели в горном. Напротив, доля криофитов, особенно эварктов и гиперарктов, в горах значительно выше. Арктоальпийские и метаарктические виды составляют в каждой КФ более половины, причем если доля первых примерно одинакова, то вторые, как и эваркты, снижаются в КФ депрессии.

Среди долготных групп ядро всех КФ составляют циркумполярные виды (40—50 %), значительна доля сибирских и восточносибирских видов. Бросается в глаза, что доля широко распространенных видов увеличивается в депрессии, а видов восточного склада, включая заходящие в Америку, наоборот, более значительна в КФ гор. Это подчеркивает флористическое своеобразие горных сооружений Бырранги и ее более тесные связи с горными массивами Восточной Сибири (низовья р. Лены, Чукотка), нежели с западными.

Исходя из данных приведенного анализа, ЛФ в целом можно охарактеризовать как горную, типично арктическую, сибирскую с усилением роли циркумполярного гипоарктического и boreального элемента в ландшафте депрессии и арктического сибирского континентального — в горах.

На основе данных более 200 ландшафтно-геоботанических описаний и маршрутных записей была выявлена ландшафтная, фитоценотическая и экологическая приуроченность каждого вида. Данная характеристика большинства экотопов с выявлением групп индикаторных видов. Эколо-ценотический анализ (Юрцев, 1968) позволил выявить группы видов, имеющих различную экологическую амплитуду и активность в разных ландшафтных выделах. Отношение видов к степени проявления каждого фактора выявлялось на основании анализа описаний и полевых наблюдений, при которых ей давалась балльная оценка.

За основу экологического анализа флоры взята схема Б. А. Юрцева (1968). Анализ был проведен по градиентам ведущих факторов среды: 1) увлажнение; 2) механический состав (дисперсность) грунта, определяющий дренированность и во многом термический режим почвы в течение вегетационного периода; 3) «богатство» почвы; 4) степень заснаженности. Относительное богатство почвы определялось, исходя из характера ведущего почвообразовательного процесса. По опыту наших исследований,

при которых показатель богатства определялся по отношению С/N и степени гумификации (Поспелова, Телеснина, 1997), наиболее богаты развитые почвы дернового ряда (горные, тундровые, аллювиальные дерновые), имеющие реакцию, близкую к нейтральной, при этом богатство почв прямо связано с мощностью органогенного горизонта; наименее богаты кислые болотные почвы, а также нейтральные горные примитивные почвы пустынь и куртинных тундр верхнего пояса, промежуточное положение занимают слабокислые и кислые глеевые почвы (от наиболее богатых перегнойных до бедных типичных). При этом оба параметра тесно коррелируют с обилием растений, поставляющих ежегодный листовой опад. Участие отдельных экологических групп в составе локальной и конкретных флор, а также результаты географического анализа их состава даны в табл. 1.

По отношению к увлажнению было выделено 7 групп видов.

1. Ксерофиты — преимущественно малоактивные стенотопные виды наиболее сухих местообитаний.

2. Мезоксерофиты с несколько большей активностью: в горах 11 (*Novosieversia glacialis*, *Papaver polare*, *Draba macrocarpa*, *Potentilla uniflora* и др.), а в депрессии 5 видов относятся к группе активных. Все виды первых 2 групп — облигатные или факультативные петрофиты, большинство их — олиготрофы бедных субстратов, остальные — евтрофные виды развитых горных или аллювиальных дерновых почв.

3. Ксеромезофиты, почти половина которых в горах относится к категории активных (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Minuartia arctica* и др.), многие из них активны и во флоре депрессии; они менее избирательны по отношению к типу и богатству субстрата.

4. Мезофиты, значительную часть которых составляют широко распространенные, активные во всех ландшафтах виды — *Carex arctisibirica*, *Salix polaris*, *Poa arctica*, *Saxifraga nelsoniana* и др., большинство предпочитает щебнисто-мелкоземистый и мелкоземистый субстрат, многие вообще к нему безразличны, как и к богатству почвы.

5. Гигромезофиты и мезогигрофиты разделяются очень условно. Лишь 2 вида широкой амплитуды относятся к группе активных в обоих ландшафтах — *Carex concolor* и *Chrysosplenium sibiricum*, в депрессии их значительно больше (*Eriophorum polystachion*, *Saxifraga hirculus* и др.), экологическая амплитуда по другим факторам широкая, хотя по характеру грунта преобладают виды щебнисто-мелкоземистых субстратов.

6. Гигрофиты, в горах виды этой группы неактивны, в депрессии более трети высоко активны (*Dupontia fisheri*, *Hierochloë pauciflora*, *Carex chordorrhiza*); все они — факультативные и облигатные непетрофиты, олиготрофы торфянистых и мезотрофов тундровых глеевых почв.

7. Гидрофиты — узкостенотопные виды, из них только *Arctophila fulva* и *Pleuroziz sabinii* распространены относительно широко.

В группе ксерофитов абсолютно преобладают виды арктической группы, причем исключительно сибирские (циркумполярные виды, всегда абсолютно доминирующие в арктических флорах, составляют здесь всего 5 %). Доля гипоарктических видов во всех группах (кроме первой) примерно равна, а boreальных резко возрастает в последних 3 группах гигрофитного склада, составляя здесь более 1/4 состава групп. По мере увеличения потребности в увлажнении в группах увеличивается доля циркумполярных и широко распространенных видов, а в сухолюбивых группах выше процент сибирских (в широком смысле) видов. Это подчеркивает сибирскую, континентальную специфику горной флоры, сформировавшейся, по всей видимости, в более раннее время за счет арктических и арктоальпийских видов восточносибирского происхождения; флора депрессии, более молодого геологического образования, формировалась позже, уже с активным участием видов более широкого ареала. Проникновение на север по долинам мезофильных и гигромезофильных гипоарктических и boreальных видов — процесс, продолжающийся до сего времени, о чем

### Характеристика экологических групп (ЭГ) видов

ЭГ видов по ведущим факторам	Характеристика экологических групп (ЭГ) видов				Доля долготных групп в ЭГ, %								
	ЛФ	КФ гор	КФ депрессии	Доля ЭГ от состава флор, %	Доля термоклиматических групп в ЭГ, %	гемикриофитов (арктических)	криофитов (арктических)	некриофитов (бореальных)	широкумольлярных	свразиатских	азиатско-американских	азиатских	восточносибирских
По отношению к условиям увлажнения:													
ксерофиты	7	8	2	94	6	0	5	0	33	11	51		
мелоксерофиты	15	17	8,5	77	20	5	44	5	18	11	18		
ксеромезофиты	21	24	18	86	9	5	34	5	5	29	16		
мелозофиты	28	36	24	71	22	7	38	25	8	8	19		
гигромезофиты	19	23	20	76	18	6	54	27	3	21	11		
мелогигрофиты	8	4	12	56	18	25	44	12	19	25	0		
гигрофиты	2	1	2,5	52	19	29	71	5	14	9	0		
гидрофиты				40	20	40	60	40	0	0	0		
По отношению к механическому составу субстрата:													
облигатные петрофиты	17	19	10	71	18	11	22	4	24	13	35		
факультативные петрофиты	25	29	21	86	11	3	42	11	8	20	15		
факультативные некапитативные петрофиты	30	31	28	74	19	6	37	20	8	18	17		
облигатные и необлигатные к субстрату	18	10	23	48	27	25	58	14	15	8	4		
безразличные к субстрату	10	11	13	100	0	0	54	15	4	19	8		

По отношению к богатству почвы:	При отсутствии щебнистых почв								При наличии щебнистых почв																	
	олиготрофы щебнистых почв	10	39	29	86	34	39	11	3	14	52	55	33	66	8	15	11	3	38	38	60	24	48	40	56	20
олиготрофы кислых болотных почв	16	17	20	69	26	23	11	8	12	92	0	7	10	2	16	6	0	0	0	0	7	10	20	25	0	0
мезотрофы	31	30	25	66	23	21	11	9	11	91	0	93	88	68	69	100	11	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
эвтрофы	9	11	12	92	0	0	0	0	0	0	0	13	29	41	14	2.2	11	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
безразличные к богатству почвы:												11	25	49	12	2	11	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1

говорит их крайне неравномерное распределение по территории (*Ranunculus propinquus*, *Polemonium boreale*, *Carex rotundata* и др.).

По отношению к механическому составу субстрата выделено 5 групп видов: 1) облигатные петрофиты (только на щебнисто-каменистых участках) наиболее активны в горном ландшафте (25 % петрофитов относятся здесь к категории активных видов), хотя ценотически активные петрофиты свойственны также галечникам рек и озерам (*Chamaenerion latifolium*, *Artemisia borealis* и др.), большинство их сухолюбивы (ксерофиты и мезоксерофиты) и олиготрофны; 2) факультативные петрофиты, предпочитающие щебнистые грунты, но часто встречающиеся и на более дисперсных; 3) факультативные непетрофиты, предпочитающие дисперсные суглинистые почвы, но часто растущие на щебне; 4) облигатные непетрофиты (только на суглинках или торфянистых почвах); 5) виды эвритопные, в целом безразличные к субстрату. 1-я и 2-я группы наиболее активны в горах, 3-я и 4-я — в депрессии; в состав 5-й группы входят виды, активные в обоих ландшафтах. Арктические (в широком смысле) виды преобладают везде, кроме группы облигатных непетрофитов, где гипоарктические и бореальные виды составляют вместе 52 %. Доля циркумполярных видов в группе облигатных петрофитов составляет всего 21 %, в то время как восточносибирских и сибирских — 56 %; среди облигатных непетрофитов наблюдается обратная картина: преобладание циркумполярных видов (58 %) и низкая доля сибирских (12 %). В «промежуточных» группах их соотношение примерно равно.

По отношению к богатству (типу) почвы также выделяются 5 групп: 1) олиготрофы бедных щебнистых примитивных горных и аллювиальных почв, где процесс почвообразования практически отсутствует или только начинается и идет по дерновому типу; 2) олиготрофы кислых холодных болотных торфянистых глеевых почв; 3) мезотрофы, предпочтитающие зональные тундровые глеевые почвы с развитым профилем; 4) эвтрофные виды дерновых и торфянистых неглеевых почв, как горных, так и аллювиальных; 5) безразличные к богатству почвы.

Следует отметить, что только для олиготрофных видов 1-й и 2-й групп наблюдается определенная избирательность к ландшафту (соответственно горному и долинному — в своих ландшафтах они более активны), мезотрофы, эвтрофы и безразличные к богатству почвы виды распределены практически одинаково в обоих и одинаково активны как в горах, так и в депрессии. Наиболее специфична группа эвтрофных видов, куда входят виды, весьма разнообразные по потребности к другим факторам, т. к. их специфические экотопы очень контрастны: горные и долинные луга, как сухие (остепненные) так и переувлажненные (прирученные луговины), мокрые эвтрофные шлейфы в нижнем поясе, включая карбонатные, субнивальные кустарничковые тунды на тундровых дерновых почвах, отчасти висячие болотца в горах. Их объединяет только требовательность к высокому содержанию доступной органики и элементов-биофильтров (NPK), свойственному дерновым почвам разной степени увлажнения и механического состава.

Виды криофитного склада (арктические) преобладают во всех группах, кроме олиготрофов кислых почв, где довольно высока роль геми- и некриофитов. Однако последние составляют 31 и 33 % соответственно также в группе мезо- и эвтрофных видов, что подчеркивает их преимущественное произрастание в нижнем поясе гор и депрессии, где в основном сосредоточены гипоарктические и бореальные виды флоры. Что касается долготного спектра выделенных групп, то он также весьма разнообразен, хотя следует отметить более высокую роль восточносибирских и вообще сибирских видов в группе олиготрофных примитивных почв и эвтрофных, т. е. преимущественно горных видов. Циркумполярные виды резко преобладают среди олиготрофов кислых почв и толерантных видов, т. е. собственно тундровых и тундрово-болотных.

Наконец, по отношению к снеговому режиму четко выделяются 3 группы: хионофобы, гемихионофилы и хионофилы (олиго-, мезо- и макрохионные виды в общепринятой трактовке); однако хионофобы и хионофилы можно разделить соответственно на подгруппы по отношению к равномерности распределения снега и быстроты таяния. Среди хионофобных видов я выделяю следующие подгруппы. 1. Собственно хионофобы (эухионофобы) — растения очень слабо и неравномерно заснеженных мест, практически все приурочены к горам, хотя почти половина этих видов встречается и в соответствующих экотопах депрессии. 2. Гемихионофобы — растения слабо, но все же постоянно заснеженных мест (горных тундр, плоских седловин, пологих верхних частей склонов). Это преимущественно мезоксеро- и ксеромезофиты, по отношению к богатству почвы в этой группе отсутствуют мезотрофы и олиготрофы кислых почв, отношение к характеру субстрата разнообразно, хотя преобладают все же петрофиты. 3. Гемихионофилы — довольно условная группа видов, требовательная к умеренной заснеженности, т. е. в основном сосредоточенные в депрессии и нижнем поясе гор, на слабо вогнутых горных седловинах, на относительно защищенных склонах и уступах горных террас. Отношение к другим факторам среди них самое разнообразное, хотя наблюдается слабое преобладание мезофильных непетрофитов, мезотрофного и эвтрофного склада. Среди хионофильных видов я выделяю также 2 подгруппы. 4. Хионофилы произрастают в хорошо заснеженных и быстро освобождающихся от снега экотопах: у подножий склонов, на вогнутых шлейфах, у подножий озерных террас. Это очень специфичная группа преимущественно горных и тундровых видов, многие из которых находятся в нашем районе близ северного предела расселения (гипоарктические эрикоидные кустарнички), сюда же относятся реликтовые папоротники. Как крайне сухолюбивые, так и гигрофильные виды среди них не представлены, преобладают мезофиты и гигромезофиты, по отношению к богатству — мезо- и эвтрофы. 5. Гиперхионофилы (эухионофилы, нивальные виды) специализированы исключительно к условиям короткого вегетационного периода из-за мощного и долго залеживающегося снежного покрова. Специфические экотопы — нивальные ниши северных склонов по всему горному профилю, в депрессии — глубокие овраги и байджараховые массивы. Все виды этой небольшой группы — гигромезофиты. Виды криофитной (арктической) группы

преобладают среди хионофобов и гемихионофобов, а также гиперхионофилов (нивальные эваркты, по: А. И. Толмачев, 1962). Среди гемихионофилов и хионофилов больше гипоарктов и boreальных видов, преобладают циркумполярные виды; наибольшее участие видов сибирской группы (и наименьшее — циркумполярной) свойственно хионофобам.

Крупным ландшафтным выделам, приблизительно ранга местности, в которых преобладает определенный тип (или несколько близких типов) растительности, в целом соответствуют свиты видов, наиболее активно участвующих в сложении растительного покрова. На исследованной территории можно выделить несколько таких условных типов: горные пустыни и арктические травяно-кустарничковые тундры, моховые тундры (северный вариант субарктических), болота, луга. С ними тесно сопряжены вышеуказанные свиты, причем даже эвритопные виды имеют свой ценотический и экологический оптимум в одном из типов, а на участки, занятые другими, заходят только при наличии соответствующих экологических ниш. Эти группы, генетически и экологически связанные с определенными ландшафтными типами, я назвала ландшафтно-фитоценотическими свитами (ЛФС) — горные (50 видов), тундровые (85), болотные (44), луговые (84). Для некоторых видов отнесение к той или иной группе условно из-за спорадического распределения, некоторые виды в горах «ведут себя» нетипично: их экотопы сильно отличаются от свойственных им на равнинах.

На основании приведенного экологического анализа, а также с учетом широты экологической амплитуды и активности видов в пределах каждого ландшафтного выдела можно разделить ЛФС на эколого-ценотические группы (ЭЦГ), тесно сопряженные уже с определенными классами экотопов, которые соответствуют оптимуму их произрастания (хотя спектр экотопов, освоенных входящими в них видами, зачастую намного шире); характеристики всех выделенных ЭЦГ приведены в табл. 2. Следует подчеркнуть, что если ЛФС — объективные объединения видов, сопряженные с соответствующими экотопами на больших территориях, то ЭЦГ выделены только для данного участка, за его пределами многие виды в разной степени могут менять свой экологический оптимум (так, в горах, на северном пределе распространения, обычным тундровым кустарникам — *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *Pyrola grandiflora* и другим свойственна петрофильность).

ЛФС горных видов (4 ЭЦГ) составлена ксерофитами и мезоксерофитами, видами петрофильными, избегающими застойного увлажнения и кислых почв. Они избегают также сомкнутых сообществ и приурочены к наиболее экстремальным условиям обитания, преимущественно к пустыням и кустарничковым тундрам вершин и верхних частей склонов, в депрессии спорадичны.

Тундровые виды, генетически связанные с зональным типом растительности, характеризуются наиболее разнообразной экологией и широкой ценотической амплитудой (7 ЭЦГ). Оптимум их произрастания — равнины и нижний пояс гор с щебнисто-мелкоземистыми и мелкоземистыми грунтами — приходится на «средние» по всем факторам условия, они избегают крайне сухих и щебнистых участков и требовательны к наличию моховой дернины, хотя бы и слаборазвитой.

Луговые виды требовательны к богатству почвы, умеренному проточному увлажнению, хорошему снегонакоплению; наиболее тесно связаны с травяными, кустарничково- и кустарничково-травяными сообществами горных склонов и речных долин. По широте амплитуды (в основном по увлажнению) и ценотической приуроченности к горным или долинным участкам их можно разделить на 5 ЭЦГ.

Болотные виды (5 ЭЦГ) связаны с застойно переувлажненными сообществами долин, реже нижнего пояса гор. Общие свойства их — гигрофильность, приуроченность к кислым (кроме горно-лугово-болотной ЭЦГ) торфянистым почвам, для большинства характерна узость эколого-ценотической амплитуды.

Приводимый ниже перечень экотопов исследованной территории составлен на основе крупномасштабной ландшафтной карты, составленной М. А. Анисимовым (НИИ Арктики и Антарктики) и И. Н. Поспеловым (Институт проблем экологии и

ТАБЛИЦА 2

Характеристики эколого-ценотических групп видов флоры (в скобках — наиболее типичные представители)

Ландшафтно-фитоценотические свиты (ЛФС) и входящие в них эколого-ценотические группы (ЭЦГ)				
Горная ЛФС (Г)	Тундровая ЛФС (Т)	Луговая ЛФС (Л)	Болотная ЛФС (Б)	
Г1. Горные виды широкой амплитуды, встречающиеся от верхнего альпийского до галечников ручьев ( <i>Novosibiraea glacialis</i> , <i>Papaver polare</i> , <i>Stellaria saxifraga spinulosa</i> , <i>S. glauca</i> , <i>Lloydia serotina</i> , <i>Festuca brachyphylla</i> , <i>Carex misandria</i> , <i>Gastrolachnus involucrata</i> , <i>Oxytropis nigrescens</i> )	Т1. Тундровые ксеромезофильные темнотрофы широкой амплитуды ( <i>Dryas integrifolia</i> , <i>Salix arctica</i> , <i>Saxifraga spinulosa</i> , <i>S. oppositifolia</i> , <i>Carex cespitosa</i> , <i>Carex nivalis</i> , <i>Draba subcapitata</i> , <i>Potentilla uniflora</i> )	Л1. Ксеромезофильные стено-топные и темнотенотопные горно-луговые петрофиты (широкий амплитуды) ( <i>Thalictrum alpinum</i> , <i>Potentilla prostrata</i> , <i>Poa glauca</i> , <i>Arnica lilijii</i> , <i>Tephroseris tundricola</i> , <i>Festuca auriculata</i> , <i>Elymus vassiljevii</i> , <i>Trisetum spicatum</i> )	Б1. Горно-лугово-болотные мезотрофные стено-топные горно-луговые петрофиты (широкий амплитуды) ( <i>Caltha arctica</i> , <i>Carex concolor</i> , <i>Eriophorum polystachion</i> , <i>Chrysosplenium sibiricum</i> , <i>Rumex arcticus</i> , <i>Pedicularis alboalbiata</i> , <i>Tephroseris atropurpurea</i> )	Б2. Тундрово-болотные мезотрофные гигрофиты широкой амплитуды ( <i>Festuca richardsonii</i> , <i>Pedicularis amoena</i> , <i>P. capitata</i> , <i>P. vericillata</i> , <i>Astragalus Pachypleurum alpinum</i> , <i>Astragalus subpolaris</i> , <i>A. tolmaczevi</i> , <i>Draba hirta</i> , <i>Oxytropis middendorffii</i> , <i>O. kargae</i> )
Г2. Горно-пустынные гекистотермные хионофобные эрозионодельные темнотрофные хионефиты (широкий амплитуды, практически безразличные к субстрату) ( <i>Luzula confusa</i> , <i>Salix polaris</i> , <i>Saxifraga cernua</i> , <i>Poa subnivaliana</i> , <i>Eritrichium villosum</i> subsp. <i>pulchrum</i> , <i>Draba macrocarpa</i> )	Т2. Тундровые мезофиты широкой амплитуды, практически безразличные к субстрату ( <i>Luzula confusa</i> , <i>Salix polaris</i> , <i>Saxifraga cernua</i> , <i>Poa subnivaliana</i> , <i>Potentilla abbreviata</i> , <i>P. arctica</i> , <i>P. lapponicum</i> , <i>Eriophorum villosum</i> subsp. <i>orientale</i> )	Л2. Луговые мезофиты широкой амплитуды ( <i>Festuca richardsonii</i> , <i>Pedicularis amoena</i> , <i>P. vericillata</i> , <i>P. capitata</i> , <i>P. subpolaris</i> , <i>Astragalus subpolaris</i> , <i>A. tolmaczevi</i> , <i>Draba hirta</i> , <i>Oxytropis middendorffii</i> , <i>O. kargae</i> )	Б3. Тундрово-болотные мезотрофиты широкой амплитуды ( <i>Caltha arctica</i> , <i>Carex concolor</i> , <i>Eriophorum polystachion</i> , <i>Chrysosplenium sibiricum</i> , <i>Rumex arcticus</i> , <i>Pedicularis alboalbiata</i> , <i>Tephroseris atropurpurea</i> )	Б4. Болотные стено-топные мезотрофиты широкой амплитуды ( <i>Dryopteris villata</i> , <i>P. oederi</i> , <i>Trisetum litorale</i> , <i>Poa alpigena</i> subsp. <i>colpodes</i> , <i>Arctagrostis arundinacea</i> , <i>Gastridochloa taimyrensis</i> , <i>Antennaria lanata</i> , <i>Taraxacum macilentum</i> )
Г3. Горные стено-топные ксеромезофиты (широкий амплитуды) ( <i>Lesquerella arctica</i> , <i>Papaver lecoqii</i> , <i>Taraxacum phytotropum</i> , <i>Bryaya pilosa</i> , <i>Polygonum siliquosum</i> , <i>Puccinellia bryttangensis</i> )	Т3. Тундровые гигромезофиты, облигатные и факультативные нетрофиты моховых тундр ( <i>Salix repans</i> , <i>Eutrema edwardsii</i> , <i>Lagotis minor</i> , <i>Saxifraga hirculus</i> , <i>Pedicularis hirsuta</i> , <i>Gastrolychnis apetala</i> )	Л3. Долинно-луговые мезофиты ( <i>Pedicularis villosa</i> , <i>P. oederi</i> , <i>Trisetum litorale</i> , <i>Poa alpigena</i> subsp. <i>colpodes</i> , <i>Arctagrostis arundinacea</i> , <i>Gastridochloa taimyrensis</i> , <i>Antennaria lanata</i> , <i>Taraxacum macilentum</i> )	Б5. Тундрово-болотные мезотрофиты широкой амплитуды ( <i>Dryopteris villata</i> , <i>P. oederi</i> , <i>Trisetum litorale</i> , <i>Poa alpigena</i> subsp. <i>colpodes</i> , <i>Arctagrostis arundinacea</i> , <i>Gastridochloa taimyrensis</i> , <i>Antennaria lanata</i> , <i>Taraxacum macilentum</i> )	Б5. Болотные гигромезофиты широкой амплитуды ( <i>Equisetum arvense</i> , <i>E. variegatum</i> , <i>Carex lanata</i> , <i>Cardamine microphylla</i> , <i>Petasites medium</i> , <i>E. museinum</i> , <i>Carex chorgorhiza</i> , <i>Calamagrostis holmii</i> , <i>Salix pulchra</i> , <i>Ranunculus lapponicus</i> , <i>Luzula wahlenbergii</i> )
Г4. Горные стено-топные хионофильные фиты глыбовых развалов и скал ( <i>Woodisia glabella</i> , <i>Dryopteris fragrans</i> , <i>Cystopteris fragilis</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Polygonum hybrida</i> subsp. <i>nivicola</i> )	Т4. Тундровые хионофильные мезотрофные мезофиты кассиопеево-моховых тундр ( <i>Cassiope tetragona</i> , <i>Carex quasivaginata</i> , <i>C. melanostachya</i> , <i>Hypoxis arctica</i> , <i>Draba pilosa</i> , <i>Pyrrola grandiflora</i> , <i>Orthilia obtusata</i> )	Л4. Тундровые хионофильные (приручительные) гигромезофиты ( <i>Equisetum arvense</i> , <i>E. variegatum</i> , <i>Carex lanata</i> , <i>Cardamine microphylla</i> , <i>Petasites frigidus</i> , <i>Draba ochroleuca</i> , <i>Pedicularis interioroides</i> )	Б6. Болотные гигромезофиты широкой амплитуды ( <i>Dryopteris villosa</i> , <i>Nipprigia vulgaris</i> , <i>Bartsia alpina</i> )	Б6. Болотные гигромезофиты широкой амплитуды ( <i>Dryopteris villosa</i> , <i>Nipprigia vulgaris</i> , <i>Bartsia alpina</i> )
Г5. Горные стено-топные хионофильные петрофиты полного эрозионного воздействия ( <i>Lepturus</i> )	Т5. Тундровые мезофильные гигромезофиты широкой амплитуды ( <i>Lepturus</i> )	Л5. Луговые горно-долинные эрозионофильные петрофиты полного эрозионного воздействия ( <i>Lepturus</i> )	Б7. Болотные гигромезофиты широкой амплитуды ( <i>Dryopteris villosa</i> , <i>Nipprigia vulgaris</i> , <i>Bartsia alpina</i> )	Б7. Болотные гигромезофиты широкой амплитуды ( <i>Dryopteris villosa</i> , <i>Nipprigia vulgaris</i> , <i>Bartsia alpina</i> )

эволюции РАН). В данном контексте под экотопом я подразумеваю реально существующую пространственную единицу, на территории которой преобладающий морфогенетический процесс, криогенный или некриогенный (аллювиальный, эрозионный, золовый), имеет одинаковую интенсивность проявления. В конечном счете именно они контролируют распределение видов растений по экотопам — постоянное воздействие на поверхность, изменение характераnano- и микрорельефа, влияющего на перераспределение тепла и влаги, либо приводит к смене флористических комплексов, либо, напротив, препятствует последнему, т. к. замедляет эндогенную сукцессию. Поэтому одному и тому же типу экотопов свойствена одинаковая растительность и практически идентичный флористический состав. Это соответствует предложенным Юрцевым (1994 : 21, 24) определениям экотопа, как «однородного участка с определенным сочетанием экологических условий (отличным от таковых на соседних участках)», а типа экотопа — как «типа местоположения со специфическим, отличающимся от окружающего, растительным покровом». Горный характер территории обуславливает крайнее разнообразие процессов и формируемых ими экотопов, существенно различающихся по степени увлажнения, теплообеспеченности корнеобитаемого слоя в летнее время, мощности и длительности снежного покрова, богатству субстрата. Все разнообразие экотопов подробно охарактеризовать практически невозможно, тем более что порой они имеют крайне небольшие размеры, но тем не менее резко отличаются по условиям от окружения (например, висячие горные болотца). Именно поэтому в данном случае четкого соответствия мезоэкотопов ландшафтным выделам ранга урочища, как это было отмечено в типичных тундрах на равнине (Поспелова, Поспелов, 1998), не наблюдается. Предлагаемая классификация проведена на основе анализа нескольких экологических градиентов; за ведущий признак принят градиент теплообеспеченности, являющейся лимитирующим фактором развития биоты в Арктике. Теплообеспеченность — интегральный показатель, складывающийся из условий механического состава грунта, от которого зависят аэрация и глубина прорастания; степени дренированности и влажности субстрата, а также положения в рельефе, от которого зависит количество летней инсоляции, степень выхолаживающего воздействия ветра и важнейший в тундрах фактор — снегонакопление. Сложившимся условиям соответствуют преобладающие ЭЦГ, экологический оптимум которых приходится на пространство, занятое экотопами, относящимися к одному классу.

Исходя из вышеизложенного, экотопу в данном случае чаще всего соответствует территориальная единица ранга фации (Исаченко, 1965), но размерность их крайне различна. Кроме того, в мерзлотных ландшафтах не совсем понятно, что, собственно, называть фацией: например, полигональное болото как единый территориаль-

ный комплекс в целом (совокупность полигонов и валиков-бутров) или отдельно полигоны и валики, различающиеся по растительности на уровне типа (травяной в первом случае и моховой — во втором). Принятый в ландшафтovedении примат геологического строения в нашем случае также часто не соблюдается; так, различающиеся по происхождению и возрасту горные тундры и тундры останцов озерных террас практически идентичны по характеру современных морфогенетических процессов и, следовательно, по значениям экологических градиентов. Такие типы экотопов, относящиеся к разным ландшафтам, но сформированные одними и теми же процессами, я называю конвергентными, и, как будет показано ниже, они входят в один класс. Несопоставимы экотопы и с геоботаническими выделами (по крайней мере при использовании общепринятой доминантной классификации), так как при единстве флористических комплексов их растительность может порой относиться к разным единицам, и наоборот.

Полевые маршрутные исследования позволили выявить 36 постоянно встречающихся на территории типов экотопов, различающихся по значениям вышеуказанных факторов, а также по флористическому составу — участию в сложении растительности видов выделенных ЭЦГ. По сути дела виды, встреченные в каждом из них, составляют парциальные флоры разных уровней, в основном мезо- и микроуровня, соответствующего в ландшафтной структуре флоре уроцищ или фаций (Юрцев, 1975). Типы экотопов, сходные по экологическим условиям, несмотря на различия в местоположении, а также характеризующиеся сходным флористическим составом растительности, сложенной видами одних и тех же ЭЦГ, объединялись в классы. В свою очередь классы экотопов, характеризующиеся близким уровнем теплообеспеченности (превалирующим показателем считались степень летнего прогревания почвы и мощности деятельного слоя) — таких условных уровней я выделила 5, от холодных до очень теплых, — объединялись в группы классов. Уровень флористического богатства этих единиц возрастает от холодных наиболее бедных (менее 70 видов) до теплых и очень теплых богатых (более 100 видов); причем экотопы, относящиеся к «полярным» группам классов, являются наиболее специализированными и редкими (в понимании Юрцева, 1968) для территории. Если сами экотопы еще можно с натяжкой считать аналогами фации или простого уроцища, то ни классы, ни группы классов экотопов не имеют никакого ландшафтно обусловленного единства и включают конвергентные экотопы, занятые близкой (но далеко не всегда одинаковой) растительностью.

Ниже приводится перечень выделенных типологических единиц экотопов.

**I. Группа классов холодных флористически бедных экотопов.** Этой группе свойственна нестабильность поверхности, подверженной интенсивной криогенной сортировке, ветровой корразии, осыпным процессам, нивации, поэтому здесь преобладают эрозиофилы, отсутствующие или редкие в моховых тундрах; растительность травяная, лишайниковая или кустарничковая, имеет куртинную структуру. Флора составлена преимущественно видами горной ЛФС с участием тундровых. Подразделяется на 2 класса.

**Класс А.** Очень слабо заснеженные дренированные сухие экотопы вершин и их склонов. Почвенный покров практически отсутствует. Отдельные куртины горных петрофитов занимают не более 3—10 % площади, в пустынях преобладают накипные и кустистые (*Alectoria ochroleuca*) лишайники и некоторые мхи, в тундрах состав несколько обогащен за счет эвритопных тундровых трав (*Poa arctica*, *Minuartia arctica*), характерен фрагментарный моховой покров. На осыпях развиты лишь отдельные дернины *Poa glauca*, *Papaver polare* и других видов с мощными корневыми системами. Флора этого класса представлена почти целиком горными видами (Г1, Г2), ядро ее составляют доминанты — *Novosieversia glacialis* и *Papaver polare*, виды гемиэвритопные, но наиболее активные именно здесь. Из характерных гемистенотопных видов следует отметить *Potentilla uniflora*, *Stellaria crassipes*, *Draba alpina*, *D. pauciflora*, *Cardaminopsis petraea*; почти только для этих экотопов отмечены (иногда в значительном обилии) *Poa pseudoabbreviata*, *Potentilla subvahliana*. Типы

**экотопов** (для типов экотопов дается сплошная нумерация): 1) высокогорные пустыни (350—550 м над ур. м.); 2) высокогорные куртинные травяные и ивково-травяные тунды; 3) голые осыпи, практически лишенные почвенного и растительного покрова.

**Класс Б. Сильно и долго заснеженные, влажные, нивальные экотопы с фрагментарным растительным покровом.** Бедные, слаборазвитые дерновые почвы. Характерно сочетание горных петрофитов ( $\Gamma_1, \Gamma_2$  — *Stellaria crassipes, Saxifraga oppositifolia, S. cespitosa, Draba fladnizensis, D. alpina*) с тундровыми гиперхионафильными видами ( $T_6$ ), приспособленными к краткому периоду вегетации (*Saxifraga hyperborea, S. tenuis, Phippsia algida, Ranunculus rugmaeus*), для них характерны также хионофильные кустистые лишайники (*Cetraria delisei, Cladina sylvatica*). Типы экотопов: 4) высокогорные нивальные склоны; 5) сырье нивальные ниши под крупными снежниками; 6) высокогорные галечники ручьев.

Объединение в одну группу диаметрально противоположных по снеговому режиму классов экотопов не случайно, поскольку как недостаток, так и избыток снега однозначно отрицательно сказывается на развитии растительности (Толмачев, 1986). Кроме того, в летнее время эти местообитания действительно наиболее холодные, хотя и по разным причинам: в одном случае из-за постоянного ветрового пресса, в другом — из-за температурного режима, складывающегося при таянии горных снежников.

**II. Группа классов умеренно холодных флористически бедных экотопов гор и депрессий.** Она включает 5 классов в соответствии с увлажнением, почвами, стабильностью субстрата и интенсивностью морфогенеза поверхности. Флористически более разнообразна, но флора представлена в основном широко распространенными горными, тундровыми и болотными видами. Сюда входит большинство обычных, часто встречающихся экотопов, вследствие чего флористическая специфика выражена слабо. Преобладающие типы растительности — кустарничковый, моховой, гигрофильно-травяной.

**Класс А. Умеренно-сухие, малоснежные, щебнисто-мелкоземистые экотопы с горными дерновыми слаборазвитыми почвами.** Криогенное выветривание, ветровая и снежная корразия менее интенсивны, чем в вышеописанных вершинных пустынях, растительность более сомкнутая (до 50—60 %), на сырых местах моховая дернина довольно мощная. Характерно сочетание горно-тундровых ( $\Gamma_1$ ) и тундровых широко распространенных видов ( $T_1, T_2$ ) с эрозиофильными, приуроченными в природе к пятнам и полосам голого грунта. Ядро флоры составляют *Salix polaris, Carex misandra, Deschampsia brevifolia*, обычны *Draba pauciflora, Myosotis asiatica, Cerasitum beeringianum*. Типы экотопов: 7) среднегорные травяно-кустарничково-моховые медальонные и пятнистые тунды; 8) горные деллевые комплексы первых стадий развития.

**Класс Б. Умеренно сухие и заснеженные щебнистые экотопы с аллювиальными дерновыми почвами.** Обычно сочетание горных и тундровых петрофитов ( $\Gamma_1, T_1$  — *Eritrichium villosum* s. l., *Saxifraga spinulosa, S. glutinosa, S. cespitosa, Draba alpina*) с тундрово-луговыми ( $L_4$  — *Equisetum arvense, Oxygraphis glacialis*) и горно-луговыми ( $L_1$  — *Papaver pulvinatum, Erysimum pallastii, Thalictrum alpinum*) видами. Криогенные процессы практически законсервированы. Тип экотопа: 9) крупнополигональные мохово-кустарничковые тунды низких озерных террас.

**Класс В. Умеренно увлажненные и заснеженные, мелкоземистые экотопы кустарничково-осоково-моховых пятнистых тундр с тундровыми глеевыми перегнойными почвами.** Растительность сомкнутая, пятна занимают не более 15—20 %. Ядро флоры — широко распространенные тундровые виды ( $T_2, T_3$ ) *Salix reptans, Carex arctisibirica, Arctagrostis laevis*, *Endocellion sibiricum* и др. Процессы пятнообразования заторможены, пятна застаивающие. Из современных криогенных процессов имеет значение только начальный термокарт, выражавшийся в формировании отдельных сырых западин, благодаря чему во флоре довольно хорошо представлены тундровые и болотные гемиэвритопные мезогигрофильные и гигрофильные виды ( $T_3, B_2$ ) — *Eriophorum polystachion, E. scheuchzeri, Juncus biglumis, Lagotis minor, Pedicularis hirsuta* и др. Класс включает в себя конвергентные типы экотопов:

10) горных седловин; 11) высоких озерных террас и конусов выноса ручьев; 12) горные среднеразвитые деллевые комплексы.

Класс Г. Сильно (но не застойно) увлажненные, щебнисто-мелкоземистые, хорошо, но неравномерно заснеженные экотопы нижних частей горных склонов с богатыми горными почвами. Преобладающий морфогенетический процесс, обуславливающий проточное увлажнение — размыв по линейному термокарсту или долинам ручьев, идет достаточно активно. Растительность сомкнутая, гигрофильная, мохово-осоковая, часто в сочетании с кустарничково-осоково-моховой на микроповышениях, почвы богатые за счет обильного твердого стока с гор и проточного увлажнения в сочетании с травяной растительностью. Флористический комплекс представлен специализированными тундровыми (Т7) эвтрофными гигрофитами (*Eriophorum callitrich*, *Oxytropis mertensiana*, *Epilobium davuricum*) в сочетании с лугово-тундровыми нивальными (Л4) и лугово-болотными (Б1) видами (*Equisetum variegatum*, *Carex lachenalii*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *Cardamine microphylla*, *C. pratensis*, *Draba ochroleuca*), в том числе кальцефильными (*Carex redowskiana*), болотными гигрофитами Б2, Б3 (*Carex concolor*, *Eriophorum polystachion*); значительно участие гигромезофильных тундровых (Т3) видов (*Lagotis minor*, *Ranunculus nivalis*). Типы экотопов: 13) деллевые комплексы поздних стадий развития; 14) эвтрофные шлейфы склонов разной степени оторфованности; 15) нивальные болотца под склонами, лужайки вдоль горных ручьев; 16) горные болотца на уступах нагорных террас.

Класс Д. Переувлажненные болотные экотопы долин и озерных террас, заторфованные, умеренно—хорошо заснеженные с кислыми бедными болотными торфянистыми почвами. Криогенные процессы — развитие повторно-жильных льдов и термокарст — активны, ведут к избыточному застойному увлажнению, заторфовыванию, интенсивному оглеению почвы. Флористическим своеобразием отличаются только заболоченные озерные марши, находящиеся в зоне стока с известняков. Набор видов хотя и беден, но довольно специфичен, в нем представлены болотные и тундрово-болотные гигрофиты (Б2, Б3, Б4 — *Carex concolor*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum polystachion*, *Juncus biglumis*, *Caltha arctica*, *Chrysosplenium sibiricum*, *Saxifraga foliolosa*, *Pedicularis albolaibata* и др.), тундровые и тундрово-болотные гигромезофиты (Т3, Б3 — *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Calamagrostis holmii*), водные (*Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Pleuropogon sabinii*), на приозерных маршах обильны лугово-болотные мезоэвтрофы (Б1 — *Juncus castaneus*, *J. triglumis*, *Carex marina*, *C. saxatilis* subsp. *laxa* и др.). Типы экотопов: 17) гомогенные болота низких террас; 18) комплексные (полигонально-валиковые, плоскобугристые) болота высоких террас; 19) заболоченные озерные марши с наличием карбонатного стока.

III. Группа классов умеренно теплых, дренированных, флористически умеренно богатых экотопов нижнего (реже среднего) пояса гор и озерных террас. Сюда относятся щебнистые и мелкоземисто-щебнистые сухие участки различных высотных уровней, интенсивность криогенных процессов (криогенное выветривание в сочетании с ветровой корразией, местами начальные стадии линейного термокарста) невелика. Преобладающий тип растительности — кустарничковый. Флористически богаче предыдущих, так как при преобладании видов тундровой и горной ЛФС обогащена луговыми. Основу флористического ядра составляет *Dryas punctata* и сопутствующие горные и тундровые петрофиты и гемипетрофиты. Включает 4 класса.

Класс А. Умеренно сухие, мало—умеренно заснеженные щебнистые экотопы мохово-разнотравно-бриадовых пятнистых тундр с дерновыми слаборазвитыми довольно богатыми почвами. Криогенные процессы заторможены. Во флоре преобладают горно-тундровые и тундровые (Г1, Т1) петрофильные виды (*Dryas punctata*, *Saxifraga glutinosa*, *S. spinulosa*, *Oxytropis nigrescens*, *Papaver polare*, *Pedicularis dasyantha*), а также горно-луговые (Л1) и луговые (Л2 — *Oxytropis karga*, *Astragalus subpolaris*, *Draba cinerea* s. l., *Papaver pulvinatum*, *Silene paucifolia* и др.). Класс включает в себя конвергентные типы экотопов: 20) нижнего пояса гор; 21) высоких озерных террас.

**Класс Б.** Умеренно увлажненные, слабо заснеженные экотопы щебнисто-дресвяных пятнистых и пятнисто-полосчатых разнотравно-мохово-диадовых тундр с более бедными горными дерновыми слаборазвитыми почвами. Современные процессы — интенсивное криогенное выветривание и начальные стадии линейного термокарста. Флористически отличаются наличием специализированных горных кальцефитов (Г3 — *Braya purpurascens*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Puccinellia byrrangensis* и др.) наряду с горными петрофитами (Г1, Г2 — *Poa abbreviata*, *Draba macrocarpa*), составляющими ядро комплекса. Типы экотопов: 22) слегка обызвесткованных горных склонов; 23) невысоких вершин.

**Класс В.** Умеренно увлажненные и заснеженные экотопы высоких уровней поймы, почти не заливаемые во время паводков, с аллювиальными дерновыми почвами. Криогенные процессы заторможены. Отличаются участием в составе флоры луговых (Л1, Л2 — *Festuca richardsonii*, *Oxytropis middendorffii*, *Pedicularis verticillata*, *P. villosa*) и значительным снижением доли горных видов, флористическое разнообразие невысокое. Тип экотопа: 24) задернованные участки высокой поймы с травяно-диадово-моховыми тундрами.

**Класс Г.** Умеренно сухие и сухие, слабо заснеженные низкогорные щебнистые экотопы с горными дерновыми слаборазвитыми карбонатными почвами. Заняты пятнистыми и куртинными травяно-диадовыми тундрами (*Dryas punctata*, *Carex rupestris*, *C. misandra*, *Salix arctica*). Активны как криогенное выветривание, так и суффозия, поверхность неустойчива. Флористический комплекс составлен горными ксерофильными и гекистотермными петрофитами (Г1, Г2 — *Draba macrocarpa*, *D. alpina*, *Oxytropis nigrescens*), характерно обилие кальцефильных и гемикальцефильных видов (Г3 — *Lesquerella arctica*, *Oxytropis putoranica*, *Eritrichium arctisibiricum*, *Saxifraga oppositifolia* и др.). Типы экотопов: 25) известняковые плато с разреженной кальцефитной растительностью; 26) их пологие склоны, занятые пятнистыми и куртинными травяно-диадовыми тундрами.

**IV. Группа классов теплых дренированных, флористически богатых экотопов нижнего пояса гор и депрессии.** Из действующих морфогенетических процессов преобладают некриогенные — осыпные, аллювиальные, эоловые. Ведущие ЛФС — тундровые, луговые, горные. Включает 3 класса.

**Класс А.** Умеренно увлажненные, неравномерно заснеженные щебнистые экотопы с горными дерновыми карбонатными почвами. Грунт неустойчивый, активны эрозионные склоновые процессы. Растительность — группировки петрофитов и фрагменты травяно-касиопеево-моховых тундр. Основу флоры составляют горные виды (Г3, Г4), поскольку субстрат обогащен кальцием, здесь присутствуют *Eremogone formosa*, *Oxytropis putoranica*, *Carex macrogyna*; на открытых россыпях встречен вид *Armeria scabra*, обычно предпочитающий нейтральные или слабо засоленные отмели, в мокрых западинах у подножий встречаются кальцефильные гигрофиты — *Carex atrofusca*, *C. redowskiana*. Тип экотопа: 27) слабозадернованные, слабо обызвесткованные склоны с отдельными скальными останцами.

**Класс Б.** Умеренно увлажненные, хорошо заснеженные, дренированные экотопы — нижние части и ниши прогреваемых склонов с богатыми горными дерновыми почвами. Активных морфогенетических процессов не наблюдается, кроме слабой нивации в нишах. Флора представлена преимущественно тундровыми (Т4, Т5) и горными (Г4) видами. Характерные виды — гипоарктические кустарнички, широко распространенные в более южных равнинных тундрах (в горах они растут почти исключительно здесь): *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Pyrola grandiflora*. Только здесь встречаются относительно термофильные папоротники *Dryopteris fragrans*, *Cystopteris fragilis*, разнообразны горно-лутоевые (Л1) и горно-тундровые (Т1) петрофиты. Для кассиопейников характерна довольно узко специализированная группа хионофильных эвтрофных видов (Т4 — *Cassiope tetragona*, *Carex melanocarpa*, *C. quasivaginata*, *Tofieldia coccinea*, *Luzula tundricola* и др.). Типы экотопов: 28) сильно и неравномерно заснеженные валунно-глыбовые развалы с фрагментарной растительностью в «карманах» скал и

мелких ниш, заполненных богатым гумусом мелкоземом; 29) более ровные и задернованные сильно заснеженные нижние участки склонов с кассиопеево-моховыми тундрами.

Класс В. Умеренно увлажненные, хорошо заснеженные, дренированные пойменные экотопы со щебнисто-галечными аллювиальными дерновыми менее богатыми почвами разной степени развития. Средообразующее значение имеют только аллювиальные процессы. Во флоре преобладают луговые (Л2, Л3) и аллювиально-петрофильные долинные и горно-долинные (Л5) виды (*Oxytropis middendorffii*, *Astragalus tolmaczevii*, *A. subpolaris*, *A. umbellatus*, *Pedicularis villosa*, *Chamaenerion latifolium* и др.), стенотопные — *Leymus interior*, *Noccaea cochleariformis*, *Festuca rubra* s. str., *Crepis nana*. Типы экотопов: 30) галечники средней и высокой поймы р. Красной в нижнем течении, занятые злаково-разнотравными лугами; 31) галечники средней и высокой поймы р. Красной с разнотравно-диадовой растительностью.

V. Группа классов очень теплых, сухих и умеренно сухих, флористически наиболее богатых специализированных экотопов крутых прогреваемых склонов гор и речных террас на богатых дерновых почвах. Ведущую роль в сложении играют луговые виды вместе с тундровыми.

Класс А. Сухие мелкоземисто-щебнистые экотопы горных прогреваемых склонов, часто слегка обызвесткованных, слабо—средне заснеженных, с богатыми горными дерновыми почвами. Преобладают горно-луговые ксерофиты и мезоксерофиты — *Festuca auriculata*, *Elymus vassiljevii*, *Poa glauca*, *Koeleria asiatica*, *Potentilla prostrata*, *Arnica iljinii*, *Tephroseris tundricola* и др., основные современные процессы — некриогенные склоновые. Тип экотопа: 32) криофитно-степные горные богаторазнотравно-злаковые группировки и оstepненные луга.

Класс Б. Умеренно увлажненные, хорошо заснеженные щебнистые экотопы с богатыми горными дерновыми почвами. Современные процессы — локальные осыпи, курумы. Флора сложена луговыми (Л2) и горно-луговыми (Л1) видами (*Festuca richardsonii*, *Astragalus subpolaris*, *A. umbellatus*, *Pedicularis amoena*, *Pachypleurum alpinum*, *Delphinium middendorffii*, *Draba hirta* и др.) в сочетании с горными петрофитами и горнотундровыми видами; флористически это самые богатые экотопы территории. Типы экотопов: 33) крутые склоны гор, особенно каньонов, с богаторазнотравными лугами и диадово-травяными тундрами; 34) разнотравные лужайки на прогреваемых карнизах скал.

Класс В. Умеренно увлажненные заснеженные мелкоземистые экотопы с богатыми тундровыми и аллювиально-дерновыми почвами. Криогенные процессы не выражены, формирующее значение имеют зоогенные и аллювиальные (подмыв склонов) процессы. Растительность сомкнутая мезофильная луговая, составлена в основном луговыми (Л2, Л3) видами; наиболее характерны *Poa alpigena* s. l., *Festuca richardsonii*, *Bromopsis arctica*, *Taraxacum macilentum*. Типы экотопов: 35) зоогенные луговины песчаных норовищ и кормовых столиков с мезофитной разнотравно-злаковой луговой растительностью; 36) разнотравно-злаковые луговые склоны обрывистых речных террас и высокой поймы.

Таким образом, на основании результатов экологического и эколого-ценотического анализа флоры выделена 21 группа сопряженных видов, обладающих сходными экологическими спектрами по ведущим факторам и одинаковой ландшафтно-фитоценотической приуроченностью. Эти группы (ЭЦГ) составляют ядра парциальных флор типов экотопов ранга уроцищ и фаций, группирующихся в свою очередь в более крупные единицы по признакам флористического и экологического сходства. ЭЦГ тесно связаны с отвечающими их потребностям местоположениями в течение всего времени существования равновесия между средой обитания и заселяющей ее флорой. В процессе естественной динамики растительных сообществ, обусловленных как экзогенными факторами (в основном морфогенетическими процессами), так и эндогенезом, меняющиеся условия влекут за собой постепенное изменение флористиче-

ского состава — замену одних ЭЦГ другими. Таким образом, на основе сходства парциальных флор отдельных элементов ландшафта и степени участия в них разных ЭЦГ, особенно тех, которые составлены стенотопными видами, можно выявить тенденции их развития и установить их место в естественном динамическом ряду.

Распределение описанных классов и типов экотопов по площади отвечает степени повторяемости сочетания определяющих экологических факторов, сформированных современным морфогенезом. Соответственно наиболее «редкими» являются самые холодные и теплые экотопы, а наиболее распространенными — умеренные. Это подчеркивается сосредоточением в «крайних» группах стенотопных и гемистенотопных, иногда редких видов, а в «средних» — широко распространенных тундровых и болотных.

Выделенные типы экотопов можно картировать только в очень крупном масштабе, учитывая их разную размерность и пестротность распределения, что довольно затруднительно и не всегда необходимо; в отличие от них выделенные классы и группы классов подлежат квартированию в обычном съемочном масштабе (1 : 50 000—1 : 100 000). Составленные карты (можно назвать их эколого-флороценотическими) имеют ряд преимуществ и могут являться основой для создания тематических природоохранных карт разного назначения. Действительно, обусловленность выделов одними и теми же типами и стадиями морфогенетических процессов дает представление об устойчивости территории и ее возможной эволюции под воздействиями последних, а насыщение флористическими данными с учетом экологической амплитуды видов дает возможность судить о природной уникальности или, напротив, достаточной типичности участка. Для заповедников такие карты представляются полезными с точки зрения выявления особо нуждающихся в наблюдении и мониторинге участков.

Благодарю сотрудников Таймырского заповедника И. Н. Пospelova и М. В. Орлова за консультации по ландшафтной характеристике и почвам территории.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галанин А. В. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ) // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1608—1618.
- Исаченко А. Г. Основы ландшафтования и физико-географическое районирование. М., 1965. 324 с.
- Кожевников Ю. П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб., 1996. 393 с.
- Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологической структуры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 107—117.
- Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Быранга, центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 58—64.
- Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр центрального Таймыра: эколого-типологическая дифференциация // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 28—47.
- Поспелова Е. Б., Телеснина В. М. Связь растительности и химизма почв предгорных тундр Таймыра // Криопедология-97. II Междунар. конф. (г. Сыктывкар, 5—8 авг. 1997 г.): Тез. докл. Сыктывкар, 1997. С. 195—196.
- Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 55—65.
- Толмачев А. И. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // Методы сравнительной флористики и проблемы флогогенеза. Новосибирск, 1986. С. 91—101.
- Уйттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.
- Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476.

*Хитун О. В.* Анализ парциальных флор экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. III Раб. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988). СПб., 1994. С. 218—251.

*Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

*Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

*Юрцев Б. А.* О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. III Раб. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988). СПб., 1994. С. 15—33.

Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова

Получено 5 V 1998

#### SUMMARY

The ecological analysis of vascular flora (263 taxa) of Central Taimyr mountain territory plot was carried out by four leading ecological factors — moistening, mechanical structure of the ground, soil richness and snow protection conditions. On the base of plant species ecological properties and phytocoenotical preference, 21 ecological-coenotical groups are distinguished (mountain, tundra, meadow, bog species with different ecological amplitude). The scheme of ecotope (infralandscape units) classification is constructed using the data on ecological and ecologycoenotical analyses; the summer warmth condition was taken as the main factor (integral factor), the subsequent division was made based on other ecological factors.