

Koch K. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1996. Vol. 47. P. 509—540.

Overall R. L. Substructure of plasmodesmata // *Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication*. Eds. van Bel A. J. E., van Kesteren W. J. P. Bèflin, 1999. P. 130—148.

Schweingruber F. H. *Trees and wood in dendrochronology*. Berlin, 1993. 386 p.

Schweingruber F. H. *Dendroecologische Holzanatomie*. Wien, 2001. 472 S.

Schweingruber F. H., Dietz H. Annual rings in the xylem of dwarf shrubs and perennial dicotyledonous herbs // *Dendrochronologia*. 2001. Vol. 19. P. 115—126.

Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants (responses and adaptation to freezing stress). Berlin, 1987. 321 p.

Walker M. D., Ingersoll R. C., Webber P. J. Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs // *Ecology*. 1995. Vol. 75. P. 393—408.

## SUMMARY

The reconstructions of weather and climate fluctuations on the base of the structure of secondary xylem annual rings from the position of modern data about the role of xylem and phloem transport in the formation of structural parameters of annual ring cells are reviewed. It is shown that two main parameters used during the reconstructions, namely the size of xylem cells and the volume of their cell wall thickening, reflect the dynamics of xylem and phloem transport intensity during vegetation. The influence of soil water saturation on the intensity of xylem transport and the influence of temperature and radiation levels on the intensity of phloem transport are analysed. Correlations between climate factors and tracheal parameters used during decoding of xylem structure are explained as depending on season dynamics of xylem and phloem transport intensities. Physiological mechanisms controlling the registration of weather changes by tracheal parameters are corrected. The information prospects of xylotomy analysis enlargement are discussed.

УДК 581.9 (98) : 57.087.1

© Б. А. Юрцев

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНДЕКСОВ РЕГИОНАЛЬНОЙ ВСТРЕЧАЕМОСТИ И РЕГИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ДЛЯ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА<sup>1</sup>

B. A. YURTSEV. USE OF THE REGIONAL FREQUENCY AND REGIONAL ACTIVENESS INDICES FOR THE PHYTOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF VEGETATION COVER

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2  
Поступила 09.11.2005

Разработана функциональная концепция флоры как иерархической системы популяций всех сосуществующих видов с тремя основными уровнями иерархии территорий, видовых популяций и флор, как то: внутриландшафтный (парциальные флоры вплоть до уровня растительных сообществ, микрозотопов и ценопопуляций), ландшафтный (конкретные флоры, ареал-минимум которых — локальные флоры) и надландшафтный (флоры фитоохорий, географические (региональные) популяции). Такой подход, синтезирующий флористический и фитоценологический подходы к изучению растительного покрова, предполагает количественную оценку единиц каждого уровня, основанную на встречаемости (константности) и покрытии (шкала отношений) либо на наборе местообитаний, частоте и обилии видов (шкала порядков), названную активностью (парциальной, ландшафтной или региональной). Региональная активность как величина введена совсем недавно, метод ее оценки находится в разработке. Импульсом к развитию названных подходов и методов стала концепция «конкретной флоры» А. И. Толмачева (1931), структурировавшая традиционное понятие флоры и стимулировавшая использование статистики (в форме отражения на схематических картах отдельных значений различных параметров и средних значений параметров и их производных, что позволяет соотносить их с различными географическими и палеогеографическими факторами). Алгоритмы сравнительного анализа количественных характеристик региональных флор и типы распределения различных групп видов (зонально-секторальный и макромозаичный) демонстрируются на материале локальных флор Берингско-Чукотской подпровинции. В заключительных разделах рассматриваются критерии зональности северных территорий Азии наряду с различными подходами к трактовке аркто-бореального экотона с акцентом на роли 4-размерных (высотных) классов деревянистых растений в образовании надземной структуры фитосферы.

Ключевые слова: иерархическая система популяций; парциальные, конкретные (или локальные) и региональные флоры; статистика элементов флоры; тип распределения видов.

Пятьдесят лет прошло с тех пор, как известным российским геоботаником, экологом и тундроведом проф. Б. А. Тихомировым была основана Лаборатория растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова. Коллектив Лаборатории внес и продолжает вносить ведущий вклад в современное познание флоры и растительности Российской (особенно Азиатской) Арктики. В числе основных подходов, применяемых им к изучению растительного покрова и его

<sup>1</sup> Статья была подготовлена Б. А. Юрцевым к публикации на английском языке по материалам доклада, сделанного 4 июня 2004 г. на 2-м Международном совещании по классификации и картографированию циркулярной растительности в Тромсё (Норвегия). Возвратный перевод на русский язык (с привлечением сохранившихся рукописных материалов) подготовили Т. Г. Полозова и И. Б. Кучеров (БИН РАН). — *Прим. ред.*

флористической компоненты, нужно особо отметить метод конкретных (или элементарных) флор, разработанный выдающимся российским ботанико-географом А. И. Толмачевым, нашим наставником во флористике. Немалое внимание в ходе исследований растительного покрова было уделено развитию теории и методов ботанической географии, флористики и геоботаники в широком смысле слова, включая синтез данных и методов этих наук. Процесс синтеза методов и подходов был стимулирован созданием сети пунктов мониторинга биоразнообразия (БР) на уровне локальных флор (ЛФ; Юрцев и др., 2001) и возникшей вследствие этого необходимостью во всестороннем сравнении современного состояния этих пунктов. Настоящая статья посвящена одному из новых методов, производных от метода конкретных флор, пока еще находящемуся в процессе разработки и апробации. Возможно, он окажется полезным для будущих работ в рамках Проекта картирования циркумполярной растительности Арктики (CAVM).

### Территория охвата сети пунктов мониторинга

Начиная с 1994 г. группа научных сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера получила несколько продолжающихся грантов от Российского фонда фундаментальных исследований для учреждения сети пунктов мониторинга БР на уровне локальных флор Азиатской Арктики. Среди почти 400 ЛФ, изученных сотрудниками Лаборатории в Азиатской Арктике и в отдельных пунктах Субарктики, 96 ЛФ были отобраны в качестве пунктов для долговременного мониторинга. Эти пункты репрезентативны для 6 подпровинций, относящихся к 3 провинциям Арктической флористической области (Юрцев, 1994). Значительные «пробелы» в сети, в дальнейшем подлежащие заполнению, пока остаются в арктической Якутии. Планируется также расширение сети на территорию Полярного Урала, Восточноевропейской Арктики и, может быть, ее нероссийских секторов (с 1993 г. эта проблема постоянно обсуждалась на ежегодных совещаниях в рамках программы «Сохранение Арктической флоры и фауны» (CAFF), а также на двух совещаниях рабочей группы CAFF по охране флоры).

### Теоретическое обоснование.

#### Пространственная иерархия территорий, популяций и флор

Как известно, понятия «флора» (совокупность видов растений, сосуществующих на некоторой территории) и «растительность» (т. е. растительные сообщества) относятся к единому живому природному телу, живущему и развивающемуся согласно его собственным законам, — растительному покрову (РП) как совокупности растительных индивидуумов на данной территории. Однако изучаются они в разных аспектах разными разделами ботаники (ботанической географии, фитоценологии). Отсюда цель этой работы — объединить флористический и геоботанический подходы при изучении пространственной структуры и развития РП. Операциональный путь к такому синтезу состоит в следовании функциональной концепции флоры как иерархической системы популяций всех видов растений в пределах данной территории (Юрцев, 1982, 1987а). Эта концепция придает термину «популяция» исходное значение — демографическое, а не генетическое (поскольку генетическая концепция популяции существенно зависит от репродуктивной стратегии популяций и потому требует специального рассмотрения).

Пространственную иерархию РП возможно рассматривать в трех параллельных аспектах: как иерархию территорий, иерархию популяций и иерархию флор как систем популяций. В основании такой иерархической пирамиды находятся растительные сообщества — системы (цено)популяций в пределах микрораздела. На этом уровне фитоценологический анализ всегда включал в себя изучение не только набора видов, но и количественных пропорций (равномерности) их представленности, а также ценобиотических взаимодействий. В силу способности популяций размножаться в геометрической прогрессии (отсюда «давление жизни») и дифференцироваться для приспособления к жесткой матрице местообитаний (путем дизруптивного отбора и микроэволюции) любые сосуществующие популяции надфитоценологического ранга образуют системы, основанные на конкуренции и иных взаимодействиях на территориях возрастающей сложности.

Следует различать три основных уровня иерархии условий среды, популяций и выделов РП: внутриландшафтный (I), ландшафтный (II) и региональный (надландшафтный) (III).

На языке экологии внутриландшафтные территориальные единицы (I) могут называться: микроразделы (относительно гомогенные, соответствующие растительным сообществам), мезоразделы (с различными микроразделами в рамках единого класса местообитаний, как, например, «снежники» или «обдуваемые бесснежные и малоснежные вершины и гребни» и т. д.), макро-разделы (с неполным набором обычных в данной местности классов местообитаний). Ландшафт в целом можно рассматривать как мезораздел (II) с полным набором обычных классов местообитаний (хотя некоторые редкие и/или реликтовые местообитания могут и отсутствовать). Территориальные единицы более высокой ступени иерархии (III) — это фитоценозы того или иного ранга.

Соответствующие единицы флоры — это: I («нижний ярус») — парциальные флоры (ПФ) от микро- до макро-разделов (в самом низу иерархической пирамиды — растительное сообщество определенного синтаксономического положения). Микро- и мезоразделы могут сильно отличаться друг от друга по режиму действия прямых и косвенных факторов среды, а также по набору и пропорциям таксонов и типологических элементов (будь то географические или экологические элементы, биоморфы, функциональные типы); на региональных уровнях — макро- и особенно мезоразделов (ландшафт — II) — эти пропорции усредняются (благодаря смешению различных классов местообитаний, являющихся географически и биоклиматически детерминированными). Чем более экологически разнообразна местная популяция (занимающая набор различных микро- и мезоразделов), тем больше шансов имеет она выдержать глобальные и региональные изменения среды. Третий ярус (III) содержит традиционную иерархию единиц ботанико-географического (флористического, геоботанического и комплексного) подразделения территорий — от «района» через провинции и области до «царства».

Традиционные флористические районирования начинаются с ранга района, геоботанические имеют протяженный разрыв между уровнем растительных сообществ и уровнем геоботанического района (до некоторой степени заполненный комбинациями сообществ или фитоценозами). Введение А. И. Толмачевым (1931) понятия и термина (а также метода) конкретной (элементарной) флоры (КФ) заполнило этот пробел, создало промежуточный уровень, соединивший внутриландшафтный уровень с региональным, и, таким образом, структурировало концепцию региональной флоры (введя род «кванта» или «клетки» РП), расширило возможности применения статистики к отдельным признакам флоры — как регулярно повторяющимся, так и нерегулярным (иногда уникальным).

**Статистика локальных флор.  
Факторы видовой разнообразия**

Л. И. Малышев (1987) утверждает, что имеются два фактора, поддерживающие БР флоры. Это: 1) видовое разнообразие, согласно А. И. Толмачеву и его последователям; оно измеряется числом видов в конкретной или локальной флоре, абсолютным или нормализованным по отношению к числу видов фитоохории в целом, и 2) важное добавление к положению А. И. Толмачева — варьирование КФ или ЛФ внутри подпровинции или подзоны в пределах последней. «Локальная флора» является единицей, производной от ареала-минимума конкретной флоры: из-за ограниченного видового разнообразия конкретной флоры ее состав может быть изучен и учтен на меньшей территории в пределах части флористического выдела. Если центр пробной площади, соответствующей ареал-минимуму конкретной флоры, попадает на границу двух (или трех) КФ, то при одном и том же климате в процессе флористического зондирования территории можно наблюдать большее разнообразие парциальных флор. Таким образом, ЛФ есть флористическая пробная площадь (проба флористической ситуации в географическом пункте; Юрцев, 1975, 1987б; Шеляг-Сосонко, 1980). Размеры ее, рекомендованные А. И. Толмачевым для Арктики, составляют около 100 км<sup>2</sup>; таков радиус однодневного маршрута. На практике, однако, они могут быть увеличены до 300 км<sup>2</sup> или даже более.

**Количественная оценка региональных популяций видов.  
Активность**

Системный подход к различным уровням иерархии флоры побуждает нас экстраполировать количественную оценку демографических популяций видов, сделанную на уровне сообществ, на все другие уровни флористической иерархии одновременно с изучением особого типа распространения каждого таксона или группы таксонов. Вторая задача должна быть детально решена на уровне ЛФ (ландшафтов) с последующими экстраполяциями на региональные уровни. Количественная характеристика популяций любого уровня была названа «активностью» (Юрцев, 1968). В зависимости от рассматриваемого иерархического яруса она может быть подразделена на парциальную активность (для ПФ), ландшафтную активность (для ЛФ) и региональную или географическую активность (Юрцев, 1982, 1987а). Интерпретированная как мера преуспевания вида и его приспособленности к условиям среды, она может быть выражена через степень заполнения данным таксоном его «горизонта жизни», т. е. через его покрытие в ПФ, ЛФ или региональной флоре.

Ландшафтная активность может быть определена путем суммированных парциальных оценок в парциальных флорах, наиболее репрезентативных для таксона. Однако отсутствие данных, необходимых для таких подсчетов, чаще всего заставляет нас предлагать для оценки ландшафтной активности шкалу порядков с тремя компонентами (широта эколого-ценотической амплитуды вида, константность и обилие на характерных экотопах) и 3—5-ранговой шкалой (с 2—4 градациями для признаков-компонентов).

**Результаты**

**1. Классификация видов по их региональной встречаемости и региональной активности**

В ходе обобщения результатов коллективных флористических исследований Азиатской Арктики (1964—2003) методом локальных флор сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова был проведен сравнительный таксономический и типологический анализ 96 модельных ЛФ из 6 подпровинций 3 провинций Азиатской Арктики (Юрцев и др., 2002). Для каждой из 6 подпровинций была подсчитана встречаемость («константность») каждого вида в выборке 9—27 ЛФ (см. таблицу) и вычерчены кривые константности (рис. 1 и 2). Это открыло неожиданные способы для определения региональной активности (если данные по константности комбинируются с данными по ландшафтной активности видов в модельных локальных флорах в пределах подпровинции): при более высокой константности величина региональной актив-

Распределение видов сосудистых растений по константности их участия в составе определенного числа локальных флор (ЛФ) в 6 подпровинциях Азиатской Арктики

Число ЛФ	Число видов, отмеченных в ЛФ, в подпровинциях					
	Западно-сибирской	Таймырской	Континентально-Чукотской	О-ва Врангеля	Южно-Чукотской	Берингийско-Чукотской
1	67	124	136	67	122	132
2	47	49	82	33	102	87
3	32	35	59	35	46	51
4	21	32	44	45	52	42
5	22	32	38	40	45	39
6	19	25	39	61	48	28
7	15	18	24	136	36	27
8	14	15	21		41	36
9	22	18	21		60	21
10	14	17	26		115	32
11	12	17	18			29
12	9	12	19			26
13	16	15	16			21
14	11	14	21			30
15	18	15	14			33
16	24	14	15			72
17	24	19	10			
18		11	19			
19		12	21			
20			16			
21			14			
22			22			
23			12			
24			18			
25			17			
26			22			
27			15			
Общее число видов	387	494	779	417	667	706

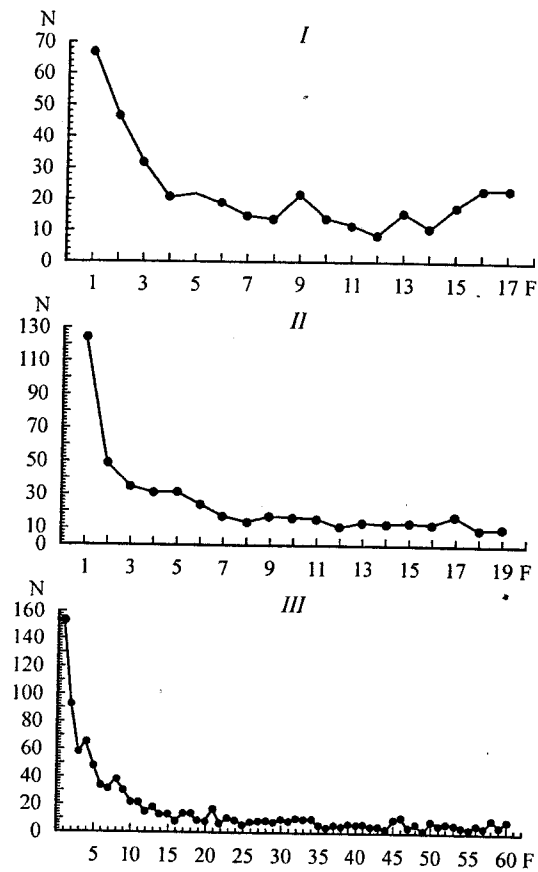


Рис. 1. Константность видов растений в локальных флорах (ЛФ) провинций и подпровинций Азиатской Арктики.

Везде на оси абсцисс F — число флор, на оси ординат N — число видов. Подпровинции: I — Западносибирская, II — Таймырская, III — объединенная Чукотская провинция. Графики отражают, сколько видов встречено в единственной ЛФ, в двух ЛФ и т. д. вплоть до присутствия во всех ЛФ подпровинции или провинции.

ности (РА) выше, чем ландшафтная, и наоборот (Юрцев и др., 2004). Виды, в зависимости от положения их на кривой, были подразделены на несколько групп (с 20, 25 или 33 % видов в группе). Сама форма кривой при этом оказалась очень характерной (по-видимому, гиперболической). Однако в менее обширных фитохориях с более однородной зональной ситуацией (о-в Врангеля, Южная Чукотка) в области максимальных частот встречаемости видов наблюдается второй пик кривой. Это можно считать отражением того факта, что для вида много проще освоить неширокий спектр местообитаний, нежели их более разнообразный набор.

## 2. Подход к классификации видов по типу распределения внутри фитохории

Чтобы подразделить совокупную флору на классы по типу распределения видов по локальным флорам подпровинции, мы отделили виды со встречаемостью соответственно 1—2 % и 85—100 % константностью и применили процедуру класси-

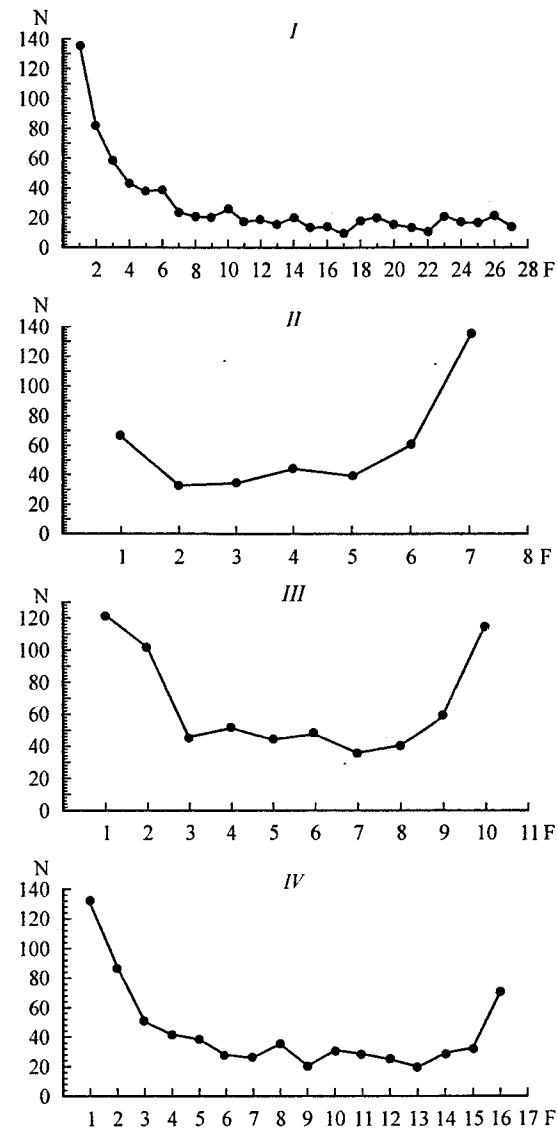


Рис. 2. Константность видов растений в ЛФ 4 подпровинций Чукотской провинции Азиатской Арктики.

I — Континентально-Чукотской, II — о-ва Врангеля, III — Южно-Чукотской, IV — Берингийско-Чукотской. Прочие сокращения и пояснения, как на рис. 1.

фикации к оставшейся (и наиболее многочисленной) промежуточной группе (как это рекомендовано школой Браун-Бланке для обработки описаний синтаксонов).

При этом вначале следует выявить виды с более или менее непрерывным распределением в части фитохории, но отсутствующие или редкие за пределами этой части. Граница может наблюдаться как в одном измерении — широтном (зональ-

ном) или долготном (секторальном), так и в двух измерениях, отражая как зональный, так и секторальный градиент в доступности летнего тепла или осадков. Прочие (не слишком редкие) виды демонстрируют макромозаичный тип распределения по изучаемой территории и далее подразделяются на несколько разных категорий. Характер распределения этих видов может отражать:

— мозаику карбонатных и силикатных ландшафтов (либо более или менее обширных выходов коренных пород);

— чередование форм рельефа в сочетании с различной литологией (разнообразие энтопиев);

— наличие или отсутствие высотной (вертикальной) поясности в горах или вообще гор таковых;

— наличие разветвленных линейных структур пойменных выделов либо приморских экотон, никогда не проникающих в глубь материка.

Результатом подобной классификации может стать разбиение крупных контуров на более мелкие, что соответствующим образом найдет свое отражение на схеме районирования или на геоботанической карте.

После подразделения самой крупной (центральной) группы видов мы можем вернуться к 1-му классу наиболее редких видов и распределить их по установленным группам. В числе этих видов могут быть реликты, известные из единственного либо немногих местонахождений, а также растения редких местообитаний (таких, как горячие ключи, богатейшие степные колонии в Арктике и т. д.), случайно интродуцированные сорняки и, наконец, виды, обычные в соседних подзонах или секторах, и найденные на их границе.

Третья (высококонстантная) группа может включать действительно повсеместные виды с высочайшей активностью, в том числе биоклиматические индикаторы, но также и модальные элементы ранее распознанных групп, если в составе последних они демонстрируют явное возрастание константности. Группа высокоактивных видов заслуживает специального анализа ее таксономического и типологического состава.

Таким образом, систематизация региональной константности видов в сети локальных флор открывает путь к исследованию и объяснению пространственного распределения различных видов и флористических групп в пределах изучаемой территории. Она реально показывает, как разнообразные виды, вплетаясь подобно нитям в образуемую ими ткань растительного покрова, маркируют пути миграций и коридоры, благоприятные для амфимиксиса в пределах фитоохории («инфраструктуру» флоры).

## Обсуждение

### Последовательность операций (алгоритм).

#### Апробация на примере локальных флор Берингийско-Чукотской подпровинции; объяснение распределения групп

Алгоритм исследований, на данный момент находящийся в процессе разработки, предполагает следующую последовательность операций.

1. Все виды, входящие в полный список флоры данной фитоохории, перечисляются в порядке возрастания числа ЛФ, в которых они (виды) были встречены. Составляется компактная синоптическая таблица, в левую колонку которой в порядке возрастания заносится число изученных ЛФ, в остальные же — число видов, встреченных в соответствующем числе ЛФ в пределах фитоохории (см. таблицу).

2. Строятся кривые константности (рис. 1, 2), выявляющие тренды распределения видов, один из которых — сдвиг максимума числа видов в область максимально изученных ЛФ в условиях компактных и относительно гомогенных подпровинций (рис. 2). Однако объединение данных по всем четырем подпровинциям Чукотской провинции (рис. 1) возвращает кривой ее классическую конфигурацию с наивысшим подъемом в области минимальной константности (одна ЛФ на всю подпровинцию; рис. 1). Видовое разнообразие той или иной флоры определяется группой наиболее редких видов.

3. На третьем этапе все виды фитоохории располагаются в одну колонку в порядке возрастания числа их встреч. Для наиболее редких видов перечень может быть весьма длинным — до сотни видов или даже больше. Каждый вид сопровождается теми или иными существенными сведениями, включая избежание либо предпочтение определенных классов макро- или мезоэкопотоков или типов подстилающих пород по их химизму (Са, рН и т. д.). Так, для Берингийской Чукотки мы наметили следующие классы. В ранге макроэкопотоков были выделены:

а) литоральные (морское побережье, обычно с галофитной растительностью);

б) горячие и холодные минеральные источники с территорией вниз по течению от них обычно с приморскими галофитами;

в) обширные поймы рек.

На макроэкопотоки были подразделены выделы с очень сложной структурой. Остальная флора была подразделена на парциальные флоры мезоэкопотоков, в целом соответствующих различным экологическим классам или их группам, как, например, ксерические местообитания (включая щебнистые вершины, каменные холодные пустыни, степи и т. д.), снежники с рядом подразделений и двумя степенями нивации (хионофиты и гемихионофиты), мезофитные тундры (отдельно равнинные и горные) и т. д.

4. Как уже сказано выше, в пределах фитоохории некоторые виды сплошь населяют определенную ее часть, при этом граница с остальной частью фитоохории, где таксон отсутствует либо крайне редок или как минимум заметно реже встречается, хорошо выражена.

5. Остальные виды с более или менее мозаичным типом распределения внутри фитоохории сортируются по эколого-географическим группам, на основании экологических либо синтаксономических признаков, и их тип распределения, если позволяют имеющиеся данные, может быть прослежен с большой точностью. В результате вся территория фитоохории распределяется между активными флористическими комплексами.

6. Наконец, после распределения по установленным эколого-географическим группам оставшихся наиболее редких или, напротив, самых обычных видов, можно составить структурно аннотированный список для каждого флористического комплекса с выделением его ядра и территориальных вариантов, редких или относящихся к аналогичным комплексам в других фитоохориях. Дополнением послужит список группы устойчиво ассоциированных растений из числа высокоактивных видов комплекса. Следует установить специфический тип распространения каждого комплекса.

Работа с константностью видов во флорах Берингийско-Чукотской подпровинции выявила преобладание долготных (секторальных) границ, наиболее важными из которых оказались крайне восточные территории, протянувшиеся от района Колочинской губы вдоль восточного и юго-восточного побережья Чукотского п-ова. Многие американские и центрально-берингийские виды имеют здесь свой западный предел, среди них — два локально доминирующих аляскин-

ско-юконских вида *Dryas*. Очень примечательный набор видов, включая степные эндемики, такие как плотнoderновинный злак *Helictotrichon krylovii* или полукустарник *Dracocephalum palmatum*, появляется в долине центральной Амгуэмы (Юрцев, 1974, 1981; Kucherov, Daniëls, 2005), но здесь мы имеем дело с континентальным анклавом особого рода.

Широтные границы в пределах данной фитоохории менее значимы, однако хорошо представлен феномен анклавов, образующих макромозаичный узор.

Хотя, как правило, ботанико-географическое районирование территории проводится по большей части на основе флористических границ, в случае выраженного развития изолированных анклавов некоторые районы в межгорных долинах или широких котловинах предпочтительнее закартировать отдельно.

В заключение раздела следует сказать, что вышеизложенные методы хорошо сочетаются с сеточной системой картирования флоры — в случае дополнения последней методологией изучения КФ, ЛФ и ПФ. Возможно, данные методы окажутся фундаментальными, имеющими самое разнообразное применение.

#### Аркто-бореальный экотон: 5 подходов к систематизации

Помимо внутризональных исследований, с помощью рассматриваемого метода представляется интересным применить его при анализе РП соседствующих зон и особенно межзональных экотонов. Наиболее важно было бы исследовать аркто-бореальный экотон, представляющийся почти тождественным тундрово-таежному экотону.

Концепция экотона предполагает постепенное замещение одного биотического комплекса другим, более или менее контрастирующим. Такое замещение никогда не происходит в одной точке или по одной линии, но оба комплекса видов «перекрываются» в пределах более или менее широкой переходной зоны: с одного края экотона одна биота создает фон для выделов другой и наоборот. Как пример, можно упомянуть традиционное подразделение тундрово-таежного экотона на северную и южную лесотундру. Аналогичный подход выглядит оптимальным также и в отношении субальпийского (и подгольцового) пояса в высокогорьях, особенно на тех территориях, где отсутствует специфический пояс высокотравья и/или крупных стлаников.

Подобную ситуацию я наблюдал в Верхояно-Колымской горной стране (Юрцев, 1964, 1965, 1968), в Каскадных горах (Вашингтон, США) и т. д. Помимо чередования несколько измененных растительных сообществ, характерных для одного либо другого пояса, здесь можно отметить присутствие арктических или альпийских видов растений под пологом лиственничных или еловых редколесий. Можно сказать, что в области контакта широко распространенных комплексов возникают своего рода «гибридные системы».

Мыслимы 5 способов логической систематизации подобного расположения экотонов.

1) Оба экотонных пояса (или, скорее, подпояса) относятся к нижнему (бореальному) поясу или зоне. Альпийская либо тундровая зона остается более чистой и гомогенной, что подкрепляется отсутствием деревьев, в особенности хвойных.

2) Противоположное решение: экотон полностью примыкает к верхнему поясу или зоне, образуя комплексную аркто-бореальную зону выше гомогенной лесной или таежной.

3) Обе части экотона отделены как от арктической (альпийской), так и от бореальной зон в качестве отдельной самостоятельной зоны (например, субарктической)

с дальнейшим подразделением внутри нее, либо 4) более холодная часть экотона присоединяется к арктической (или альпийской) зоне, более теплая — к таежной.

Наконец, 5) выделяется гипоарктический пояс (зона) на основании доминирования в нижних ярусах специфического гипоарктического (гемикриофильного) комплекса видов с подзональным оптимумом как раз в области контакта арктического и бореального комплексов (т. е. комплексов криофитов и некриофитов).

Для принятия оптимального ботанико-географического разделения наиболее важна позиция деревянистых компонентов из-за их роли в создании устойчивого каркаса надземной части фитосферы. Деревянистые растения в Арктике можно подразделить на 4 размерных (высотных) класса: от простратных и подушковидных кустарничков (высотой до 3—5 см; I) через гемипростратные либо ортотропные кустарнички (до 30 см; II) и далее низкие кустарники (гемипростратные либо ортотропные, до 1.5 м в высоту; III) до низкоствольных (высотой до 5 м) деревьев, высоких кустарников и крупных стлаников (IV). Пошаговое устранение более высоких размерных классов (с трансформацией жизненных форм, характерной для двух более высоких классов, в таковые, свойственные двум нижним размерным классам) позволяет дать определение каждой из подзон в пределах Арктики с точки зрения набора деревянистых жизненных форм.

В отличие от травянистых растений, мхов и лишайников, деревья более чувствительны к климату, особенно к термическому режиму, благодаря чему уступают свои позиции. Распространение деревьев и других высоких деревянистых растений в переходной полосе между лесом и тундрой на Чукотке приведено в одной из недавних публикаций (Юрцев и др., 2004. С. 1702—1703: рис. 5). Можно видеть, что экотон деревянистой растительности довольно узок — т. е. тундровая зона практически вся свободна от деревьев, в особенности от хвойных деревьев, почти повсеместно доминирующих в зоне тайги.

#### Характеристика подзон тундровой зоны на основании сочетания жизненных форм активных и индикаторных деревянистых видов

Характеристики такого типа должны быть достаточно гибкими, как и любые другие категории зональных признаков. В целом, однако, биоморфные признаки довольно хорошо коррелируют с другими зональными критериями и потому должны быть приняты во внимание. Я хотел бы напомнить, что участники путешествия вдоль Канадской Арктической трансекты (в составе команды CAVM), будучи не в состоянии убедить друг друга в предпочтительности собственного зонального деления и терминологии, в итоге разработали для разграничения подзон именно признаки, основанные на комбинации характерных деревянистых жизненных форм (Edlund, Alt, 1989; Edlund, 1990). При этом я предпочел бы иметь дело не с чисто биоморфными названиями единиц, но, скорее, с экобиоморфными, т. е. с биоморфами, выделенными также с учетом амплитуды толерантности и особенностей экологии. Одно из основных подразделений такого рода — это разделение кустарничков на криофильные (арктические и арктоальпийские, большей частью эвтрофные), гемикриофильные (гипоарктические) и некриофильные (бореальные), разграничивающее основные группы подзон. Очень полезной могла бы быть также категория ценобиоморфы — объединения различных биоморф со сходным ценозффектом (сходными фитоценологическими параметрами).

Далее мы опускаем рассмотрение лесотундрового экотона, где лесные сообщества присутствуют за пределами пойм (а в поймах иногда достигают большой высоты). Особенности этой полосы рассмотрены выше (см. также Юрцев и др., 2004).

#### Гипоарктическая группа подзон тундровой зоны

Подзона южных гипоарктических тундр может быть выделена по высокой активности на плакорах и (других) мезоморфных местообитаниях, в депрессиях рельефа гипоарктических и арктобореальных низких кустарников, в более или менее континентальных районах — карликовой березки (*Betula nana* s. l.). На дренированных склонах и аллювиальных террасах иногда встречаются обширные заросли *Alnus fruticosa*; возобновление этого кустарника иногда спорадически отмечается в пушицевых кочкарниках на плакорах (на волнистых суглинистых равнинах и высоких террасах). В понижениях с высоким уровнем влагообеспеченности обычные виды высоких кустарников и деревьев из семейства ивовых: наиболее часто *Salix alaxensis* и *S. boganiensis*, реже — бореальные *S. udensis* и *S. schwerinii*, в районах с глубоким протаиванием вечной мерзлоты — иногда роши *Chosenia arbutifolia* и *Populus suaveolens*. Наконец, в депрессиях хорошо защищенных от ветра южных склонов на Центральной Чукотке встречаются заросли низкоствольного криволеся *Betula cajanderi* из родства *B. pendula* (2п = 28). Криофильные кустарнички преобладают лишь в экстремальных местообитаниях.

В подзоне средних гипоарктических тундр ерники из *Betula exilis* трансформируются в ерничковые тундры высотой 15—20 см. Кустарниковые ивняки и ивняковые тундры сокращают свое распространение, сохраняясь в отдельных более глубоких оврагах (с примесью таких хионофитов, как *Ranunculus nivalis*, *Erigeron humilis*, *Parnassia kotzebuei*). В поймах *Salix alaxensis* и *S. boganiensis* редко достигают 1.5—2 м в высоту. На мезоморфных местообитаниях возрастает роль криофильных кустарничков (*Dryas*, *Salix*, *Cassiope tetragona*), которые постепенно занимают все более значительную часть территории, разделяя большинство местообитаний с гипоарктическими кустарничками. Последние, однако, сохраняются даже на болотах. *Alnus fruticosa* становится флористической редкостью.

Северные гипоарктические тундры (s. str.) на материковой Чукотке замечательны (практически) полным отсутствием низких кустарников даже в поймах. Сохраняющиеся местами ивы (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. pulchra*, *S. glauca*) принимают форму ортотропных (*S. lanata*) либо простратных (*S. pulchra*) кустарничков. Криофильные кустарнички, в большинстве своем стелющиеся, достигают доминирования за счет гипоарктических и бореальных, которые встречаются лишь спорадически.

В целом подзона южных гипоарктических тундр, где сохраняются низкие (в поймах — средней высоты) деревья и (по большей части за пределами пойм) высокие кустарники, представляет собой экотон между северной тайгой и лесотундрой, с одной стороны, и средней гипоарктической («типичной») тундрой — с другой. Главная черта гипоарктической группы подзон — это активность (от самой высокой до умеренной) гипоарктических и арктобореальных деревянистых растений, большинство из которых сохраняет гибкость в отношении вертикальных и горизонтальных размеров. Миниатюрные криофильные деревянистые виды, начиная с экстремальных условий среды в южных гипоарктических тундрах (и подзоне крупных стлаников), постепенно распространяются на остальные местообитания. Значительное место здесь принадлежит вечнозеленым деревянистым растениям.

#### Арктическая группа подзон

Эта группа сильно отличается от предыдущей отсутствием (в норме) III и IV классов. Класс II представлен одной *Cassiope tetragona* (вечнозеленая; нередко *C. tetragona* дает укрытие реликтовым гипоарктическим олиготрофным кустарничкам, таким как *Ledum*, *Vaccinium vitis-idaea* и т. д.). Причины столь выраженных отличий в выборе местообитаний видами арктической и неарктической групп все еще остаются неясными.

В подзоне южных арктических тундр (собственно Чукотка, приморский гвидный вариант) низкие кустарники совершенно исчезают, равно как и некоторые виды гипоарктических кустарничков. Прочие виды последних неактивны или малоактивны. *Betula exilis* отсутствует как вид либо крайне редка, встречаясь в виде простратной жизненной формы на аллювиальных террасах (мыс Шелагский). *Cassiope tetragona* — один из доминантов горных тундр на склонах северной или восточной экспозиции.

Особенность анклавов южной арктической тундры в западно-центральной части о-ва Врангеля (континентальный островной вариант) обсуждалась в одной из моих недавних статей (Yurtsev, 2004). Это крайне флористически богатый вариант арктической тундры с полным набором признаков, присущих подзоне южных арктических (и многими общими с подзоной северных арктических!) тундр, за вычетом того, что в хорошо защищенных депрессиях рельефа и в поймах развиты низкие ивняковые тундры. Образующие их ивы — это *Salix lanata* subsp. *richardsonii* и ортотропная раса *S. glauca*. Однако даже под пологом кустарника *S. lanata* у *S. pulchra* сохраняется простратная форма роста. Присутствие низких кустарниковых ив является аномалией, которая может быть объяснена «континентальными» зимами (отсюда мощный рыхлый снеговой покров, больше солнечных дней летом и т. д.). Набор гипоарктических олиготрофных видов кустарничков сильно обеднен (отсутствуют *Empetrum*, *Arctous*, *Betula exilis*, *Salix krylowii*, *Spiraea beauverdiana*); наблюдаемые виды крайне редки и приурочены к зарослям *Cassiope tetragona*, полностью отсутствуя во влажных плакорных тундрах (резкий контраст с подзоной северных гипоарктических тундр на материковой Чукотке, если сравнивать только кислые варианты). Из числа горных ацидофильных кустарничков, обычных на материковой Чукотке, особенно заметно отсутствие *Diapensia obovata*.

Северные арктические тундры хорошо представлены на о-ве Врангеля на прибрежных равнинах и на плато в восточной части острова. Кустарниковые формы *Salix lanata* subsp. *richardsonii* и *S. glauca* отсутствуют. *Cassiope tetragona* играет незначительную роль в растительном покрове. Наряду с другими простратными листопадными криофильными видами *Salix* высокоактивны простратные расы *S. glauca* (по бесснежным краям высоких террас), *S. pulchra* и особенно *S. reptans*, а также виды *Dryas* (специализированные к химизму субстрата).

Высокоарктические тундры (= «полярные пустыни») в норме лишены деревянистых растений, хотя на многих архипелагах они на деле присутствуют в качестве редкостей. В пределах Чукотки эта подзона отсутствует.

#### Пластичность и специализация (консерватизм) деревянистых жизненных форм в пределах Арктики

Общий набор древесных видов Арктики можно подразделить на две основные группы. Первая охватывает наиболее высокие размерные классы III и IV в диапазоне от низких кустарников до низких деревьев с малым числом искривленных



стволов. Соответствующие виды не специализированы и могут изменять свой размерный класс в зависимости от условий среды — вплоть до I класса (простратных деревянистых растений). Наилучший тому пример представляет *Salix pulchra* (subsp. *anadyrensis*): в поймах подзоны северной тайги Аннойского нагорья это дерево до 6 м выс., в то время как популяции на о-ве Врангеля — облигатно простратные; в подзонах гипоарктической тундры, так же как и на высоких террасах в северной тайге, покрытых лиственничными редколесьями с нижними ярусами олиготрофных низких кустарников и кустарничков, мхов и лишайников, она является низким гемипростратным кустарником. В южных гипоарктических тундрах простратную форму нередко принимают *Larix gmelinii* и *L. cajanderi*.

Виды II класса более консервативны, но большинство из них также способны изменять размерный класс — вплоть до полностью простратной формы роста. В то же время деревянистые растения I класса — простратные и/или подушковидные — действительно консервативны и специализированы, с тенденцией к миниатюризации и компактности.

Очевидно, деревянистые виды III и IV классов хорошо соответствуют феномену адаптивных норм, изученному на видах лосося, у которых существует несколько генетических программ с относительно легким переключением между ними (Медников, 1987). Это хорошо видно на примере *Salix pulchra* s. l. или *S. glauca* s. l. на о-ве Врангеля. *Salix arctica* на большей части области своего распространения — строго простратный кустарник, но на юге берингийской части своего ареала это кустарник до 1 м выс. Наблюдаемые различия можно сопоставить с таковыми в амплитудах толерантности и изменчивости в различных географических популяциях одного вида.

Высокая пластичность жизненных форм III и IV классов намечает путь эволюционного происхождения всего спектра биоморф в популяциях деревянистых растений в пределах безлесных районов Крайнего Севера, т. е. собственно Арктики. Это подтверждается недавними исследованиями Ю. В. Гамалея и А. В. Разумовской (Гамалей, 2000; Разумовская, Гамалей, 2000), выявившими, что флорные терминалы большинства видов арктических деревянистых растений относятся к анцестральному типу.

#### Критерии солярной (широтной) зональности арктической и субарктической биоты

В заключение хотелось бы обсудить спорный вопрос о критериях зональности. Значение солярной зональности как фактора, обуславливающего распределение растений, трудно переоценить. Практически «общим местом» стало то, что не существует азональных экотопов либо комплексов видов растений, хотя набор подзон, населяемых последними, может простираться за пределы более чем одной зоны. Отсюда подразделение интразональных видов Ю. И. Черновым (1975) на моно- и поли-интразональные. Существует мнение, что все элементы так называемого «идеального профиля» (включающего полный набор экотопов ландшафта) зональны, но пределы зонального распространения отдельных компонентов ландшафтной биоты могут быть различны. Вполне обоснованно желание биологов отдать предпочтение лишь одному из компонентов, избрав его в качестве эталона и назвав «зональным», однако критерии выбора также могут весьма различаться.

В России наиболее широко распространенным является (или являлся?) критерий плакорного местообитания (точнее, энтопия в терминологии Л. Г. Раменско-

го (1938)). Этот критерий, предполагающий конкретное топографическое местоположение вкуче с определенным литологическим составом в качестве элементов, относительно стабильных в сравнении с биоклиматическим режимом, изначально был введен отечественным ботаником Г. Н. Высоцким (1909) для возвышенных и расчлененных лёссовых плато степной и лесостепной зон юга России. Здесь было сформулировано правило непосредственного влияния климата на плакорную растительность, впоследствии экстраполированное на все другие зоны. Это правило прекрасно соответствует природным условиям юга России, включая глубокий уровень залегания грунтовых вод и мощное капиллярное испарение влаги в лёссовых почвах. Данный энтопий, однако, превращается в свою экологическую противоположность в условиях многолетней мерзлоты Арктики и Субарктики. Здесь широко распространены так называемые «едомы» — высокие наносные террасы с очень густой сетью прослоек жильного льда, предположительно полигенетические по своему происхождению, но с ведущей ролью процессов криогенеза. Сложенная «едомой» равнина в Северо-Восточной Якутии, где благодаря очень малой глубине активного слоя лёссовидных осадки представляют собой весьма влажный субстрат, прямо противоположна по своим свойствам лёссовым равнинам российского Юга. Было бы странным ожидать одинаковых проявлений природных процессов в столь контрастных регионах; однако доказано, что в криоаридные интервалы плейстоцена «едома» не отличалась от южных лёссов по своему режиму влажности (точнее сухости) и была покрыта тундростепной растительностью. Другим важным свойством амфиберингийских лёссов является очень низкая чувствительность к различиям летних температур. Развита на них растительность (пушицевый кочкарник) практически идентична в подзонах как северных, так и южных гипоарктических тундр и очень сходна с таковой в полосе лесотундрового экотона. *Eriophorum vaginatum* — чемпион по толерантности к вечной мерзлоте. Таким образом, мы не можем рассматривать области вечномерзлых осадочных пород в качестве универсального зонального эталона. Не можем мы, однако, и игнорировать подобный класс местообитаний — вероятно, наиболее широко распространенный ландшафт в тундровой зоне и хороший индикатор глобальных изменений климата, со столь выраженным изменением свойств при переходе от аридности к гумидности, объемлющий целый ряд подзон в области таежно-тундрового экотона.

Кратко перечислим остальные критерии. Прежде всего, следует назвать критерий «мезоморфных» экотопов, предполагающий средние (промежуточные) значения по оси каждого из экологических факторов, будь то влажность, температура почвы, защитная роль снежного покрова зимой и т. д. Пространство «средних» значений факторов доступно для представителей разных экологических групп и вдобавок само имеет модальные элементы. «Слабым местом» этого критерия является строгая приуроченность экотопов к склонам (проблема экспозиции), почвам «грубого» механического состава, также зависимость их от влияния поверхностного стока. Тем не менее игнорировать этот класс местообитаний также нельзя.

Третий критерий — это чувствительность к климатическим условиям (температуре, количеству осадков) вегетационного периода. Однако соответствующие местообитания необходимо экстремальны, являя собой противоположные полюса экологического спектра. Очень часто они приурочены или к бесснежным обдуваемым горным вершинам и гребням с интенсивными процессами выщелачивания грубо-скелетного субстрата, или к их противоположности — снежникам в депрессиях и у подножия склонов (антиподам «плакоров»), — т. е. к двум крайностям. Экологическое значение этих двух классов местообитаний велико в холодных областях



(широтных и высотных) и, возможно, они играли наиболее важную роль в период формирования растительности этих областей. Здесь в первую очередь концентрируются представители соответственно континентальных и океанических элементов флоры. Местообитания первых хотя и подвергаются сильнейшему выщелачиванию в областях гумидного климата, в условиях более сухих склонов и гребней характеризуются аккумуляцией катионов и анионов; в то же время вторые получают стекающий вынос по склону обогащенный сток.

В числе зональных индикаторов могут быть названы также автономные местообитания (термин, принятый в почвоведении и подразумевающий автономность от влияния соседствующих экотопов). Сюда относятся элювиальные геохимические элементарные ландшафты в смысле Б. Б. Польшова (1952), рассмотренные нами выше. Концепции плакорной растительности, мезофитной растительности и автономной растительности в значительной степени связаны с концепцией климакса — моноклимакса (в настоящее время отринутая большинством биологов) либо климатического климакса в рамках теории поликлимакса. Как бы то ни было, игнорировать тренды эндогенных сукцессий также нельзя. Подходящим обозначением для местообитаний, в настоящее время формирующихся под прямым влиянием локального макроклимата, подобно слабовсхолмленным равнинам, мог бы стать термин «автономные позиции» — по аналогии с элювиальным геохимическим элементарным ландшафтом Б. Б. Польшова (1952) и в противовес позициям аллономным. Вдобавок следует осознавать значимость зрелых (климаксовых) стадий эндогенных сукцессий сравнительно с более ранними.

В последнюю (для холодных областей — отнюдь не по значимости!) очередь в качестве зонального критерия следует назвать набор жизненных форм (биоморф, форм роста) видов с высокой ландшафтной активностью. Особенно это касается деревянистых растений, формирующих жесткий каркас сообщества в наземной сфере. Опыт работ по проекту SAVM показывает, что каждую из подзон тундровой зоны легко охарактеризовать в терминах состава и соотношений жизненных форм различных размерных классов.

### Благодарности

Автор сердечно благодарит А. А. Зверева за обработку количественных данных с помощью созданной им Интегрированной Ботанической Информационной Системы «IBIS» и составление таблицы, а также Т. М. Королеву за подготовку первого варианта кривых и С. В. Чиненко за помощь при подготовке рукописи. Большое спасибо коллегам по Лаборатории растительности Крайнего Севера за предоставление исходных данных по региональным и локальным флорам (см.: Юрцев и др., 2001).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49142 и 05-04-49583) и Программного гранта президиума РАН (2003—2004).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Высоцкий Г. Н. О фитоценологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение. 1909. Т. 11. № 2. С. 97—104.

Гамалей Ю. В. Структурно-функциональное разнообразие видов — основа разнообразия флор и типов растительности // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 350—374.

Мальшев Л. И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 142—148.

Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общей биологии. 1987. Т. 48. № 1. С. 15—26.

Польшов Б. Б. Геохимические ландшафты // Географические работы. М., 1952. С. 381—393.

Разумовская (Сюткина) А. В., Гамалей Ю. В. Анализ флоры Сунтар-Хаята с использованием структурной типологии растений и аннотированного списка видов // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 375—390.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Толмачев А. И. О методах сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие флоры в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 223 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. 1964. Вып. 16. С. 3—82.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна) // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1965. 33 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

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

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии: Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии. Новосибирск, 1981. 168 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987а. С. 3—10.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987б. С. 47—66.

Юрцев Б. А. Сравнительная флористика в России: вклад школы А. И. Толмачева // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 385—399.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Зверев А. А. и др. 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., Зверев А. А. и др. Пространственная структура видовой разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1689—1727.

Edlund S. A. Bioclimatic zones in Canadian Archipelago // Canada's Missing Dimension: Science and history in the Canadian Arctic islands. Ottawa, 1990. P. 421—441.

Edlund S. A., Alt B. T. Regional congruence of vegetation and summer climate pattern in the Queen Elizabeth Island, Northwest territories, Canada // Arctic. 1989. Vol. 42. P. 3—23.

Kucherov I. B., Daniëls F. J. A. Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetea squarrosae in Central Chukotka // Phytocoenologia. 2005. Vol. 35. N 4: Classification and Mapping of Arctic Vegetation. P. 1—49.

Yurtsev B. A. Some problems in the botanical-geographic division of the North-Eastern Asia // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 908—923.

### SUMMARY

Functional concept of flora as a hierarchic system of populations of all co-existing plant species is developed, with the three basic layers in a hierarchy, namely of areas, species populations, and floras. The latter may be treated at the intralandscape level (partial floras; the lowest level being that of plant communities, microhabitats and coenotic populations), the landscape level (elementary floras and local floras as their minimal areas), and the above-landscape (regional) level (floras of phytocoria and geo-

graphic (regional) populations). Such an approach, representing the synthesis of floristic and phytosociological ones for the purpose of study of plant cover as a whole, suggests quantitative estimation of the units at each level, based on either frequency (constancy) and cover (relation scale), or habitat range, frequency and abundance (grade scale). These 3 estimations could be integrated in one called activeness (partial, landscape, or regional); the latter value has been introduced recently, the method of its estimation is being still in progress. An impulse to development of the above-listed concepts and methods was given by A. I. Tolmachev's (1931) «elementary flora» concept which structured the traditional idea of a flora and facilitated the use of statistics (in form of putting individual meanings of various parameters into schematic maps and calculating mean values of derived parameters, which permits correlation with various geographic and palaeogeographic factors). Algorithms of comparative analysis of quantitative characteristics of regional floras and the pattern of distribution of different species groups (zonal/sectoral and macro-mosaic) are shown on the material of local floras of the Beringian Chukotka subprovince of the Asian Arctic. In conclusive sections, zonation criteria for Arctic and Subarctic Asia are considered along with different approaches to treating the arctic-boreal ecotone, with an emphasis on the role of 4 size (height) classes of woody plants in the establishment of the above-ground structure of the phytosphere.

УДК 582.341 : 551.312.2

© В. В. Панов

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ  
СФАГНОВОГО МОХОВОГО ПОКРОВА ВЕРХОВЫХ БОЛОТ**

V. V. PANOV. SOME FEATURES OF THE SPHAGNUM MOSS COVER DEVELOPMENT IN BOGS

Тверской государственный технический университет, каф. «Природообустройство и экология»  
170026 Тверь, наб. Афанасия Никитина, 22  
E-mail: vvrpanov@tvcom.ru  
Поступила 26.05.2005  
Окончательный вариант получен 01.08.2005

Рассматриваются механизмы развития мохового покрова болот, основу которых составляет самоорганизация сфагновых дернин посредством горизонтального перемещения. При перемещении у дернины появляется оптимальная плотность. Связь между плотностью дернины и влажностью субстрата отражается в формировании вертикальной зональности микрорельефа, составляющей основу его развития. Система механических колебаний или «дыхание» торфяной залежи приводит к согласованному «вихревому» перемещению дернин на поверхности отдельных микроформ, болотных участков или на небольших болотах.

Ключевые слова: мох, дернина, движение, самоорганизация, саморегуляция, сфагновые болота.

Традиционно динамика сфагновой дернины определяется изменением линейного прироста особей мха, а также плотностью дернины в зависимости от влажности местообитания. Прошлогодняя часть мха постепенно переходит в наклонное положение. Уплотнение дернины, по данным М. Илометца (1981), начинается через 15—25 лет. В первые годы формируется структура подошвенного слоя дернины. Она состоит из живых и отмерших частей растений в наклонном и неуплотненном состоянии.

Несмотря на отдельные описания горизонтального перемещения моховых дернин (Герасимов, 1928; Кошечев, 1953; Лопатин, 1954; Конойко, 1989; Антипин, Лопатин, 1989), в большинстве случаев в основе анализа их поведения лежит традиционное представление об их вертикальной дифференциации — в одинаковых условиях среды разные виды мха имеют различный характер роста. Однако нередко один и тот же вид занимает как повышения микрорельефа, так и расположенные рядом понижения.

В зависимости от влажности, количества света и возраста растения количество и расположение пор у одного и того же вида и даже у одной и той же особи мха варьируют (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968). При этом более крупные особи дают более крупные побеги (Солоневич, 1966), и поэтому полного подобия дернин одного вида мха даже в одинаковых условиях не будет. Таким образом, индивидуальные признаки дернины могут частично компенсировать морфологические и функциональные различия видов сфагновых мхов в формировании поверхности болота, а также являться причиной первичной дифференциации поверхности на повышения и понижения. Об этом упоминала И. Д. Богдановская-Гиенэф (1936).