

сосны обыкновенной, в несколько меньшей степени – сибирской), а также безлесных заболоченных пространств. Резко сократилось содержание пыльцы широколиственных пород (от 4–4,5% в оптимуме голоцена до 0,5%). (Волкова В. С., Белова В. А., 1980, с. 115)

Таким образом, становится логичным предположение о широкомасштабном антропогенном воздействии на лесные экосистемы человека эпохи бронзы, особенно усилившимся к концу бронзы в связи с перенаселенностью и деградацией природных ресурсов. Как и в последующие времена, основным фактором, меняющим структурное и таксономическое разнообразие лесов, по-видимому, были пожары (скотоводство и земледелие в лесной зоне немыслимо без направленного выжигания), а также собственно лесной выпас и сбор веточных кормов.

ЛИТЕРАТУРА

Волкова В.С., Белова В.А. О роли широколиственных пород в растительности голоцена Сибири // Палеопалинология Сибири. М., 1980. С. 112–117.

Косарев М.Ф. Эпоха поздней бронзы и переходное время от бронзового века к железнному // Эпоха бронзы лесной полосы СССР. М., 1987а. С. 289–304.

Левина Т.П. Развитие растительности в низовьях Енисея и Средней Оби в голоцене // Палеопалинология Сибири. М., 1980. С. 128–129.

Мезолит СССР. М., 1989. С. 125–143.

ПОДХОДЫ К ВЫЯВЛЕНИЮ И АНАЛИЗУ ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР ЭКОТОПОВ НА ПРИМЕРЕ ГЫДАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Хитун О. В.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия.
khitun-olga@yandex.ru

Во время многолетних исследований в составе полевого отряда II Полярной экспедиции Ботанического института им. Комарова вместе с О. В. Ребристой, мною был собран обширный материал по внутриландшафтной структуре локальных флор (ЛФ) Западносибирской Арктики (в западной части Гыданского п-ова, на Тазовском п-ове и на Ямале). Рассмотрим анализ внутриландшафтной структуры, то есть выявление и анализ парциальных флор всех представленных в данном районе типов экотопов на примере ЛФ верхнего течения р. Нгарка-Нгынгангсё (далее – «Нгынгангсё»), расположенной в центральной части Гыданского п-ова в подзоне северных гипоарктических тундр. Эта флора характеризуется

высоким видовым богатством (192 вида и подвида) для своего региона и подзоны. Как показали наши исследования, наиболее богатые в своих подзонах ЛФ расположены на территориях с наиболее разнообразными геоморфологическими и эдафическими условиями, и/или вблизи подзональной границы. ЛФ «Нгынянгё» находится в районе, где есть выходы самого древнего геоморфологического уровня – ямальской морской террасы. В ней найдены реликты ксеротермического периода позднего плейстоцена – редчайшие на Гыдане виды *Carex supina*, *Lychnis sibirica*, *Dianthus reptans*, *Primula stricta*, *Carex maritima*, а также ряд обычных южнее видов, присутствие которых увеличивает богатство флоры.

Под парциальными флорами (ПФ) мы, вслед за Б.А.Юрцевым (1987), понимаем флоры любых экологически своеобразных подразделений ландшафта. Пространственная иерархия ПФ представляет несколько ступеней, выделяемых соответственно рангу подразделений ландшафта: макрэкотопов (местности), мезоэкотопов (урочища) и микроэкотопов (фации) (Юрцев, Сёмкин, 1980). К «классификации» или систематизации ПФ может быть 2 подхода (Юрцев, 1994): 1) территориальный, или пространственный, когда объединяются контуры соседних выделов, следуя вышеупомянутой иерархии ландшафтных единиц; 2) типологический, когда объединяют выделы сходные по видовому составу в типы, классы с постепенным понижением степени как флористической, так и экологической гомогенности. Мы использовали второй подход. Выявление и сравнительное изучение ПФ экотопов разного уровня дает информацию о распределении общего видового состава КФ по подразделениям ландшафта, о вкладе последних в таксономическую, географическую, экологическую структуру флоры в целом; позволяет определить, каким образом, за счет каких ПФ формируются отношения таксонов и элементов, типичные для КФ.

Хотя теоретическая основа выделения экотопов не вызывает возражений, на практике одноразмерность выделов соблюсти удается не всегда (это отмечают и другие авторы). Как тип экотопа мы рассматриваем и обширные плоские вершины увалов (урочища) и короткие склоны лощин или береговые валы, или бугры плоско-бугристых болотных комплексов (фации). На наш взгляд, это допустимо, поскольку однородность растительности в пределах даже довольно обширного контура свидетельствует об однородности абиотических условий в нем. Если же небольшие контуры резко отличаются от соседних по растительности (как, например бугры и мочажины тундрово-болотных комплексов или береговой вал и дальнейшее пространство речной террасы), это говорит о существенной разности условий в них, а размер выделов имеет второстепенное значение. Большинство выделяемых нами экотопов имеет размерность фации,

т.е. это – микроэкотопы. В тех случаях, когда ставится задача картирования, вероятно целесообразнее использовать более крупные подразделения, а для выявления внутриландшафтного распределения флоры наиболее удобны микроэкотопы.

Мы старались избегать слишком дробного различения местообитаний, так как оно увеличивает погрешность в оценке режима среды разных контуров (Кожевников, 1989). При оценке абиотических факторов мы придерживались весьма грубых оценок, позволяющих безошибочно охарактеризовать данный экотоп. В Западносибирской Арктике на развитие растительности особенно влияют микро- и нанорельеф, условия увлажнения и дренажа, ветровой и снежный режим, экспозиция, механический состав почвы. По сочетанию этих факторов и на основании визуального сходства растительности выделялись различные экотопы и экспертно группировались в типы. Мною было проведено методическое исследование с использованием нумерических методов (двумерный анализ индикаторных видов, неотклоняемый и канонический анализы соответствий, т.е. DCA и CCA), подтвердившее распределение описаний растительности по тем типам экотопов, в которые они были включены экспертно.

«Объединенные» ПФ типов экотопов (далее слово «объединенные» опускаю, поскольку речь будет идти только о них), полученные в результате объединения флористических списков конкретных однотипных естественных контуров (биотопов), проанализированы по сходству видового состава, по систематической, географической, биоморфологической структуре, а также по представленности видов с различной шириной экологической амплитуды и различной ролью в ландшафте.

Для каждого вида оценивались константность и проективное покрытие, то есть компоненты его парциальной активности в каждом освоенном им типе экотопов (подробно см.: Хитун, 2002). Оценивалась также ландшафтная активность видов (Юрцев, 1968). Выделялось флористическое ядро каждой ПФ, то есть комплекс видов, наиболее характерных для типа экотопов, встречающихся в нем с высокой константностью, (но не обязательно в большом обилии). Показано, что в условиях Западносибирской Арктики приходится скорее говорить о видах, характерных для класса близких по условиям типов экотопов (Хитун, 2002, 2003).

В верхнем течении р. Нгарка-Нгынянгсё выделено 18 типов экотопов, которые объединены в 11 классов. Экотопы наиболее схожие (коэффициент Сёрнсена-Чекановского или мера включения Симпсона $>65\%$) по составу своих ПФ объединяются в группы – классы. Эта группировка отражает экологическую приуроченность видов (в первую очередь связь с условиями увлажнения и дренажа). Другими наиболее очевидными факторами, определяющими распределение видов по экотопам, являются нали-

чие торфяного горизонта и толщина снежного покрова. ПФ наиболее специфических, крайних на градиенте «сухо-сыро» экотопов – песчаных раздувов и водоемов существенно отличаются от всех прочих, они выделены в самостоятельные классы – I и XI. Очень высокое сходство (около 80%) у ПФ экотопов с растительностью зонального типа (класс IX). В «Нгынянгсё» к ним, в отличие от других пунктов в гипоарктических подзонах, примыкают и днища лощин, занятые разнотравно-моховыми ивняками и ерниками. ПФ взлобков увалов выделена в отдельный класс (IV), тяготеющий к коротким склонам (класс III), а ПФ последних имеет высокую меру включения в ПФ склонов-яров. Короткие склоны занимают промежуточное положение между экотопами с собственно тундровой растительностью и богатыми луговыми ярами, но выделены в особый класс благодаря комплексу характерных видов – *Equisetum pratense*, *Hierochloa alpina*, *Carex quasivaginata*, *Minuartia macrocarpa*, *Empetrum subholarticum*, *Arctous alpina*. Экотопы классов III и IV хорошо дренированы и умеренно увлажнены. В классы V и VI попали экотопы с умеренным увлажнением, преимущественно суглинистыми почвами, умеренно дренированные. Яры в районе «Нгынянгсё» были сухие, остепненные и также выделены в самостоятельный класс. ПФ экотопов с мезофитной травянистой растительностью и низкими кустарниками оказались в этом районе флористически своеобразными, каждая попала в отдельный класс (V-VIII), а прирусловые террасы и береговые валы даже пришлось разделить на 2 подтипа (более сухие – тип 10 и более мезофитные – тип 10a). Подобная ситуация с этим экотопом у нас была на Тазовском полуострове, но там они различались в разных пунктах – более мезофитными прирусловые участки были в районе «Лайяха», а более сухими – в «Пойловаях». На конце градиента – самые сырые экотопы (болота и водоемы).

На массиве 115 геоботанических описаний был проведен неотклоняемый анализ соответствий с использованием программы CANOCO, версия 4 (ter Braak & Smilauer, 1998). Использовали только состав сосудистых растений, поскольку ранее нами (Хитун, 2003) показано, что в условиях Западносибирской Арктики это дает вполне интерпретируемый результат, описания водоемов и наилок исключили. Результат DCA подтверждает наш вывод, что важнейший градиент в условиях Гыданского полуострова связан с дренажем и увлажнением. Положение каждой точки (описания) на диаграмме отражает ее отношения с множеством факторов среды. Диаграмма позволяет предположить, что вторая ось связана со снегонакоплением (по расположению низовальных участков и ивняков в депрессиях, где накапливается снег и взлобки и склоны, откуда он сдувается) и еще одна ось – со степенью минерализации / оторфованности субстрата (торфяные бугры оказались в нижней части диаграммы, а оползни – в самом верху).

Экотопологическая структура ЛФ Западносибирской Арктики характеризуется высоким флористическим единством. Существенное сходство флористического состава ПФ различных типов экотопов вызвано пониженной гетерогенностью ландшафта и большой долей участия видов с широкой экологической амплитудой и повышенной ландшафтной активностью. В пределах каждой ЛФ типы экотопов существенно различаются по богатству своих ПФ, причем диапазон (15–75 видов) практически одинаков во всех исследованных пунктах. Наиболее благоприятные по условиям (прогреваемые солнцем, дренированные, с достаточным увлажнением) экотопы являются и самыми богатыми (57–76 видов). Таковыми в рассмотренной ЛФ являются длинные и короткие крутые склоны и «нивные» подножия склонов

ЛИТЕРАТУРА

- Кожеевников Ю.П.* География растительности Чукотки. Л.: Наука, 1989. 176 с.
- Хитун О.В.* Внутриландшафтная структура флоры низовьев р.Тиникия (северные гипоарктические тундры, Гыданский п-ов) // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 8. С. 1–24.
- Хитун О.В.* Анализ внутриландшафтной структуры флоры среднего течения реки Хальмерьяха (Гыданский п-ов) // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 10. С. 21–39.
- Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. Л. 1968. 235 с. *Юрцев Б.А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению / Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука. 1987. С. 13–28.
- Юрцев Б.А.* О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики / Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб, 1994. С. 15–33.
- Юрцев Б. А., Сёмкин Б.И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн. 1980. Т.65. № 12. С. 1706–1718.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P.* 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 352 pp.

СЕМЕННАЯ РЕПРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ АРКТИКИ

Ходачек Е. А.

Ботанический Институт им. В.Л. Комарова, г. Санкт-Петербург, Россия.
luna1807@yandex.ru

Познание систем репродукции на разных уровнях организации жизни: организменном, популяционно-видовом, ценоотическом – одна из центральных проблем биологии. В развитии исследований по проблемам репродуктивной биологии цветковых растений можно выделить два перио-