

Проблемы изменчивости синтаксонов в Арктике

Изменчивость, или варьирование, синтаксонов будем рассматривать как изменение их флористического состава, набора биоморф и типов структуры при смене географического положения и экологических условий, при которых формируются сообщества. В синтаксономических работах, посвященных растительности Арктики, важное значение имеет установление факта близости синтаксона описанным ранее в других районах полярной безлесной области [13], включающей тундровую зону и зону полярных пустынь. Эта проблема решается в рамках представлений о географической изменчивости синтаксона в пределах разных типов ареалов, которые имеют ранговую структуру. При этом критерием выделения того или иного типа географической ассоциации является соотношение ареала синтаксона и ареала того или иного характерного вида. Было предложено различать 3 географических типа ассоциаций: локальную, региональную и главную (генеральную) [14; 16–19; 21]. Проведенное нами сопоставление выделенных на о-ве Врангеля и крайнем севере Новой Земли синтаксонов ранга ассоциаций с синтаксонами из других районов Арктики (Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Северная Земля, Новосибирские о-ва, арктическая Аляска) показало, что во всех сравниваемых районах крайне мало видов, которые являются географически дифференцирующими. Многие виды характеризуются широкой географической амплитудой и входят в состав ассоциаций, выделенных в разных регионах. Для Арктики отмечено довольно много видов, имеющих циркумполярный ареал [7]. Дифференцирующее значение среди сосудистых растений зоны полярных пустынь Новой Земли имеет *Cerastium arcticum*. Этот вид по особенностям ареала – амфиатлантический, характерный как для баренцевоморского сектора Арктики, так и для Гренландии и восточной части Канадского арктического архипелага, и отграничивает асс. *Pseudephebeo pubescentis*–*Bryocaulum divergentis* Kholod 2007 субасс. *saxifragetosum cespitosa* от типической, выделенной на о-ве Врангеля [9], где этот вид отсутствует. Для тундр о-ва Врангеля дифференцирующее значение имеет, в частности, *Carex lugens* при отграничении асс. *Meesio triquetris*–*Caricetum stantis* Matveyeva 1994 вик. *Warnstorfia sarmentosa* Kholod 2007 от типической ассоциации с Таймыра, где этот вид замещен на *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*. На о-ве Врангеля выделен викариант *Polemonium acutiflorum* Kholod 2007 асс. *Equisetetum borealis* Nadač 1946 на основе характерных локальных видов *Polemonium acutiflorum*, *Allium schoenoprasum*, которых нет на Шпицбергене, где была описана типическая ассоциация.

Дифференцирующее значение спорового компонента не столь бесспорно, как сосудистых растений, при учете возможных пропусков мохообразных и лишайников при сборах и вероятности предстоящего нахождения их в тех районах, где они в настоящее время не выявлены. Наиболее очевидно присутствие в сравниваемых районах группы видов, образующих покровы с высоким проективным покрытием. Так, для зоны полярных пустынь архипелага Земля Франца-Иосифа характерны коврики печеночников *Cephaloziella arctica* и *Scapania calcicola* [1], эти виды обычны в разных типах сообществ (нанокомплексах) и разреженных группировках (комитациях) этого архипелага, но не найдены к настоящему времени в полярных пустынях Новой Земли. В зональной ассоциации о-ва Большевик (архипелаг Северная Земля) – *Deschampsio*–*Aulacomnietum turgidi* Matveyeva 2006 –

* С. С. Холод, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).
E-mail: sergeikhokolod@yandex.ru

есть ряд видов, свойственных Сибирской и Канадской провинциям полярных пустынь – *Arctomia delicatula*, *Bilimbia lobulata*, *Rinodina mniarae*, *Scapania brevicaulis*, *Sticta arctica* [5], которые являются дифференцирующими относительно зональной ассоциации Новой Земли – асс. *Schistidio papilloso*–*Cerastietum regelii*, где этих видов, как и во всей Баренцевской провинции, нет [7]. Наличие и большого ряда других видов споровых, дифференцирующих ассоциации с разных архипелагов, не позволяет рассматривать эти ассоциации как одну региональную: это – две разные ассоциации, вероятно принадлежащие союзу *Papaveriondahliani* Hofmann ex Daniels, Elvebakket Matveyeva 2015 [15].

Локальная ассоциация выделяется на основе характерного вида (или видов), ареал которого меньше ареала синтаксона. Региональная ассоциация представляет собой группу викарирующих или локальных ассоциаций и выделяется на основе дифференцирующей комбинации видов, ареал которых, как правило, шире ареала синтаксона. Так, асс. *Cassiope tetragona* Böcher 1933 представляет собой региональную ассоциацию союза *Phyllodoco-Myrtillion* Nordh. 1943, объединяющую несколько викариантов из южной Гренландии, где *Cassiope tetragona* представляет собой хионофильный вид бедных или торфянистых почв [14]. В других районах, в частности в Скандинавии, этот вид может встречаться в базифитных и малоснежных условиях, где он образует сообщества союза *Loiseleurio-Diapension* (Br.-Bl., Siss. et Vlg. 1939) Daniels 1982. В подзоне арктических тундр *Cassiope tetragona* встречается вместе с дриадой (*D. punctata* и *D. octopetala*), образуя сообщества союза *Caricion nardinae* Nordh 1935. Установление главных ассоциаций встречает известные затруднения: по определению, это такая ассоциация, ареал которой совпадает с ареалом характерного вида. Это может быть ассоциация, характерным видом которой является узкоэндемичный вид, например некоторые бобовые северо-востока Азии. На о-ве Врангеля выделена асс. *Salicicrotundifoliae*–*Oxytropidetum wrangelii* Kholod 2007, группу характерных видов которой возглавляет *Oxytropis wrangelii* – субэндемик о-ва Врангеля [9]. С другой стороны, характерный вид главной ассоциации может иметь большой ареал, но в этом случае в разных частях такого ареала оптимум вида может сдвигаться в ту или иную часть экологической амплитуды. Так, на о-ве Врангеля зональный тип сообществ на карбонатных субстратах – пятнистые тундры с *Dryas integrifolia*: эта дриада является характерным видом асс. *Oxytropidi wrangelii*–*Dryadetum integrifoliae* Kholod 2007 союза *Dryadion integrifoliae* Ohba ex Daniels 1982, сообщества которого формируются в усредненных условиях трофности, увлажнения и заснеженности [14]. В Канадском арктическом архипелаге этот вид чаще встречается в условиях некарбонатного и карбонатного стока (в первом случае он отмечен и на о-ве Врангеля) и входит в диагностические группы нескольких ассоциаций, различающихся экологическими параметрами [20]. Однако в данном случае речь идет о нескольких ассоциациях, принадлежащих к одному союзу или даже порядку (в данном случае – *Kobresio-Dryadetalia* Ohba 1974). В этом случае возникает вопрос: можно ли рассматривать весь ареал такого вида совпадающим с ареалом главной ассоциации? По всей видимости, нет, поскольку в данном случае ареал вида будет совпадать с ареалом синтаксономической единицы более высокого ранга, чем ассоциация, в частности – союза.

Географическое дифференцирующее значение того или иного вида может проявляться на широтном и долготном градиентах. В первом случае виды дифференцируют широтные викарианты, замещающие один другого, например при смене зонального положения. Так, на о-ве Врангеля в нескольких ассоциациях выделяются субассоциации и варианты, одним из дифференцирующих видов которых является шпалерная ива *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*. Этот вид характерен для щебнистых субстратов и одновременно – для обдуваемых местоположе-

ний с интенсивным сносом снега зимой. Последние из этих условий более характерны для окраинных частей острова, которые отнесены к южному варианту подзоны арктических тундр, а условия относительного снегонакопления – к центральной части, которая по ряду признаков ближе к подзоне типичных тундр (северный вариант) [10]. Вдоль этого градиента отмечено варьирование флористического состава нескольких синтаксонов со сменой фаций: от асс. *Salicirondifoliae–Oxytropidetum wrangelii* фации *Typical* Kholod 2007 к фации *Salix glauca* subsp. *callicarpaea* этой же ассоциации, и от асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фации *typical* Kholod 2007 к фации *Salix glauca* subsp. *callicarpaea* этой же ассоциации. Эта смена синтаксонов происходит по долготному градиенту, в направлении центр – восток (первый случай) или центр – запад (второй случай), но в данном случае можно говорить о смене вдоль зонального градиента. Другое дело, когда на долготном градиенте происходят изменения состава видов, которые связаны с изменением степени континентальности/океаничности климата или определяются палеогеографическими причинами. Такие изменения происходят на уровне единиц геоботанического районирования, например, районов или округов, или единиц флористического районирования, в частности, провинций. Примеры последнего случая отмечены выше, где синтаксоны различаются набором видов, характерных для той или иной провинции зоны полярных пустынь: Баренцевской, Сибирской, Канадской [7]. По всей видимости, флористические провинции являются «характерным» пространством формирования не только видов, но и тесно связанных с ними сообществ.

В связи с этим заслуживает внимание предложение R. Knapp [16] о самостоятельной классификационной системе для так называемых историко-географических ассоциаций, параллельной обычной классификации для эколого-эдафических единиц. По всей видимости, распознать эти единицы можно на основании двух групп видов – географически и экологически дифференцирующих [14]. Историческое становление географической ассоциации определяется двумя группами факторов: процессом филогенеза или видообразования, и крупными изменениями физико-географической среды, происходившими в геологическом прошлом. Для Арктики решающее значение здесь имеет, с одной стороны, покровное оледенение и последующее освоение растительностью территорий, освободившихся из-под ледника, а с другой – наличие крупных неоледеневавших участков суши, на которых могли сохраниться не только определенные таксоны, но и сообщества, формирование которых происходило задолго до эпох оледенения. Такие участки существовали в пределах Эоарктики, или древней Арктики, которая была ареной формирования арктической биоты [3; 8; 12].

Однако гораздо чаще варьирование флористического состава синтаксонов в Арктике определяется не географическими, а экологическими причинами. При широкой экологической амплитуде видов тундровой зоны, а тем более зоны полярных пустынь реакция вида на условия среды в разных частях ареала может различаться. При некотором сходстве климатических условий такая разная реакция может быть вызвана наличием геохимически разных грунтов, например некарбонатных на одном архипелаге и карбонатных – на другом. Одни и те же виды, присутствующие в сравниваемых районах климатически одного региона (например, подзоны или зонального варианта), могут входить в диагностические группы ассоциаций, сообщества которых занимают разные типы местообитаний. Разная приуроченность таких видов хорошо прослеживается при сравнении синтаксонов Новой Земли и Северной Земли. Сравнивая зональные сообщества обоих архипелагов, можно видеть, что в сообществах одного из них есть виды, которых нет в сообществах другого, а если виды и есть в этих последних, то они не имеют здесь оптимума. Последний же обнаруживается в сообществах интразональных место-

положений. Поэтому зональные сообщества обоих архипелагов существенно отличаются друг от друга, притом что сравниваемые территории относятся к климатически единому региону – южному варианту зоны полярных пустынь. Исходя из этого, можно сделать вывод, что наибольшее дифференцирующее значение в пределах полярной безлесной области имеет не наличие или отсутствие вида, а изменение его экологической специфики.

Дифференцирующее значение для синтаксономии тот или иной вид приобретает только в том случае, если сравниваются синтаксоны (сообщества), связанные со сходным типом местоположения и сходным набором биоморф. Поэтому ряд «хороших» дифференцирующих видов не может быть использован при разграничении синтаксонов, различающихся флористическим составом, связанным с географическим положением региона. Так, *Deschampsiabrevifolia*, один из основных видов дифференцирующей комбинации видов ассоциации ложбин стока в полярных пустынях Новой Земли (*Deschampsio-Scorpidietum revolvendi*), отсутствует на о-ве Большевик архипелага Северная Земля [5] и Земле Франца-Иосифа [1]. Однако в пределах этих архипелагов не отмечено подобных сообществ с характерным набором биоморф, в частности крупных дернин щучки, образующей своеобразные кольца, заполненные изнутри подушками гигрофитных видов мхов. В пределах каждой ассоциации есть, по меньшей мере, одна биоморфа, придающая сообществу характерный облик. Так, подушечники особенно характерны для сообществ асс. *Dicranoweisia crispulae-Cetrarielletum delisi* Matveyeva 2006 субасс. *Niphotrichum ericoides* полярных пустынь Новой Земли, но в то же время в составе этой ассоциации есть дерновинные злаки, короткокорневищные травы [2], рыхлошпалерные мхи [4] и другие биоморфы. С другой стороны, подушечники встречаются в сообществах многих других синтаксонов, например, асс. *Stellario edwardsii-Fletrichietum flexicauli* или *Pseudephebe pubescentis-Bryocaulietum divergentis* субасс. *Saxifragetosum cespitosi*. В викарирующих ассоциациях, вместе образующих одну региональную, соотношение тех или иных биоморф может различаться, в некоторых ассоциациях могут встретиться биоморфы, отсутствующие в других. Для каждого синтаксона ранга ассоциации, таким образом, можно выделить группу характерных биоморф, которая будет иметь для выделения синтаксона такое же значение, как и дифференцирующая комбинация таксонов.

Горизонтальная структура и ее особенности наиболее часто рассматривается как признак, характеризующий тот или иной тип сообществ тундровой зоны и зоны полярных пустынь. Однако связь здесь неоднозначна: одному типу горизонтальной структуры может соответствовать несколько вариантов флористического состава, и наоборот, один и тот же флористический состав может соответствовать нескольким структурным типам растительности. Связь эта носит, таким образом, стохастический характер, что отмечено для полярных пустынь [5] и тундровой зоны [11]. Так, в полярных пустынях Новой Земли связно-сетчатый тип структуры отмечен для сообществ ассоциаций *Campylio stellati-Orthothecietum chryseoni* субасс. *Polytrichetosum alpini* и *Stellario edwardsii-Flexitrichetum flexicauli*, разорванно-сетчатый – ассоциаций *Schistidio papilloso-Cerastietum regelii*, *Campylio stellati-Orthothecietum chryseoni* субасс. *papaveretosum polari*, спорадично-пятнистый – ассоциаций *Dicranoweisia crispulae-Cetrarielletum delisi* субасс. *Niphotrichum ericoides* и *Pseudephebe pubescentis-Bryocaulietum divergentis* субасс. *Saxifraga cespitosa*. При этом растительность первой из ассоциаций часто образует узор разорванно-сетчатого типа.

Синтаксоны Арктики характеризуются тремя важнейшими параметрами: флористическим составом, биоморфами и горизонтальной структурой. Изучение их варьирования, которое в последнее время обозначено как сравнительная синтаксономия [6], показало, что для всех этих параметров решающее значение имеет их

конкретный набор в пределах того или иного синтаксона. Все вместе они характеризуют ассоциацию как устойчивый тип в плане географического варьирования и позволяют наметить возможные пути исследования исторического становления тех или иных типов сообществ.

Литература

1. Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. – Л. : Наука, 1983. – 143 с.
2. Арктические тундры острова Врангеля : материалы ботанического полустационара «Бухта Сомнительная» 1984–1988 гг. // Тр. Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова. – СПб., 1994. – Вып. 6. – С. 168–190.
3. Городков Б. Н. Происхождение арктических пустынь и тундр // Тр. Ботанического ин-та АН СССР. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. – Сер. III. – Вып. 8 : Геоботаника. – С. 355–403.
4. Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. Вып. 590 : Структура растительности полярных пустынь и болот. – 1982. – С. 3–21.
5. Матвеева Н. В. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. – 2006. – № 8. – С. 3–87.
6. Матвеева Н. В. Классификация растительности Российской Арктики: итоги, перспективы, проблемы // Современные фундаментальные проблемы классификации растительности : тез. Межд. науч. конф. (Ялта, Республика Крым). – Ялта, 2016. – С. 82–83.
7. Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. – СПб. : Марафон, 2015. – 320 с.
8. Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
9. Холод С. С. Классификация растительности острова Врангеля // Растительность России. – 2007. – № 11. – С. 3–135.
10. Холод С. С. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход // Растительность России. 2013. № 23. С. 89–121.
11. Холод С. С. Растительность и мерзлотные формы рельефа на острове Врангеля // Комаровские чтения. – Владивосток, 2014. – Вып. 62. – С. 241–313.
12. Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Избранные работы. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.
13. Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 1. – С. 30–41.
14. Daniels F. J. A. Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland, IV. Shrubs, dwarf shrubs and terricolous lichens // Medd. Grøn. Biosci. – 1982. – № 10. – P. 1–80.
15. Daniels F. J. A., Elvebakk A., Matveyeva N. V., Mucina L. The *Drabo corymbosae-Papaveretea dahliani* – a new vegetation class of the high arctic polar deserts // Hacquetia. – 2016. – V. 15, № 1. – P. 1–10.
16. Knapp R. Einführung in die Pflanzensoziologie. – Stuttgart : Eugen Ulmer, 1971. – 388 p.
17. Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A. Przegląd Fitosocjologiczny Zbiorowisk Leśnych Polski. Cz. 1. Lasy bukowe // Phytocoenosis. – 1973. – № 2 (2). – P. 143–202.
18. Meijer Drees E. Capita selecta from modern plant sociology and a design for rules of phytosociological nomenclature // Rapp. Bosb. proefst. – 1951. – Bogor, № 52. – P. 1–68.
19. Oberdorfer E. Assoziation, Gebietassoziation, Geographische Rasse // Pflanzensoziologisch Systematik, ed. R. Tüxen. Ber. Symp. int. Ver. Vegetationskunde, Stolzenau 1964. The Hague: Junk, 1968. – P. 124–131.
20. Thannheiser D. Über- und Sumpfvegetation auf dem westlichen kanadischen Arktis-Archipel und Spitzbergen // Polarforschung. – 1976. – Bd. 46, № 2. – P. 71–82.
21. Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science. Part V. Ordination and classification of communities. The Hague: Dr. W. Junk b.v.-Publishers, 1973. – P. 287–399.

S. S. Kholod,
Komarov Botanical institute RAS (St.-Petersburg)

PROBLEMS OF THE VARIABILITY OF SYNTAXA IN ARCTIC

Variability or variation of syntaxons of Arctic is seen as a change in their floristic composition, biomorphic set and structure types when the geographic location and environmental conditions are change. This problem is solved within the framework of the notions of geographical variability of syntaxon in different types of areals, which have a rank structure. Examples of local, regional and major associations are considered. The formation of a geographical association is determined by two groups of factors: the process of phylogenesis and major changes in the physio-geographical environment occurring in the geological past. Often the variation of the floristic composition of the syntaxon in the Arctic and the associated biomorphic composition is determined not by geographic, but by ecological causes. The same species (ecologically differentiating) can enter into diagnostic groups of associations whose communities occupy different types of habitats. The study of the variation of different parameters of the Arctic syntaxa, which was recently designated as a comparative syntaxonomy, showed that for both the floral composition, and for the biomorphic and horizontal structure, their specific set within a given syntaxon is crucial. Together they characterize the association as a stable type in terms of geographical variation and allow us to outline possible ways of studying the historical formation of certain types of communities.