Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук

На правах рукописи

Научный доклад
об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы (диссертации)

«СИНТОКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЦЕНОФЛОРЫ ИВНЯКОВ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ»

по направлению подготовки
06.06.01 Биологические науки

03.02.01 — «Ботаника»

Аспирант Кочергина Анна Геннадьевна
Научный руководитель к.б.н. Лавриненко Ольга Васильевна

Санкт-Петербург
2020

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Ивняки в тундровой зоне – интразональные сообщества, развитые в поймах рек и в депрессиях на водоразделах. Их вертикальная и горизонтальная структура, состав кустарникового (разные виды рода *Salix*) и травяного (злаки, осоки, высокотравье) ярусов и напочвенный покров (мертвопокровный, моховой) зависят как от местоположения в ландшафте и экологических условий местообитаний, так и от сомкнутости верхнего яруса. Заросли **кустарниковых ив являются** проводниками для продвижения на север бореальных видов и рефугиумами для таежных растений, сохранившихся в тундре со времен голоцена, поскольку в них созданы наиболее благоприятные условия для произрастания таких видов. Из-за высокого (нередко 100 %) покрытия кустарников такие заросли трудно не только описывать, но и проходить, поэтому это – один из сложных объектов изучения растительности в тундре.

Растительность восточноевропейского сектора Арктики, включая сообщества ивняков, в 1930-1950-х годах изучали геоботаники-тундроведы в традициях эколого-физиономического (доминантного) подхода; опубликованные описания есть в работах В.Н. Андреева, И.Д. Богдановской-Гиенэф, А.А. Дедова, Ф.В. Самбука, З.И. Смирновой. В системе Браун-Бланке (флористическая классификация) только в азиатском секторе Арктики на долготном и широтном градиентах для сообществ кустарниковых ив выделены и валидно описаны ассоциации и субассоциации (работы Н.А. Секретаревой, Н.В. Синельниковой, М.Ю. Телятникова), а синтаксоны уровней от союза до класса предложены предварительно.

Актуальность темы обусловлена слабой изученностью и отсутствием разработанной синтаксономии для сообществ кустарниковых ив восточноевропейского сектора Арктики.

Цели и задачи исследования

Цель – выявить синтаксономическое разнообразие ивняков в разных типах местообитаний Большеземельской тундры и определить основные эколого-географические факторы дифференциации ивовых сообществ.

Задачи:

1. На ключевых участках выполнить геоботанические описания ивняков в разных местообитаниях.
2. Выполнить классификацию ивовых сообществ в традициях школы Браун-Бланке, описать синтаксоны и установить их принадлежность высшим единицам.
3. Установить взаимосвязи между видовым составом, пространственной (горизонтальной и вертикальной) структурой и местообитаниями сообществ выделенных синтаксонов.
4. Выявить различия в ценофлорах пойменных и водораздельных ивняков на широтном градиенте, сравнить их таксономическую и географическую структуру.

Научная новизна и практическая значимость работы

Впервые в системе Браун-Бланке выполнена классификация ивняков Большеземельской тундры на уровне низших синтаксонов, встроенных в существующую иерархию высших единиц. Выявлена ценофлора ивняков на широтном градиенте, проведен ее таксономический и географический анализы. Ивняки, как наиболее продуктивные тундровые сообщества, используются как оленьи пастбища для выпаса в бесснежные сезоны, листва ивы является лучшим зеленым кормом. Изучение ценофлоры этих сообществ позволит полнее оценить кормовое значение этих сообществ для северного оленеводства. Результаты работы могут быть использованы в природоохранных целях (водоохранные зоны, система ООПТ) и для подготовки крупномасштабных геоботанических карт восточноевропейских тундр.

Методология и методы исследования

Основной материал для исследования собран во время полевых работ в 2016–2017 гг. в 5 географических пунктах на территории Большеземельской тундры в типичных, южных тундрах и северной лесотундре в приморских и континентальных условиях. Всего было сделано 120 геоботанических описаний. Для синтаксономического анализа были также привлечены 30 описаний, выполненных О. В. Лавриненко и И. А. Лавриненко в 7 пунктах на территории Большеземельской тундры. Для сравнительно-географического анализа были использованы новые синтаксоны (4 ассоциации с субассоциациями и вариантами) из других районов восточноевропейских тундр, преимущественно с островов Колгуев, Долгий, Вайгач и побережья Баренцева моря (Лавриненко, Лавриненко, 2020, в печати). Классификация растительности проведена в рамках флористического подхода. Подробные методы исследования представлены в Главе 3.

Апробация результатов исследования.

Результаты исследования частично апробированы на III Всероссийской научной конференции Сыктывкар (20–24 ноября 2017 г.), межрегиональной конференции «Вклад особо охраняемых природных территорий Архангельской области в сохранение природного и культурного наследия» (21–23 ноября 2017 г.), IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных (Санкт-Петербург, 22–28 апреля 2018 г.), на международной научной конференции «Комплексные исследования природной среды Арктики и Антарктики» (Санкт-Петербург, 2–4 марта 2020 г). Основной материал по синтаксономии ивняков подготовлен к публикации в виде статей в отечественных научных журналах. Список публикаций прилагается.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Природные условия района исследования

Рельеф Большеземельской тундры преимущественно холмисто-увалистый со средними высотами 40–80 м над ур. моря, равнинный лишь вдоль побережья Баренцева моря. Сопки и увалы (конечные морены) вытянуты на десятки километров и разделены замкнутыми или ложбинообразными понижениями, занятыми озерами и болотами. Поверхность сложена четвертичными аллювиально-морскими и морскими отложениями различного гранулометрического состава (пески, супеси, суглинки, глины), часто оторфованными (Атлас…, 1976).

Климат исследуемой территории субарктический, холодный, на градиенте с запада на восток уменьшаются годовая температура воздуха и среднее количество годовых осадков (Рихтер, 1966; Атлас…, 1976).

По данным метеостанции «Нарьян-Мар» (67°40′ с. ш., 53°05′ в. д средняя годовая температура воздуха в 2010–2018 гг. составила -1.5 °С при максимальной — 31.3 °С (04.07.2013) и минимальной — -47.4 °С (12.02.2014), среднее значение температур января — -17.2 °С, среднее значение температур июля — 14.1 °С, среднее значение относительной влажности воздуха — 81 %, максимальная высота снежного покрова — 83 см. Сумма положительных температур в 2016 г. — 15547.1 °С, в 2017 г. — 11076.4 °С. Сумма осадков в 2016 г. — 439 мм в год, в 2017 г. — 486 мм в год. По данным метеостанции «Мыс Константиновский» (68°33′ с. ш., 55°30′ в. д) в этот же период средняя годовая температура — -2.5 °С, максимальная — 30 °С (18.07.2013) и минимальная — -40 °С (19.02.2010), среднее значение температур января — -16.6 °С, среднее значение температур июля — 11.9 °С, среднее значение влажности — 86.5 %, максимальная высота снежного покрова — 30 см. Сумма положительных температур в 2016 г. — 11058.1 °С, в 2017 г. — 7570.4 °С. Сумма осадков в 2016 г. — 418 мм в год, в 2017 г. — 304 мм в год (rp5.ru [сайт]).

В соответствии с флористическим делением Арктики все районы относятся к Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западно-Сибирской (Ненецкой) провинции, для флоры которой характерно массовое присутствие бореальных видов (они встречаются даже в самых северных точках) и низкий ранг эндемизма, по сравнению с соседними провинциями (Юртцев и др.., 1978).

Основная часть ивняков описана в 5 географических пунктах Большеземельской тундры (рис 1.). Исследуемые пункты находятся в разных ботанико-географических подразделениях: северной лесотундре, подзонах южных и типичных тундр (Геоботаническое…, 1989; Лавриненко, 2013).

Река Куя (1) (длина 186 км) – достаточно крупный правый приток Печоры с широкой пологой долиной. Река Северная (2) (длина 45 км) – приток р. Хальмерью, относится к бассейну Печоры. Большая часть ивняков здесь располагается непосредственно в пойме рек или окаймляет озера и болота, образующиеся за счет сильно меандрирующего русла.

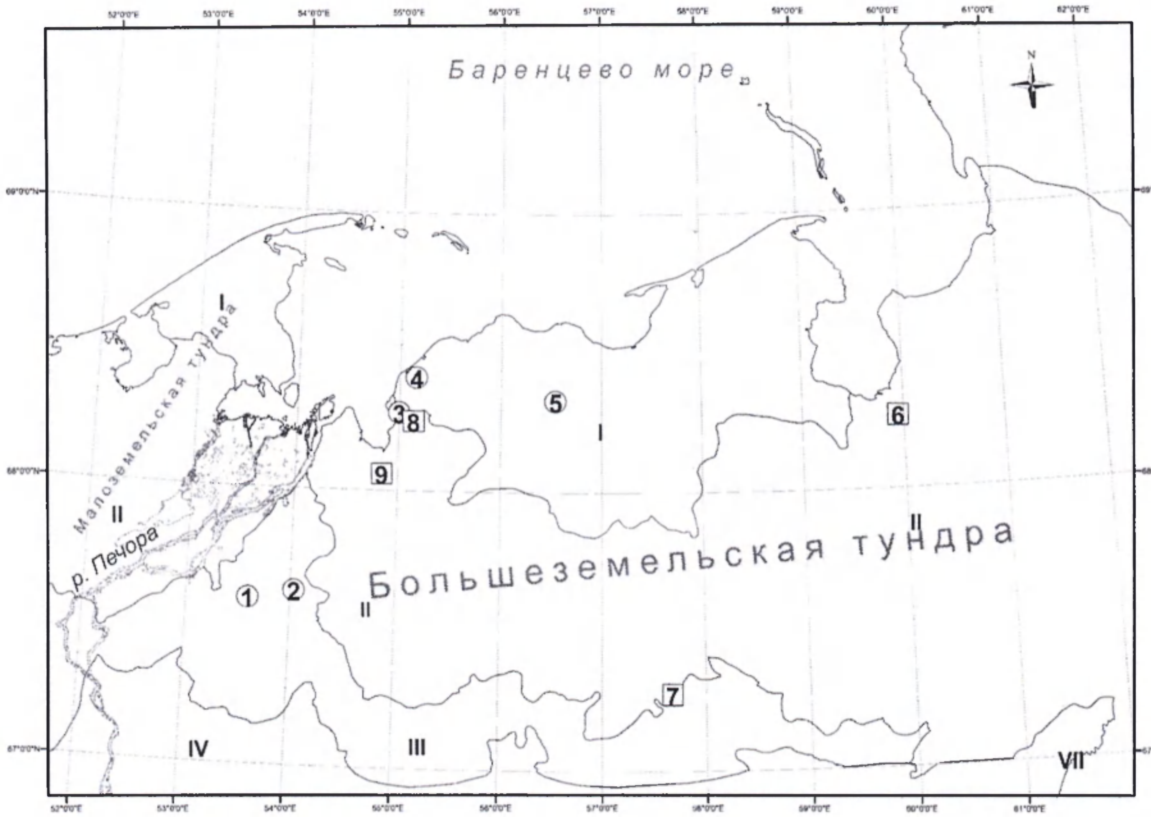

Рис. 1. Картосхема районов исследования. Номера районов исследования: 1-5 — выполненные автором в 2016-2017 гг: 1 — р. Куя, нижнее течение, вблизи г. Нарьян-Мара; 2 — р. Северная, среднее течение; 3 — р. Хыльчую, нижнее течение; 4 — р. Большая Двойничная, нижнее течение; 5 — возвышенность Вангуреймусюр, р. Большая Хэхэганьяха, среднее течение; 6-9 — выполненныеО. В. Лавриненко и И. А. Лавриненко: 6 —нижнее течение р. Море-Ю, Хайпудырская губа, 7 — руч. Мусюршор, 8 — р. Хыльчую, нижнее течение, 9 —нижнее течение р. Нерута, Болванская губа,.
Подзональные ботанико-географические подразделения: I — подзона типичных тундр, II — подзона южных тундр, III — северная лесотундра, IV— южная лесотундра.

Река Хыльчую (3) вместе с р. Малая Хыльчую и безымянными водотоками образуют небольшую (8 км шир., 4 км вглубь) дельту. Устье р. Большая Двойничная (4) простого типа, однорукавное. Низменные (до 3 м над ур. м.) аккумулятивные террасы в нижних течениях этих рек заняты маршами и по направлению вглубь материка сменяются более высокими (до 10 м) аккумулятивными террасами с небольшими (до 15.5 м) суглинистыми сопками. Ивняки окаймляют многочисленные озера и водотоки, иногда болота, занимают бровки надпойменных террас и склоны логов в долинах рек, формируются в понижениях между сопками и в ложбинах стока на водоразделах.

Река Большая Хэхэганьяха (5) пересекает восточную часть возвышенности Вангуреймусюр и впадает в р. Черная. Здесь при общем подъеме высот (110–170 м над ур. м.) преобладают мелкосопочный рельеф и плакорные местообитания. Ивовые сообщества развиваются в основном в долинах рек на склонах логов и бровках коренных террас, на водоразделах формируют заросли вокруг озер и в ложбинах стока, занимают заболоченные понижения.

Глава 2. Обзор литературы

Рассмотрено таксономическое разнообразие рода *Salix,* представлена характеристика видов, образующих сомкнутые кустарниковые сообщества в тундровой зоне. Особое внимание уделено изученности ивовых сообществ, как на территории Большеземельской тундры, так и в других секторах Арктики. Основные вопросы, освещенные в обзоре литературы:

2.1. Таксономическое разнообразие р. *Salix*: род ивы, краткая характеристика видов, формирующих сомкнутые сообщества (ивняки), широта понимания видов, викарирующие таксоны, разнообразие на европейском Севере и в Большеземельской тундре;

2.2. Состояние изученности ивовых сообществ на территории восточноевропейского сектора Арктики, разные типы ивняков в зависимости от местообитаний и подзональной принадлежности;

2.3. Изученность ивовых сообществ в других секторах Арктики. Подходы к классификации, описанные синтаксоны;

2.4. Преимущество флористической классификации, синтаксономическое положение ивняков в системе Браун-Бланке, описанные высшие синтаксоны ивовых сообществ.

Глава 3. Материалы и методы

Объект исследования — сомкнутые ивовые сообщества Большеземельской тундры.

Материалом для синтаксономии послужили 150 геоботанических описаний. Для проведения ординации и определения характерных видов союзов (на основании коэффициента верности) были добавлены 62 описания, выполненных О. В. Лавриненко и И. А. Лавриненко в моховых ивовых сообществах на островах Колгуев, Долгий и Вайгач и северо-востоке Малоземельской тундры (рис 2).

Описания ивняков проводили на пробных площадках размером 10 × 10 м (или в естественных границах фитоценоза соразмерной площади), выявляли все виды (сосудистые, мохообразные, напочвенные лишайники) с оценкой проективного покрытия (%) в целом и по основным жизненным формам и обилия-встречаемости по шкале Браун-Бланке (Becking, 1957; Barkman et al., 1964): r – единично; + – менее 1 %; 1 – 1–5 %; 2a – 6–12 %; 2b – 13–25 %; 3 – 26–50 %; 4 – 51–75 %; 5 – 76–100 %. Почвенные прикопки делали на глубину 20 см. Координаты описаний определены с помощью GPS-прибора Garmin.

Формирование базы данных проведено в пакете TURBOVEG (Hennekens, Schaminée, 2001), автоматическая обработка таблиц – в пакете Juice 7.1 (Tichý, 2002) с последующей ручной доработкой в Excel. Константность видов дана по шкале (%): I – > 0–20, II – 21–40, III – 41–60, IV – 61–80, V – 81–100. Верность видов рассчитывали на основании phi коэффициента в пакете Juice 7.1 (Tichý, 2002).

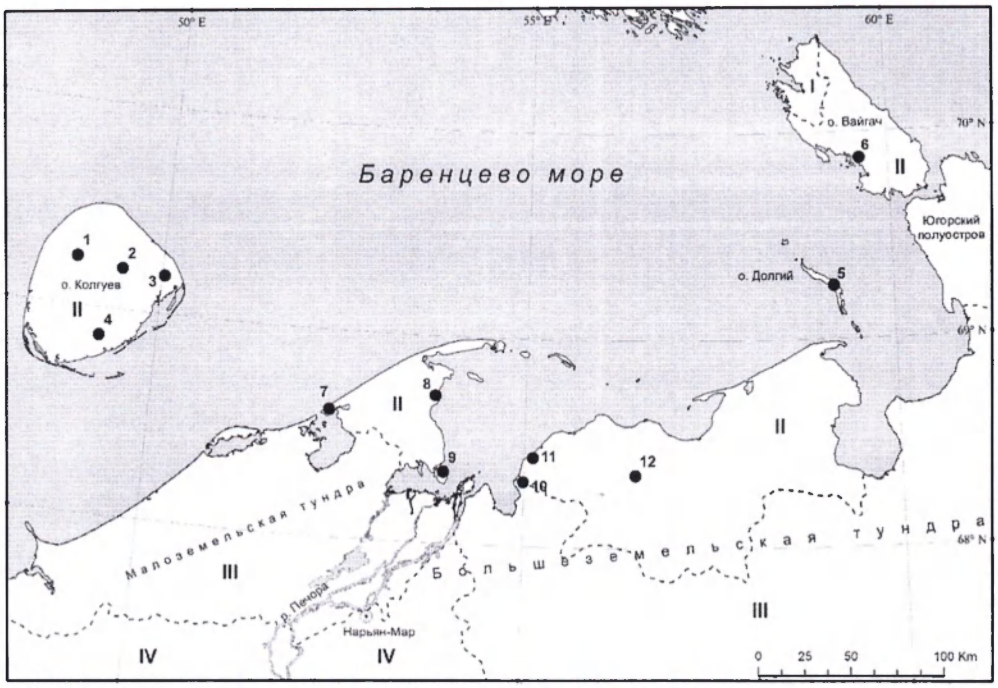

Рис. 2 Картосхема районов исследования О. В. Лавриненко и И. А. Лавриненко (Лавриненко, Лавриненко, 2020).

При описании ассоциаций, субассоциаций, типов сообществ и вариантов выделяли дифференцирующую комбинацию видов (Molenaar, 1976; Matveyeva, 2006) – группы таксонов, которые являются характерными для синтаксона, встречаясь вместе, хотя каждый по отдельности таковым может и не быть. Названия новым единицам даны в соответствии с «International Code of Phytosociological Nomenclature» (ICPN) (Weber et al., 2000). Для высших синтаксонов использована категория «диагностические» виды, которая, в соответствии со сводкой «Vegetation of Europe…» (Mucina et al., 2016), включает не только характерные виды, но и виды, которые могут способствовать распознаванию данного типа растительности (например, основные доминанты).

Ординацию сообществ проводили на основе смещенного анализа соответствий при использовании дистанции Хиллса с понижением значимости редких видов в программе Canoco 4.5 (Lepš, Smilauer P., 2003).

Для анализа ценофлор ивовых сообществ использованы 120 описаний, сделанных в 5 районах на западе Большеземельской тундры. Данные для сравнения состава и таксономической и географической структуры ценофлор сосудистых растений ивняков исследованных районов с таковыми показателями в целом для локальных флор взяты из работы О. В. Лавриненко и др. (Лавриненко и др.., 2019). Северные ценофлоры (3–5 на рис. 1) территориально включены в локальные, для сравнения южных ценофлор (1 и 2 на рис. 1) привлечены данные по локальной флоре бассейна р. Ортина, также находящейся в полосе северной лесотундры и сходной по ландшафту с бассейном р. Северная (2).

Кластерный анализ выполнен в программе Statistica 12. Сходство / различие ценофлор оценивали методом полной связи на основании Евклидова расстояния (Боровиков, 2001).

Названия сосудистых растений даны по сводке Н. А. Секретаревой (Секретарева, 2004), названия мхов – по списку мхов Российской Арктики (Игнатов и др., 2006), печеночников – по списку печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР (Константинова и др.., 1992), лишайников – по списку лихенофлоры России (Список…, 2010).

Глава 4. Синтаксономическое разнообразие ивняков

4.1 Классификация растительности

На основании проведенной классификации составлена синоптическая таблица и продромус, в который вошли 7 новых ассоциаций (с 5 субассоциациями и 10 вариантами), описанных нами в Большеземельской тундре, и 3 новых ассоциации (5 субассоциаций и 4 варианта), описанных О. В. Лавриненко и И. А Лавриненко на островах Баренцева моря и северо-востоке Малоземельской тундры. Еще 3 сообщества из-за малого числа описаний оставлены в ранге типов.

Продромус ивовых сообществ восточноевропейских тундр

Класс ***Betulo carpaticae–Alnetea viridis*** Rejmánek ex Boeuf, Theurillat, Willner, Mucina et Simler in Boeuf et al. 2014
Порядок ***Salicetalia glauco-lanatae*** Boeuf et al. ex Mucina et Daniëls 2016
Союз ***Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae*** Sinelnikova (2001) 2009
Асс. ***Chamaepericlymeno suecicum–Salicetum glaucae*** Kochergina et Lavrinenko 2020 ass. nov. prov.
Субасс. ***C. S.–S. g. typicum*** subass. nov. prov
Вар. ***typica***
Вар. ***Comarum palustre***
Асс. ***Valeriano capitatae–Salicetum lanatae*** Kochergina et Lavrinenko 2020 ass. nov. prov.
Субасс. ***V. c.–S. l. typicum*** subass. nov. prov
Вар. ***Sphagnum warnstorfii***
Вар. ***Cortusa matthioli***
Субасс. ***petasitetosum frigidi*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 subass. nov. prov.[1]
Вар. ***typica***
Вар. ***Myosotis asiatica***
Асс. ***Climacio dendroidis–Salicetum lanatae*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 ass. nov. prov.
Субасс. ***typicum*** subass. nov. prov.
Вар. ***inops***
Вар. ***typica***
Субасс. ***saxifragetosum hirculi*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 subass. nov. prov.
Асс. ***Tomentypno nitentis–Salicetum myrsinitae*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 ass. nov. prov.
Субасс. ***typicum*** subass. nov.
Субасс. ***equisetetosum palustris*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 subass. nov. prov.
Асс. ***Andromedo pumilae–Salicetum reptantis*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 ass. nov. prov.
Вар. ***typica***
Вар. ***Ranunculus lapponicus***
Com. type ***Climacium dendroides–Salix hastata***
Союз ***Salicion phylicifoliae*** Dierssen 1992

[1] Синим выделены синтаксоны из других районов восточноевропейских тундр, преимущественно с островов Колгуев, Долгий, Вайгач и побережья Баренцева моря

Асс. ***Polemonio acutiflorum–Salicetum glaucae*** ass. nov. prov.
Субасс. ***P. a.-S. g. typicum***
Вар. ***typica***
Вар. ***Geum rivale***
Асс. ***Vicio sepii–Salicetum lanatae*** ass. nov. prov.
Асс. ***Carici stantis–Salicetum phylicifoliae*** ass. nov. prov.
Вар. ***typica***
Вар. ***Sphagnum warnstorfii***
Com. type ***Calamagrostis purpurea*** subsp. ***langsdorfii-Salix phylicifolia***
Класс ***Salicetea purpureae*** Moor 1958
Порядок ***Salicetalia purpureae*** Moor 1958
Союз ***Salicion triandrae*** T.Muller et Gors 1958
Асс. ***Aconito septentrionales–Salicetum viminalis*** ass. nov. prov.
Субасс. ***A. s.-S. v. typicum*** subass. nov. prov
Субасс. ***A. s.-S. v. senecionetosum nemorensis*** subass. nov. prov.
Асс. ***Bromopsio inermis–Salicetum viminalis*** ass. nov. prov.
Вар. ***typica***
Вар. ***Dianthus superbus***
Com. type ***Calamagrostis purpurea*** subsp. ***langsdorfii–Salix dasyclados***

Все синтаксоны описаны по схеме: характеристика видового состава, вертикальная и горизонтальная структура, экологические условия местообитания и распространение синтаксонов в районе исследований.

Ивняки, кустарниковый ярус которых состоит из *Salix glauca* и *S. lanata*, проективное покрытие мохового яруса более 50 % и в нем доминирует *Hylocomium splendens*, отнесены к двум ассоциациям.

Асс. ***Chamaepericlymeno suecicum–Salicetum glaucae*** субасс. ***typicum*** описана в приморских районах Большеземельской тундры. В сообществах высоко покрытие травянистых растений (в основном это *Chamaepericlymenum suecicum*), и оно сопоставимо с покрытием мхов (в среднем 70 и 60 %, соответственно). Дифференцирующая комбинация видов ассоциации и типовой субассоциации: кустарник *Betula nana* (со средним обилием 1), кустарнички *Empetrum hermaphroditum, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (1), травы *Chamaepericlymenum suecicum* (2b), *Myosotis palustris, Trientalis europaea* и мох *Dicranum majus*. Сообщества занимают ложбины стока дождевых и талых вод на слабонаклонных поверхностях (2–5 °) водоразделов, поверхности и бровки коренного берега в долинах малых рек.

Асс. ***Valeriano capitatae–Salicetum lanatae*** субасс. ***typicum*** распространена в континентальных условиях Большеземельской тундры. В ивняках покрытие трав меньше чем мхов (35 и 70 %). Дифференцирующая комбинация видов ассоциации и типовой субассоциации: травы *Adoxa moschatellina, Bistorta vivipara, Cardamine pratensis* subsp. *angustifolia, Chrysosplenium alternifolium* subsp. *sibiricum, Ranunculus propinquus, Saussurea alpina, Valeriana capitata* и мох *Aulacomnium palustre*. Сообщества развиваются на слабонаклонных участках (2–5 °) на водоразделах по ложбинам стока дождевых и талых вод, в верхних частях логов в долинах малых рек, иногда на надпойменных террасах.

Сообщества ***Climacium dendroides–Salix hastata*** com. type описаны на возвышенности Вангуреймуссюр в среднем течении р. Большая Хэхэганъяха. В ярусе кустарников, до 1 м выс., кроме *Salix glauca*, *S. lanata* заметна *S. phylicifolia,* проективное покрытие яруса трав не высокое (в среднем 30%), моховой покров фрагментарный, сложен несколькими видами – *Bryum pseudotriquetrum, Climacium dendroides, Philonotis fontana, Rhizomnium pseudopunctatum, Sanionia uncinata.* Ивняки этого типа приурочены к берегам небольших рек и ручьев и занимают прирусловую часть поймы без выраженного наклона поверхности.

Ивняки, кустарниковый ярус которых сложен *Salix glauca, S. lanata* и *S. phylicifolia,* ярус трав имеет среднее проективное покрытие 60% и в нем зачастую обилен *Equisetum arvense*, моховой ярус развит слабо и мхи концентрируются в основном в понижениях нанорельефа, отнесены к двум ассоциациям.

Сообщества асс. ***Polemonio acutiflorum–Salicetum glaucae*** чаще встречаются в континентальных условиях Большеземельской тундры. В ивняках проективное покрытие травяного яруса высокое — 60%, моховой ярус не сомкнут (в среднем 20%). Дифференцирующая комбинация видов ассоциации и типовой субассоциации: травы *Polemonium acutiflorum* (+), *Rubus chamaemorus* (+). Сообщества развиваются по ложбинам стока талых и дождевых вод, в местах, где формируется проточное увлажнение в летний период, чаще всего развиваются в срединной части логов.

Сообщества асс. ***Vicio sepii–Salicetum lanatae*** описаны в приморских условиях Большеземельской тундры. В ивняках проективное покрытие травяного яруса высокое 60%, мохового яруса не сомкнут (в среднем 10%). Дифференцирующая комбинация видов ассоциации: травы *Adoxa moschatellina* (1), *Alopecurus pratensis* subsp. *alpestris* (1), *Galium boreale* (+), *Myosotis palustris* (1), *Veronica longifolia* (+), *Vicia sepium* (1). Сообщества развиваются в местах стока талых и дождевых вод в долинах малых рек, в том числе в старых, редко заливаемых частях поймы.

Сообщества ***Calamagrostis purpurea subsp. langsdorfii–Salix phylicifolia*** com. type описаны в нижнем течении реки Большая Двойничая. Кустарниковый ярус, в среднем около 2 м выс., сложен ивами *Salix glauca*, *S. lanata, S. phylicifolia*, проективное покрытие травяного яруса высокое – 60%, доминирует вейник, моховой ярус не выражен. Сообщества развиваются по берегам малых рек в пониженной притеррасной части поймы, на границе поймы и склона коренной террасы.

Осоковые ивняки асс. ***Carici stantis–Salicetum phylicifoliae*** встречаются на всей изученной территории Большеземельской тундры. Дифференцирующая комбинация видов ассоциации: травы *Carex aquatilis* subsp. *stans* (2b), *C. juncella* (2b), *Comarum palustre* (2a), *Equisetum fluviatile* (2a), *Eriophorum angustifolium* (+). Сообщества развиваются по пологим ложбинам стока, берегам озер, малых водотоков, в местах с избыточным, часто застойным, увлажнением почвы.

Крупнотравные ивняки, кустарниковый ярус которых имеет два подъяруса, верхний сложен древовидными ивами – *Salix viminalis* и *S. dasyclados*, отнесены к двум ассоциациям.

Сообщества асс. ***Aconito septentrionales–Salicetum viminalis*** встречаются преимущественно в северной лесотундре. Ярус трав (проективное покрытие в среднем 70%) в сообществах имеет до 3 подъярусов, моховой покров не развит. Дифференцирующая комбинация видов ассоциации: травы *Aconitum septentrionale* (2a), *Conioselinum tataricum* (+), *Delphinium elatum* (+), *Filipendula ulmaria* (1), *Galium boreale* (1), *Lamium album* (1), *Myosotis palustris* (+), *Stellaria bungeana* (1), *Veronica longifolia* (1). Сообщества развиваются в долинах рек на высоких пойменных террасах, в редко заливаемых частях поймы.

Сообщества асс. ***Bromopsio inermis–Salicetum viminalis*** встречаются в северной лесотундре на юге Большеземельской тундры. Ярус кустарников в таких ивняках разрежен (среднее проективное покрытие 60%), ярус трав (65%) имеет до 3 подъярусов, моховой ярус не развит. Дифференцирующая комбинация видов ассоциации: *Achillea millefolium* (+), *Bromopsis inermis* (2b), *Poa pratensis* (+), *Ranunculus repens* (1), *Stellaria palustris* (+), *Tanacetum vulgare* (1), *Vicia cracca*. Сообщества развиваются в срединной части поймы в долинах крупных рек, на почвах легкого гранулометрического состава.

Сообщества ***Calamagrostis purpurea subsp. langsdorfii–Salix dasyclados*** com. type описаны в среднем и нижнем течении р. Куя в лесотундре. В ивняках ярус трав не сомкнут (40%), сложен в основном *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorfii*, содоминирует *Equisetum arvense*. Дифференцирующая комбинация видов: *Salix dasyclados* (4), травы *Carex aquatilis* (1), *Rorippa palustris* (+). Сообщества развиваются в нижней части пойм крупных рек.

4.2. Ординация ивовых сообществ

Дифференциация растительных сообществ в большинстве случаев основывается на комплексе часто взаимосвязанных между собой экологических факторов. Одной из задач работы было установить взаимосвязи между видовым составом, пространственной (горизонтальной и вертикальной) структурой и местообитаниями сообществ.

Результаты ординации сообществ (рис. 3) показали, что описания распределяются по двум осям, отмеченным на рисунке стрелками.

Крайние положения по оси ординат занимают сообщества, контрастные по фактору увлажнения – от наиболее сухих сообществ, в напочвенном покрове которых доминирует *Hylocomium splendens*, к осоковым, формирующимся в местах с застойным увлажнением. Большинство ивняков занимают биотопы со «средними» условиями увлажнения, что подтверждается преобладанием в их ценофлорах видов-мезофитов (50 % от числа сосудистых растений в общем списке).

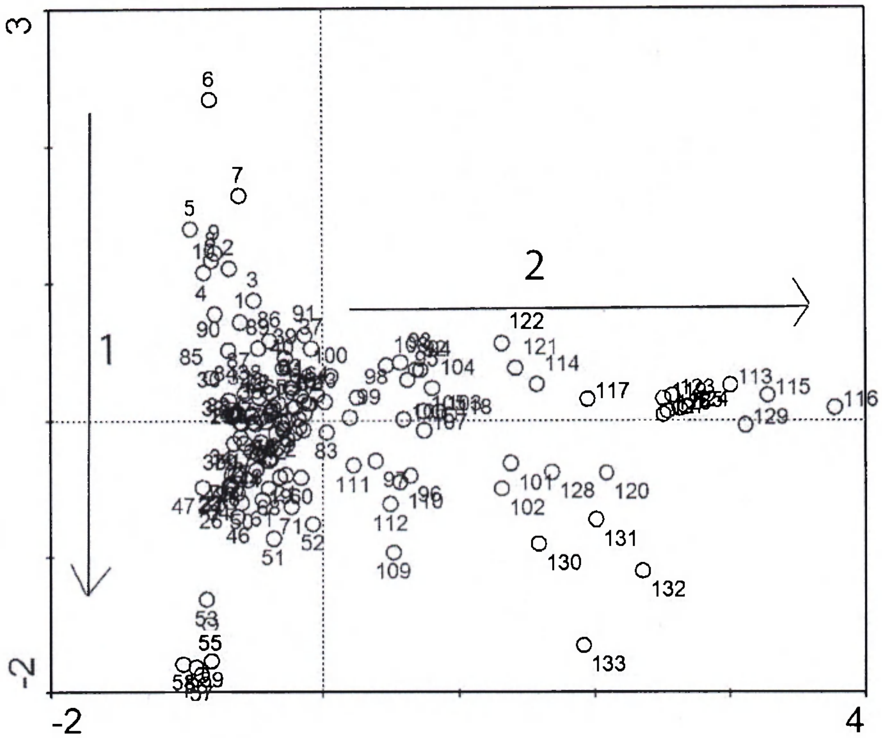

Рис. 3. DCA-ординация 150 описаний ивовых сообществ Большеземельской тундры.

Распределение описаний вдоль оси абсцисс нельзя соотнести с каким-то одним фактором. Оно обусловлено как широтным градиентом, так и изменениями в структуре сообществ. Можно отметить, что по направлению стрелки 2 в конкретных сообществах уменьшается проективное покрытие мохового покрова, что частично связано с более сомкнутым кустарниковым или травяным ярусами. Можно заключить, что по результатам непрямой ординации для флористического и фитоценотического разнообразия ивняков важными являются увлажнение, широтный градиент и факторы, влияющие на вертикальную структуру сообществ.

Ординация синтаксонов уровня ассоциации и типа сообщества показала, что на самом высоком уровне отделяются сообщества крупнотравных ивняков (8–10 на рис. 4), встречающихся в поймах рек преимущественно в северной лесотундре.

Ассоциация ***Vicio sepii–Salicetum lanatae*** (6 на рис. 4) также тяготеет к группе крупнотравных ивовых сообществ, что можно объяснить наличием общих видов, имеющих высокую константность (*Adoxa moschatellina, Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorfii, Filipendula ulmaria, Galium boreale, Myosotis palustris, Veronica longifolia Vicia sepium*). Это может быть связано с тем, что сообщества этой ассоциации формируются в сходных пойменных условиях.

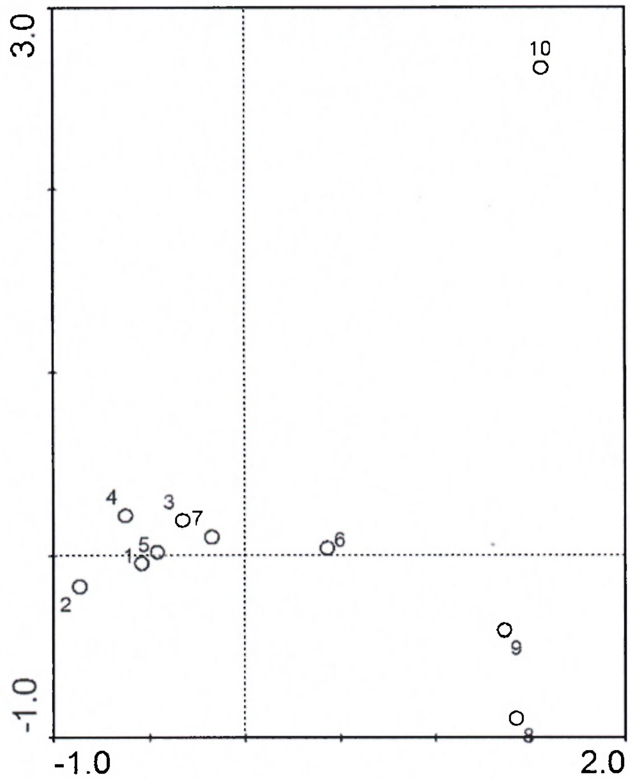

Рис. 4. DCA-ординация ассоциаций и типов сообществ ивняков Большеземельской тундры. Номера синтаксонов: 1 – ***Chamaepericlymeno suecicum–Salicetum glaucae;*** 2 – ***Valeriano capitatae–Salicetum lanatae;*** 3 – ***Climacium dendroides–Salix hastata;*** 4 –***Carici stantis–Salicetum phylicifoliae;*** 5 – ***Polemonio acutiflorum–Salicetum glaucae;*** 6 – ***Vicio sepia–Salicetum lanatae;*** 7 – ***Calamagrostis purpurea subsp. langsdorfii–Salix phylicifolia***, 8 – ***Bromopsis inermis–Salix viminalis;*** 9 – ***Aconitum septentrionale–Salix viminalis;*** 10 – ***Calamagrostis purpurea subsp. langsdorfii–Salix dasyclados***

Остальные сообщества на данной диаграмме дифференцируются слабо, чтобы выявить какие-либо закономерности. Отделение ассоциации ***Valeriano capitatae–Salicetum lanatae*** (2) от этой группы сообществ объясняется включением в ее состав субассоциации ***V. c.–S. l. petasitetosum frigidi*** Lavrinenko et Lavrinenko 2020 subass. nov. prov., описанной не в Большеземельской тундре, а на островах Колгуев и Вайгач.

4.3. Принадлежность ивняков высшим синтаксонам

Описанные ивовые сообщества различаются по местообитаниям, флористическому составу, вертикальной и горизонтальной структуре, на основании чего их можно объединить в 3 союза, относящиеся к 2 порядкам и 2 классам.

На диаграмме DCA-ординации 12-ти синтаксонов, распространенных не только в Большеземельской тундре, но и на островах и Малоземельском побережье Баренцева моря (Лавриненко, Лавриненко, 2020, в печати), овалами обведены ассоциации, на основании флористического состава и структуры отнесенные к трем союзам (рис. 5):

1. ***Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae***, объединяющему тундровые зеленомошные кустарниковые ивовые сообщества Арктики и Субарктики на водоразделах, склонах и отундровевших поймах в условиях краткопоемного режима;
2. ***Salicion phylicifoliae***, объединяющему заросли кустарниковых ив по берегам

водотоков в бореальной и субарктической зонах Северной Европы;

3. ***Salicion triandrae***, объединяющему заросли ив на песчано-глинистом аллювии по берегам рек на низменностях и в предгорных районах Европы.

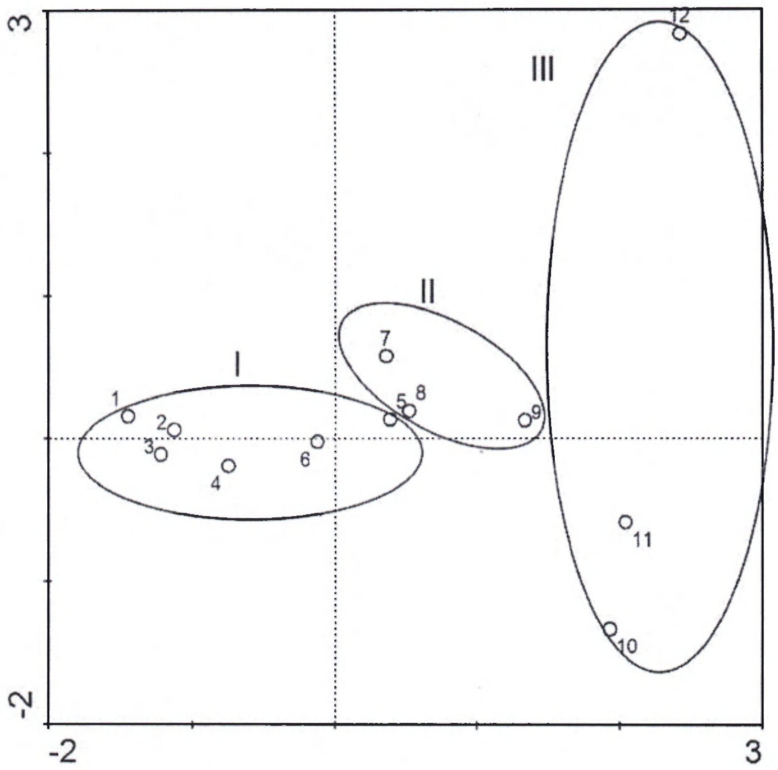

Рис. 5. DCA-ординация ассоциаций ивовых сообществ на территории восточноевропейских тундр. Номера синтаксонов: 1 – ***Andromedo pumila–Salicetum reptantis***, 2 – ***Carici rariflorae–Salicetum glaucae***, 3 ***Tomentypno nitentis–Salicetum myrsinitae***, 4 – ***Climacio dendroidis–Salicetum lanatae***, 5 – ***Chamaepericlymeno suecicum–Salicetum glaucae***, 6 – ***Valeriano capitatae–Salicetum lanatae***, 7 – ***Carici stantis–Salicetum phylicifoliae***, 8 – ***Polemonio acutiflorum–Salicetum glaucae***, 9 – ***Vicio sepii–Salicetum lanatae***, 10 – ***Bromopsis inermis–Salix viminalis***, 11 – ***Aconitum septentrionale–Salix viminalis***, 12 – ***Calamagrostis purpurea subsp. langsdorfii–Salix dasyclados***. Римскими цифрами показаны союзы: I – ***Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae***, II – ***Salicion phylicifoliae***, III – ***Salicion triandrae***.

Сообщества синтаксонов, отнесенных к союзу ***Salicion triandrae*** из порядка ***Salicetalia purpureae*** и класса ***Salicetea purpureae*** хорошо отделяются от других. Сообщества двух других союзов – ***Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae*** и ***Salicion phylicifoliae*** принадлежат порядку ***Salicetalia glauco–lanatae***, пока помещенному в класс ***Betulo carpaticae–Alnetea viridis***. Моховые и разнотравно-хвощевые ивняки между собой тоже разделяются, но отчетливой границы между ними нет.

Для установления характерных видов высших синтаксонов мы рассчитали верность видов (фи-коэффициент) (табл. 1).

Таблица 1

Фрагмент таблицы с верностью видов на основании фи-коэффициента

Вид/союз	Значение фи-коэффициента (%)		
	Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae	***Salicion phylicifoliae***	***Salicion triandrae***
Carex aquatilis ssp. *stans*	35	22	
Polemonium acutiflorum	28	24	
Cardamine pratensis	23	23	
Hylocomium splendens	70		
Empetrum hermaphroditum	69		
Bistorta vivipara	65		
Aulacomnium palustre	56		
Festuca ovina	45		
Rubus chamaemorus	39	16	
Bryum pseudotriquetrum	31		
Viola epipsila		52	
Chrysosplenium alternifolium		46	
Salix phylicifolia		45	
Stellaria palustris		43	
Epilobium palustre		35	
Equisetum palustre	3	31	
Rhizomnium pseudopunctatum	2	30	
Salix viminalis			77
Galium boreale			71
Vicia cracca			69
Veronica longifolia			62

На территории восточноевропейских тундр для сообществ порядка ***Salicetalia glauco-lanatae*** региональными преферентными характерными видами являются травы *Carex aquatilis* ssp. *stans, Cardamine pratensis, Polemonium acutiflorum.*

Для сообществ союза ***Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae*** характерны мезофитные тундровые виды: кустарничек *Empetrum hermaphroditum,* травы *Bistorta vivipara, Festuca ovina, Rubus chamaemorus,* мхи *Bryum pseudotriquetrum, Hylocomium splendens.*

Для сообществ союза ***Salicion phylicifoliae*** такими видами являются кустарник *Salix phylicifolia*, мезофитные и гигромезофитные травы *Chrysosplenium alternifolium, Epilobium palustre, Equisetum palustre, Stellaria palustris, Viola epipsila* и мох *Rhizomnium pseudopunctatum.*

Для сообществ союза ***Salicion triandrae*** – дерево-кустарник *Salix viminalis,* травы *Galium boreale, Veronica longifolia, Vicia cracca.*

Глава 5. Ценофлоры ивняков

5.1. Анализ видового состава

В ивовых сообществах, на основании описаний, сделанных в 5 пунктах Большеземельской тундры, выявлено 190 видов, в том числе 142 (3 вида с 3 подвидами) – сосудистых растений, 39 – мхов, 5 – печеночников, 4 – лишайников. Общее число видов сосудистых растений в отдельных ценофлорах варьирует от 63 до 82.

Это на 116 видов больше, по сравнению со списками В.Н. Андреева (Andreyev, 1932) для ивовых сообществ запада Большеземельской тундры (всего 134 вид, 99 – сосудистых, 35 – споровых). В ивняках мы не обнаружили 53 вида, отмеченных В.Н. Андреевым. Основные различия в списках связаны с видами, встречающимися в сообществах единично или определенными только до рода.

Ведущими семействами в ценофлорах ивняков являются *Poaceae, Asteraceae, Salicaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, Equisetaceae.* В 10 ведущих семействах сосредоточено от 56% до 67% видов общей флоры сосудистых растений. Одним видом представлено 42–53 % от общего списка семейств сосудистых растений.

5.2. Географический анализ

По результатам географического анализа сосудистых растений ценофлоры ивняков в исследуемых пунктах можно отнести к бореальному типу. Доля видов бореальной фракции в изученных ценофлорах варьирует от 60% до 83%.

При сравнительном анализе видового состава ивняков наблюдается разделение ценофлор по географическому принципу — по градиенту юго-запад – северо-восток (рис. 6). На самом высоком уровне от других отделилась ценофлора на возвышенности Вангуреймусюр (пункт 5), далее следуют приморские ценофлоры (пункты 3 и 4) и на самом низком уровне — лесотундровые (1 и 2).

В самых северных пунктах (4 и 5) меньше собственно бореальных видов и отсутствуют бореально-монтанные (*Lonicera caerulea* subsp. *pallasii, Senecio nemorensis*) и бореально-неморальные (*Lamium album, Stellaria nemorum*).

Доля видов арктической фракции в пунктах 3–5 подзоны северных гипоарктических тундр выше, чем в 1 и 2 северной лесотундры, за счет видов преимущественно арктической (*Carex rariflora, Luzula wahlenbergii, Oxytropis campestris* subsp. *sordida, Poa arctica, Polemonium acutiflorum, Salix myrsinites, Trisetum spicatum*), метаарктической (*Carex aquatilis* subsp. *stans, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*) и арктоальпийской (*Alchemilla murbeckiana, Bartsia alpina, Persicaria vivipara, Eriophorum scheuchzeri* s. str., *Salix reticulata, Thalictrum alpinum*) групп. В ивняках северной лесотундры в пункте 1 встречены лишь 2 вида арктической фракции: *Carex aquatilis* subsp. *stans* (метаарктическая группа) и *Polemonium acutiflorum* (преимущественно арктическая группа), в пункте 2 — 4 вида: преимущественно арктическая группа — *Astragalus alpinus* subsp *alaskanus, Euphrasia frigida, Polemonium acutiflorum,* метаарктическая группа — *Carex aquatilis* subsp. *stans.*

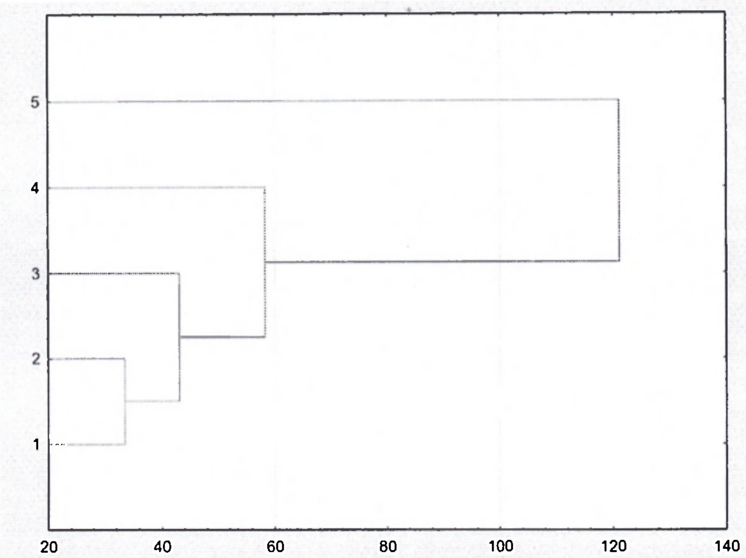

Рис. 6. Дендрограмма сходства / различия ценофлор ивняков по общему видовому составу. По оси ординат — географические пункты (номера как на рис. 1), по оси абсцисс — дистанция связи.

Доля видов гипоарктической фракции тоже выше в северных пунктах (4 и 5), по сравнению с южными (1 и 2) — 14–20% и 26%, соответственно. Это преимущественно гипоаркто-монтанные виды, среди которых наиболее часто встречаются *Salix glauca, S. lanata, Geranium albiflorum, Viola biflora* s. str. Во всех исследованных районах в ивняках преобладают евразийские и циркумполярные виды. Виды европейской фракции (*Alchemilla murbeckiana, Betula nana* s. str., *Cortusa matthioli* s. str., *Trollius europaeus, Viola epipsila* и др.) есть во всех пунктах, вид амифиокеанической группы *Chamaepericlymenum suecicum* — только в приморских (3 и 4), амфиатлантические *Bartsia alpina, Empetrum hermaphroditum, Euphrasia frigida, Potentilla crantzii, Taraxacum croceum* — во всех, кроме 1.

5.3. Соотношение ценофлор ивняков и локальных флор

Согласно доле видов сосудистых растений ивняков от общего их числа в соответствующих локальных флорах (32–42%), данные ценофлоры имеют среднее богатство. Схожие данные были получены при флористическом анализе разнотравных ивовых сообществ Мурманского побережья Кольского полуострова (Чиненко, 2013), Тазовского полуострова (Хитун, 2005), где также показано среднее или высокое богатство данных ценофлор относительно других.

Специфика спектра ведущих семейств ценофлор ивняков в том, что среди ведущих во всех исследованных районах есть *Equisetaceae* (8–10 место), а в пунктах 4 и 5 также *Rubiaceae* и *Polygonaceae* (9–10).

В ивовых сообществах, в основном, сосредоточены виды бореальной фракции, их доля значительно превышает таковую в локальных флорах – 60–83% и 35–53%, соответственно. Видов арктической фракции в ивняках, напротив, значительно меньше (3–14%), по сравнению с локальными флорами (22–37%).

Заключение

Основные результаты и выводы исследования:

1. На территории Большеземельской тундры описаны 7 новых ассоциаций ивняков, в том числе 5 субассоциаций и 10 вариантов. Еще 3 сообщества из-за малого числа описаний оставлены в ранге типов. Синтаксоны отнесены к 3 союзам из 2-х порядков и 2-х классов. Для союзов установлены региональные характерные виды.
2. Дифференциация ивняков на территории Большеземельской тундры подтверждена ординационным анализом. Состав и синтаксономическое разнообразие ивняков отражают основные градиенты среды: увлажнение, наличие пойменного режима (местоположение в ландшафте) и широтное положение.
3. Для ивняков западной части Большеземельской тундры установлен единый спектр ведущих семейств. Важными факторами сходства / различия ценофлор являются широтный и долготный градиенты и континентальность районов исследования.
4. В ивовых сообществах концентрируются бореальные виды флоры, чаще всего с широким евразиатским или циркумполярным типом ареала. В ценофлорах ивняков, также как в локальных флорах, отмечено увеличение доли видов бореальной фракции при уменьшении арктической и гипоарктической в лесотундре, по сравнению с типичными тундрами.

Список литературы

1. Андреев В.Н. 1932. Типы тундр запада Большой земли. – Тр. Бот. музея АН СССР. С. 121–268
2. Атлас Архангельской области. 1976. М. 176 с.
3. Боровиков В. 2001. STATISTICA. Руководство пользователя М.: StatSoft. – 2001. 222 с.
4. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л. 64 с
5. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта для высших учебных заведений. М. 1 : 8 000 000 1999а / под ред. Г.Н. Огуреевой. М. 2 л.
6. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. 1999 б. Пояснительный текст и легенда к карте М. 1 : 8 000 000 / под ред. Г.Н. Огуреевой. М. 64 с.

7. Игнатов М. С. И др. 2006. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии. – Arctoa. 15: 1-130.
8. Константинова Н.А. Потемкин А.Д. Шляков Р.Н. 1992. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР. – Arctoa. 1(1–2): 87–127. https://doi.org/10.15298/arctoa.01.02
9. Лавриненко И.А. 2013. Геоботаническое районирование восточноевропейских тундр как основа сохранения их ресурсов и биоразнообразия. — В сб.: Доклады II Всероссийской научной конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: Инвентаризация. Мониторинг. Охрана». Сыктывкар. С. 64–71.
10. Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. 2020. Сообщества союза Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae Sinelnikova (2001) 2009 в подзоне типичных тундр восточноевропейского сектора Арктики – Растительность России. Сдана в печать.
11. Матвеева Н. В. 2006. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) – Растительность России, 8: 3–87 DOI: 10.31111/vegrus/2006.08.3
12. Рихтер Г.Д. 1966. Север европейской части СССР. М. 235 с.
13. Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 129 с.
14. Список лихенофлоры России. 2010. СПб. 194 с.
15. Хитун О.В. 2005. Зональная и экотопологическая дифференциация флоры центральной части Западносибирской Арктики (Гыданский и Тазовский полуострова): дис. ... канд. биол. наук. СПб. 251 с.
16. Чиненко С.В. 2013. Сравнение локальных флор восточной части мурманского побережья Кольского полуострова и соседних регионов: состав таксонов и жизненных форм. – Бот. журн. 98(1): 10–24
17. Barkman J. J., Doing H., Segal S. 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. Acta Botanica Neerlandica, 13(3): 394–419.
18. Hennekens S. M., Schaminée J. H. J. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. Journal of Vegetation Science, 12(4): 589–591. DOI:10.2307/3237010
19. Lepš J., Šmilauer P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge, 269 p.
20. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeie E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Freitag H., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of

Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. Applied Vegetation Science 19(1): 1–264. DOI: https://doi.org/10.1111/avsc.12257

21. Tichy L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. Journal of Vegetation Science, 13: 451–453. DOI:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x 2012
22. Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature – Journal of vegetation Science 11 (5): 739-768
23. rp5.ru (accessed: 12 December 2018).

Список работ, опубликованных по теме НКР

Статьи:

1. Кочергина А. Г. 2020. Ценофлоры ивовых сообществ на западе Большеземельской тундры. – Бот. журн. 105(9): 55–75 [в печати].
2. Кочергина А. Г., Лавриненко О. В. Ивовые сообщества союза Aulacomnio turgidi–Salicion glaucae на северо-западе Большеземельской тундры // Turczaninowia. Сдана в печать.

Тезисы:

1. Кочергина А. Г. Состав и структура ивняков Северо-Запада Большеземельской тундры. III Всероссийская научная конференция: 20–24 ноября 2017 г., Сыктывкар, Республик Коми, Россия: тезисы докладов. – Сыктывкар: Издательство ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. С. 29–31.
2. Кочергина А. Г. Ивовые сообщества нового заказника «Паханческий» (Ненецкий АО). Материалы докладов межрегиональной конференции «Вклад особо охраняемых природных территорий Архангельской области в сохранение природного и культурного наследия» (21–23 ноября 2017 г.). С. 107–108.
3. Кочергина А. Г. «Ивовые сообщества возвышенности Вангуреймусюр (Ненецкий АО)». Материалы докладов IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных (Санкт–Петербург, 22–28 апреля 2018 г). С. 92.
4. Кочергина А. Г. Классификация ивняков в подзоне типичных тундр на западе Большеземельской тундры. Материалы международной научной конференции «Комплексные исследования природной среды Арктики и Антарктики» (Санкт-Петербург, 2–4 марта 2020 г). С. 383–385.