

===== СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ =====

УДК 574.45

**СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ
ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

© 2020 г. Д.А. Сорочинская, Н.Б. Леонова

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
географический факультет*

Россия, 119991, г. Москва, Воробьевы горы, ГСП-1. E-mail: nleonova2@gmail.com

Поступила в редакцию 18.07.2020. После доработки 30.08.2020. Принята к публикации 01.09.2020.

В статье приведено обобщение количественных данных по надземной фитомассы тундровых сообществ, собранных в ходе экспедиций Российского Центра освоения Арктики на Ямале, Тазовском полуострове и Гыдане в 2017-2018 гг. Исследование фитомассы проведено в рамках растительных сообществ различных формаций в составе трех подзон тундровой зоны Западной Сибири: арктических, типичных и южных тундр. Надземная фитомасса является одним из источников поступления органического вещества в почву, поэтому изучение процессов накопления фитомассы в тундровых сообществах имеет решающее значение для изучения процессов депонирования углерода. В этой связи необходимо получение данных по соотношению живой фитомассы и мортмассы в разных географических условиях и в разных типах растительных сообществ, а выявление фракционного состава живой фитомассы дает возможность понять особенности накопления живого вещества и депонирования углерода. В ходе исследования выявлены некоторые общие закономерности накопления надземной фитомассы – увеличение ее величины при продвижении с севера на юг, от подзоны арктических тундр к подзоне южных тундр. Накопление фитомассы значительно различается в зависимости от характера растительности. Максимальные показатели общего запаса фитомассы характерны в кустарничковых ивовых и осоково-пушицевых сообществах в арктических тундрах, в кустарниковых ивовых, ольховых и ерниковых сообществах типичных и южных тундр. Анализ фракционного состава живой фитомассы в пределах подзон показал, что для арктических тундр характерно преобладание фракции мхов, для типичных – кустарников и кустарничков при сохранении высокой доли мхов, для южных – абсолютное преобладание кустарников. Соотношение мортмассы и живой фитомассы зависит, главным образом, от растительной формации каждой подзоны. Полученные результаты могут быть использованы для составления карты запасов и структуры фитомассы тундровых сообществ Западной Сибири, что даст возможность провести оценку оленеёмкости пастбищ и учета депонирования углерода на обширных малоизученных территориях.

Ключевые слова: надземная фитомасса, тундровые сообщества, живая фитомасса, мортмасса, фракционный состав, подзональные различия.

DOI: 10.24411/2542-2006-2020-10063

До настоящего времени продукционные процессы в тундрах Западной Сибири остаются слабо изученными. Тундровые экосистемы входят в ряд наиболее значимых наземных биомов по сумме двух основных пулов углерода (запасы углерода в почве и в фитомассе), что достигается за счет крайне медленных темпов разложения растительных остатков. На единицу площади в сообществах тундровой зоны накапливается наибольшее количество углерода в почве при минимальных показателях первичной продукции среди всех наземных экосистем (Billings, 1987; Bolin, 1986; Melillo, 1993).

Надземная фитомасса является одним из источников поступления органического вещества в почву, поэтому изучение процессов накопления фитомассы в тундровых

сообществах имеет решающее значение для изучения процессов депонирования углерода (Карелин и др., 1995). В то же время интенсивная антропогенная нагрузка (выпас оленей, разработка месторождений углеводородов и другие виды воздействия) ведут к масштабным долгосрочным изменениям растительного покрова территории и, соответственно, продуцирования фитомассы (Клоков, 2013).

Учитывая малую изученность и труднодоступность тундровых территорий, в настоящее время ощущается острая нехватка данных о состоянии растительности, количественной оценки продукционных процессов, которые играют важнейшую роль в состоянии экосистем в условиях изменяющейся окружающей среды.

В данном исследовании представлено обобщение полевых данных, собранных в тундровых сообществах Западной Сибири с целью выявления структуры и фракционного состава надземной фитомассы растительных сообществ в связи с эколого-географическими факторами. Для достижения этой цели было необходимо проанализировать особенности накопления живой фитомассы и мортмассы в растительных сообществах подзон арктических, типичных и южных тундр, а также провести анализ фракционного состава живой фитомассы по растительным формациям в подзональном аспекте.

Материалы и методы исследования

В основу исследования положены материалы, собранные в рамках экспедиций Российского Центра освоения Арктики (РЦОА) в 2017-2018 гг. по изучению растительности оленьих пастбищ Ямала, Гыданского, Тазовского полуостровов, включая запасы надземной фитомассы и продуктивность тундровых сообществ.

Согласно физико-географическому районированию СССР (Мильков, Гвоздецкий, 1970), полуострова Ямал, Гыдан и Тазовский полностью относятся к Западно-Сибирской области тундровой зоны. Многие исследователи выделяют в составе этой области самостоятельные Ямальскую, Тазовскую и Гыданскую провинции (Макунина, 1985; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Раковская, Давыдова, 2001). Вместе с тем близкий характер рельефа, общее широтное и секторное положение, обеспечивающее схожие климатические условия, родство почв и растительного покрова позволяют рассматривать данную территорию как единое целое в рамках Ямало-Гыданской области (Симонов, 1977).

Для области характерна общая геологическая история – морские трансгрессии привели к возникновению морских террас разных уровней и определили равнинный облик рельефа полуостровов. *Низменные приморские аккумулятивные равнины* (фото 1) являются наиболее распространенными ландшафтами на большей части Ямала, на севере и юго-западе Гыданского полуострова и на севере Тазовского. Поверхность образована серией плоских заболоченных песчаных и песчано-суглинистых морских террас с многочисленными водотоками и остаточными и термокарстовыми озерами; абсолютные высоты до 50-80 м н.у.м. БС (местами до 120 м н.у.м. БС). Для повышенных внутренних частей полуостровов (Гыданская гряда, центральный Ямал) характерны *низменные моренные или ледово-морские равнины* в области среднечетвертичного оледенения. Рельеф волнистый или пологохолмистый, иногда грядообразный, высоты на Ямале не достигают 100 м н.у.м. БС, на Гыдане – 180 м н.у.м. БС (фото 2, 3).

Положение в высоких широтах, влияние континентального массива Евразии и близость Карского моря обеспечивают экстремально суровые климатические условия, которые во многом определяют развитие почвенного и растительного покрова полуостровов. Различия в климате между Гыданом, Ямалом и Тазовским невелики, однако Гыданский полуостров отличается большей континентальностью и более холодной зимой (до -60°C). Для

накопления фитомассы важное значение имеют климатические различия в подзональном аспекте – уровень теплообеспеченности, сумма активных температур, продолжительность вегетационного периода (табл. 1).



Фото 1. Плоские заозеренные и заболоченные равнины Северного Ямала (фото Н.Б. Леоновой).

Территория расположена в зоне повсеместного залегания многолетней мерзлоты, мощность которой колеблется в зависимости от геоморфологических условий и может достигать 300-400 м. Почвы территории относятся к категории тундровых мерзлотных. Активизация мерзлотных процессов повсеместно ведет к нарушению целостности почвенного покрова, образованию мозаичности и микрокомплексности, что находит отражение в сложении растительного покрова.

В ходе экспедиционных работ исследования проводились на ключевых участках, расположенных в типичных условиях различных подзон полуостровов. Выбор участков производился с учетом собранной информации о геоботанической изученности территории, в слабо изученных районах выбирались участки с наибольшим ландшафтным разнообразием, чтобы охватить исследованиями наибольшее количество растительных сообществ.

Исследования проводились на 11 ключевых участках в подзонах арктических (Ямал-1, Гыдан-1, Гыдан-2), типичных (Ямал-2, Гыдан-3, Гыдан-4, Урал-4) и южных гипоарктических (Ямал-3, Ямал-4, Таз-1, Урал-3) тундр (рис. 1, табл. 2).

Для оценки запаса надземной фитомассы в рамках научно-исследовательских работ было собрано 290 укосов (табл. 3) в трехкратной повторности для каждой пробной площади. Для каждого сообщества, в границах которого проводились укосы, было выполнено полное геоботаническое описание. В арктических тундрах собраны 44 укоса фитомассы (геоботанические описания и проведение укосов выполняли К.А. Ермохина, Е. Троева, М. Телятников); в типичных – 96 (геоботанические описания – О.В. Хитун, И.С. Жданов,

В.А. Землянский, Н.Е. Королева, Д.А. Сорочинская; проведение укосов – Д.А. Сорочинская, Д.А. Кашев, Я.И. Гунин, Д. Красницкая); в южных – 150 (геоботанические описания – О.В. Хитун, В.А. Землянский, Н.Е. Королева, С.И. Плюснин; проведение укосов – Д.А. Сорочинская, Д.А. Кашев, Я.И. Гунин, В.А. Казанцев, Л.А. Кривенок).



Фото 2. Центральный Ямал (фото Д.А. Сорочинской).



Фото 3. Типичные тундры в районе Байдарацкой губы (фото Д.А. Сорочинской).

Таблица 1. Биоклиматические характеристики по данным Базы глобальных метеорологических и климатических данных с высоким пространственным разрешением (Database ..., 2020).

Биоклиматические характеристики	Ямал			Тазовский	Гыдан	
	Арктические тундры	Типичные тундры	Южные тундры	Южные тундры	Арктические тундры	Типичные тундры
Средняя температура воздуха, °С	-9.9	-8.7	-6.4	-7.5	-10.3	-9
Средняя температура воздуха в июле, °С	7.1	10.2	12.2	12.2	8.7	10.7
Средняя температура воздуха в январе, °С	-24.3	-24.4	-22.2	-23.4	-25.7	-24.8
Средняя температура воздуха за теплый период, °С	8.9	12.1	17.6	16.0	12.1	16.2
Средняя температура воздуха за холодный период, °С	-30.4	-29.2	-29.1	-30.9	-32.4	-32.6
Годовая сумма осадков, мм	228	290	370	345	310	330
Сумма осадков за теплый период, мм	80	104	127	126	116	122
Сумма осадков за холодный период, мм	46	56	68	58	63	62

Исследованные ключевые участки имели форму окружности радиусом 10 километров. На каждом ключевом участке были заложены профили перпендикулярно руслу реки – от водораздела к пойме реки. Число профилей варьировалось от двух до шести, их протяженность составляла 1.5-5 км. Профили на каждом участке закладывались таким образом, чтобы на своем протяжении пересечь все типичные растительные сообщества. В местах описания пробных площадей по заложенным профилям были отобраны образцы фитомассы (рис. 2). Разметка геоботанических профилей на местности осуществлялась в соответствии с предоставленными заказчиком картографическими материалами (космические снимки Landsat 7.8, топографические карты территории масштаба 1:100000).

Запас надземной фитомассы определялся методом укусов (Андреяшкина, 1971; Базилевич, Титлянова, 1978). Отбор образцов проводился на учетных площадках размером 25х25 см в границах описываемого на профиле растительного сообщества в трехкратной повторности (фото 4). Учетные площадки закладывались случайным методом. Травяные растения и кустарнички срезались на уровне границы зеленой и бурой частей мхов, полностью извлекалась лишайниково-моховая дернина. Образцы были упакованы в крафтовые пакеты, каждый образец снабжен этикеткой.

В камеральных условиях укусы были разобраны по фракциям – кормовым группам: кустарники (отдельно стволы, ветви и листья), злаки, осоки, разнотравье, кустарнички (по видам), лишайники – по видам (если возможно) и мхи, отдельно мертвые (бурые) части мхов и лишайников, мортмасса. Материал был высушен до воздушно-сухого состояния и взвешен с точностью до 0.1 г. Полученные значения занесены в таблицы Excel, посчитаны средние значения для 3 площадок в пределах одного сообщества, запас фитомассы дан в г/м². Камеральная

обработка проводилась в Лаборатории биогеоценологии Института проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН. В разборе и взвешивании образцов принимали участие Д.А. Сорочинская, В.А. Землянский, Я.И. Гунин, Д. Красницкая, С. Деркачева.

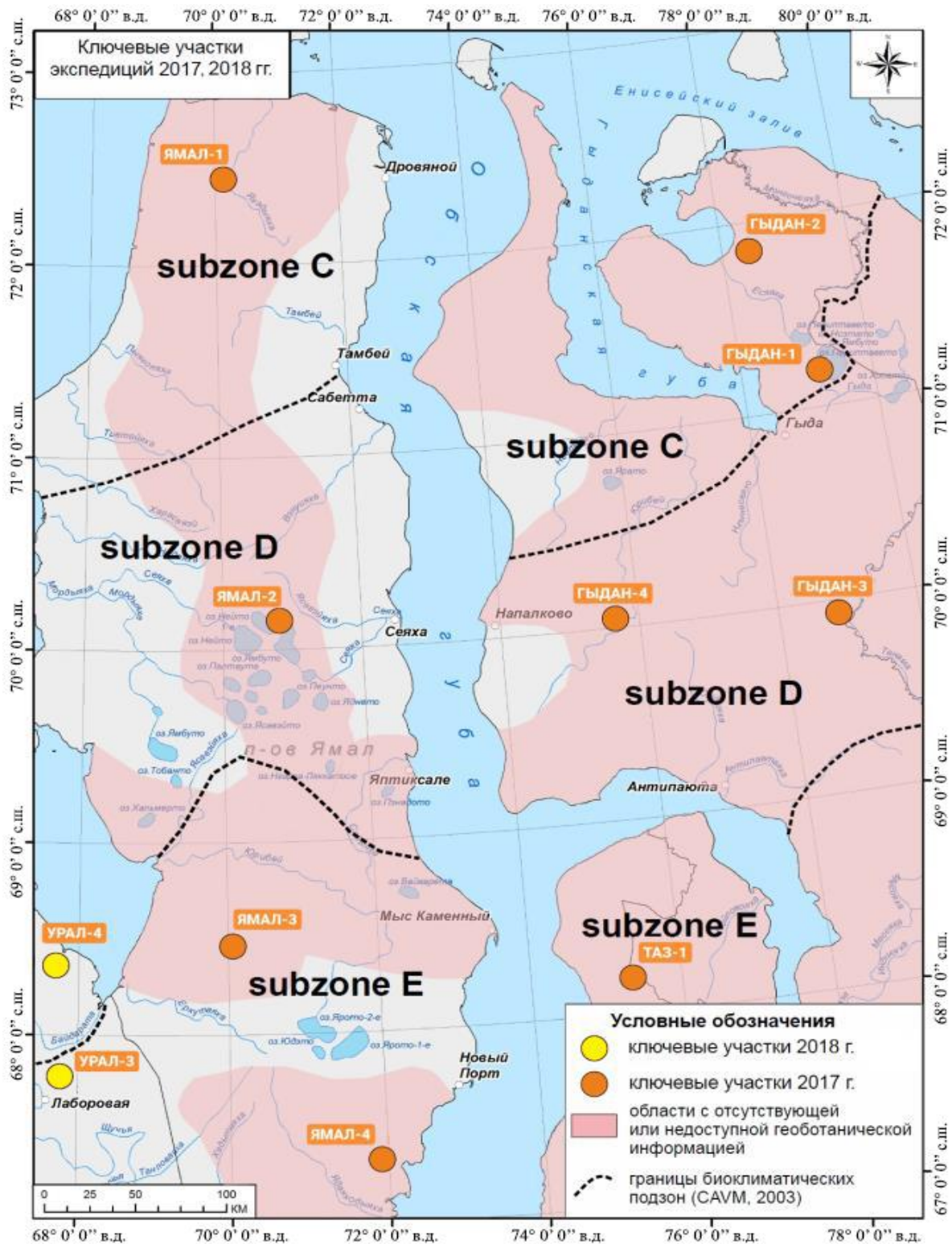


Рис. 1. Расположение ключевых участков исследования. Границы арктических, типичных и южных тундр (subzones C, D и E) даны в соответствии с картой биоклиматических подзон ЭКОСИСТЕМЫ: ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА, 2020, том 4, № 3

(Circumpolar ..., 2003).

Таблица 2. Координаты ключевых участков исследования.

№	Номер ключевого участка	Северная широта	Восточная долгота
1	Y1	72.47594	70.1501
2	Y2	70.20466	70.82072
3	Y3	68.43693	70.04951
4	Y4	67.381	72.082
5	G1	71.21799	79.27374
6	G2	71.91361	78.67611
7	G3	69.95845	78.79057
8	G4	70.09156	75.62321
9	T1	68.218948	75.212345
10	U3	67.98981	67.62839
11	U4	68.86311	66.71322

Таблица 3. Количество образцов фитомассы по подзонам и ключевым участкам.

Подзона	Количество отобранных образцов фитомассы на ключевых участках	Всего по подзоне
Арктические тундры	11 (Ямал-1), 14 (Гыдан-1), 19 (Гыдан-2)	44
Типичные тундры	24 (Ямал-2), 21 (Гыдан-3), 25 (Гыдан-4), 26 (Урал-4)	96
Южные гипоарктические тундры	44 (Ямал-3), 53 (Ямал-4), 24 (Таз-1), 29 (Урал-3)	150
Итого		290

Геоботанические описания, выполненные для сообществ, в границах которых проводились укусы фитомассы, составлены в соответствии со стандартными методами (Юнатов, 1964) с учетом характеристик местообитаний. Описания проводились на пробных площадях 100 м² с учетом комплексности растительного покрова тундр (включая описания микроценозов площадью не менее 10 м²). В описаниях указан полный видовой состав сообществ, включая сосудистые растения, бриофиты и лишайники, неопределяемые в поле виды были собраны для последующего определения и дополнения списков. Для оценки обилия использована шкала Браун-Бланке в процентах проективного покрытия.

В пределах пробных площадей были отмечены следующие характеристики местообитаний, которые впоследствии были использованы при анализе распределения фитомассы: общий уклон поверхности (в градусах), экспозиция склонов (в градусах), положение в рельефе, характер поверхностных отложений (минерального горизонта почв, по возможности), характер и степень увлажнения, глубина органического горизонта почв.

Проективное покрытие растительного покрова определялось в % при этом учитывалось: общее проективное покрытие растительного покрова на пробной площади, проективное покрытие кустарникового яруса, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие мохово-лишайникового яруса. Также определялась средняя высота ярусов и растительного покрова в целом.

На пробных площадях и учетных площадках укусов были определены точные

координаты с помощью GPS-приемников типа GARMIN GPSMAP 78S RUSSIA, а также высота над уровнем моря. Кроме того, сделаны фотографии растительных сообществ и фотографии размеченных учетных площадок.

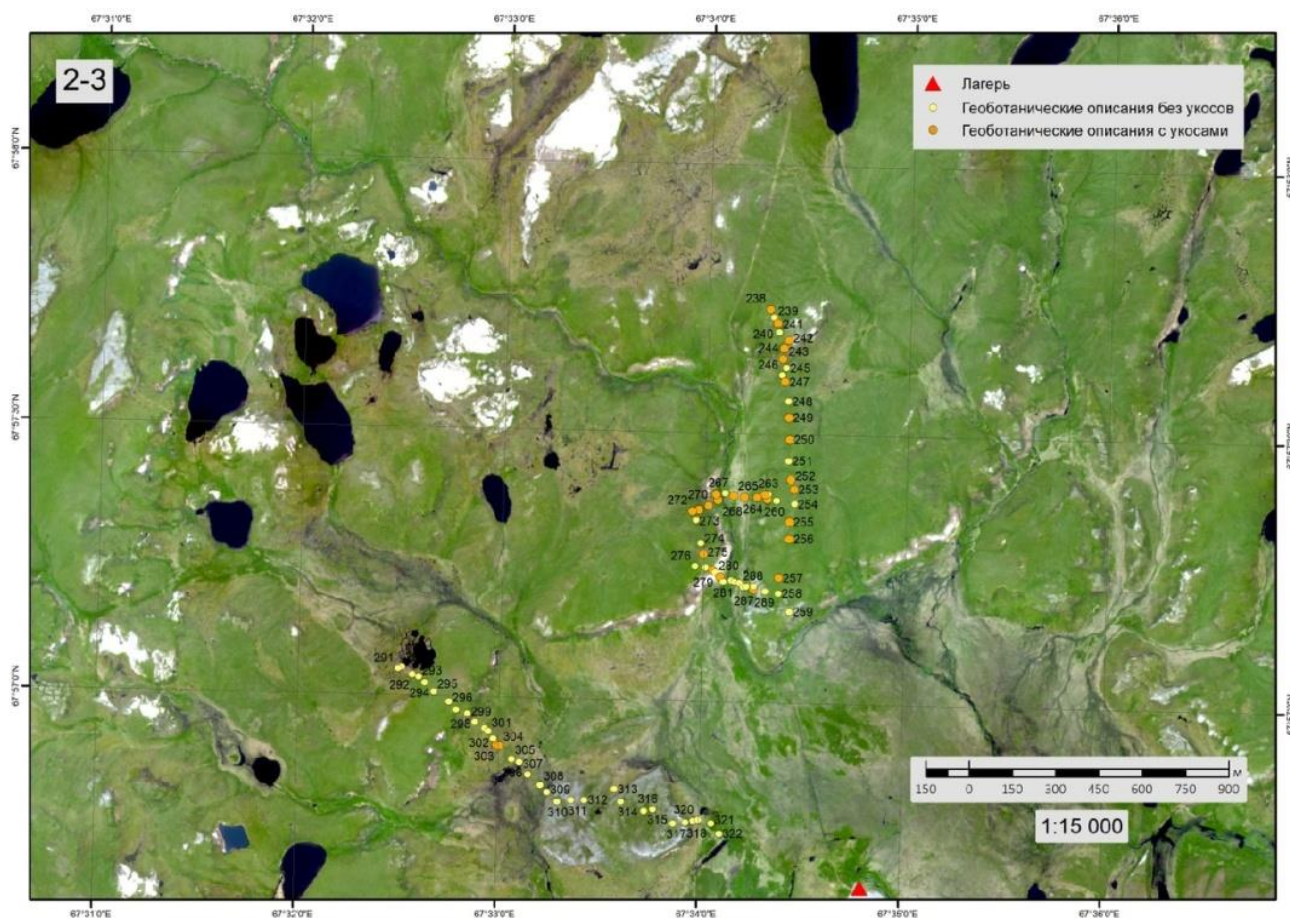


Рис. 2. Ключевой участок Урал-3 (подзона южных гипоарктических тундр). *Условные обозначения:* желтые точки – площадки геоботанических описаний, оранжевые – площадки геоботанических описаний, на которых проводился отбор образцов фитомассы.

Составление сводных таблиц геоботанических описаний и их последующая обработка производились в программах Turboveg 2.122, Microsoft Office Excel. На основе данных геоботанических описаний в 2018 г. была составлена классификация растительных сообществ (Землянский, 2018; Сорочинская, 2018), единицы которой использованы при анализе распределения фитомассы по группам растительных сообществ.

Классификационная схема составлена в соответствии с эколого-морфологическим подходом Е.М. Лавренко (1959; Александрова, 1969). Основные принципы данной классификации заключаются в систематизации растительных сообществ на основе единства доминирующих видов определенной жизненной формы в составе основных ярусов сообществ, основная классификационная единица, используемая в анализе – формация сообществ. Формации выделены по единству эдификаторов господствующего яруса и объединены в классы формаций, соответствующие типу тундровой растительности по господствующей жизненной форме. Распространение основных растительных формаций описано в соответствии с геоботанической картой ЯНАО (Отчет ..., 2017), легенда которой основана на проведенной классификации растительных сообществ.

Величины запасов фитомассы рассчитаны для сообществ различных формаций в подзональном аспекте (Зоны ..., 1999). Также проведена структурная оценка общей величины запаса фитомассы в тех или иных сообществах путем определения фитомассы различных фракций (кустарники, кустарнички, осоковые, злаки, травы, лишайники, мхи). В программе Excel были построены гистограммы распределения фитомассы выделенных фракций, а также гистограммы соотношения общей фитомассы, живой надземной фитомассы и мортмассы.



Фото 4. Укосная площадка в ерниковом сообществе типичной тундры (фото Д.А. Сорочинской).

Результаты и их обсуждение

Анализ состава фракций живой надземной фитомассы, соотношения живой фитомассы и мортмассы проведен в сообществах различных формаций тундровой зоны в подзональном аспекте.

Арктические тундры

В рамках проведенной ранее классификации (Землянский, 2018; Сорочинская, 2018) для арктических тундр Ямала и Гыданского полуострова выделено 11 формаций, относящихся к 5 группам формаций (типам тундровой растительности): 1) кустарничковые тундры, 2) травяные (осоковые и пушицевые) тундры и болота, 3) мезофитные луговины, 4) гигрофитные (прибрежно-водные) луга, 5) сообщества и группировки псаммофитов (рис. 3).

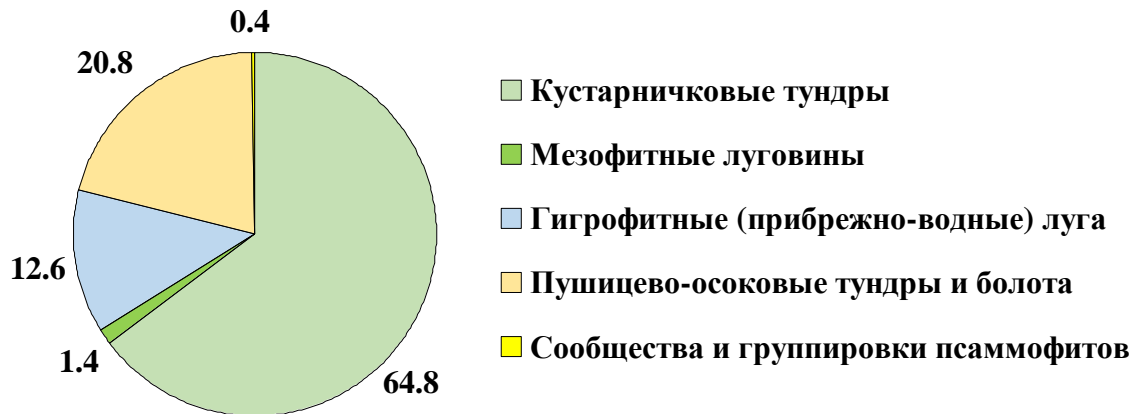


Рис. 3. Соотношение площадей, занимаемых различными группами формаций тундровых сообществ в подзоне арктических тундр (%).

Более половины территории арктических тундр занимает группа формаций кустарничковых тундр (практически 65% площади; фото 5). Помимо кустарничковых тундр существенную часть территории занимают осоковые и пушицевые тундры и болота (20.8%), а также гигрофитные луга (12.6%). Мезофитные луговины занимают небольшие площади (1.4% территории). Наименее распространены сообщества и группировки псаммофитов – они занимают менее 0.5% территории.



Фото 5. Кустарничковое сообщество с *Cassiope tetragona* (L.) D. Don в подзоне арктических тундр (фото Н.Б. Леоновой).

Данные по запасу надземной фитомассы в арктических тундрах собраны и проанализированы для 9 растительных формаций, объединенных в 4 группы формаций – кустарничковые тундры, травяные и осоковые тундры, мезофитные луговины, гигрофитные (прибрежно-водные) луга. Полученные данные учета фитомассы – значения общей, живой фитомассы и мормассы в пределах основных формаций представлены на рисунке 4, доля различных фракций в структуре фитомассы – на рисунке 5.

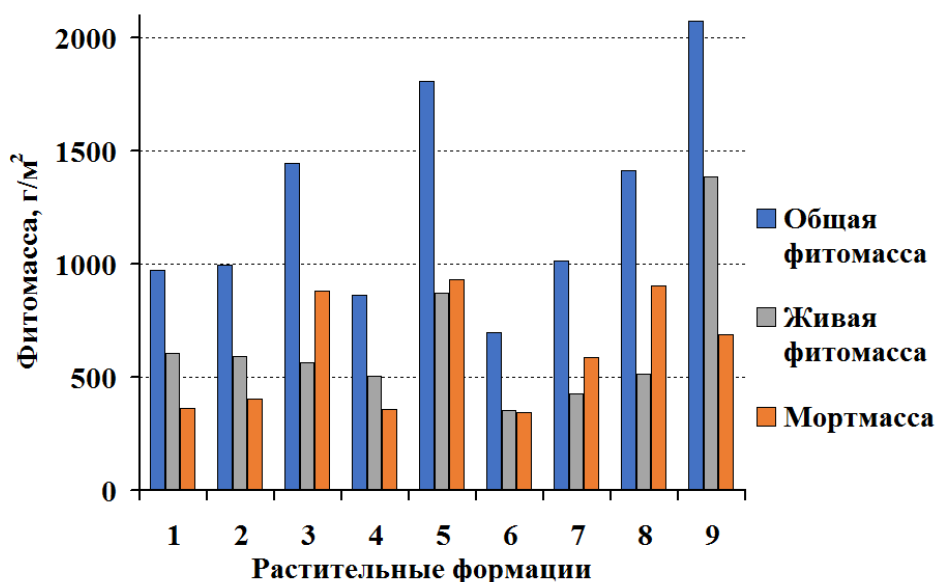


Рис. 4. Значения общей, живой фитомассы и мортмассы для формаций подзоны арктических тундр (сухой вес, г/м²). Условные обозначения к рисункам 4-5. Растительные формации. Кустарничковые тундры: 1 – брусничная (*Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (Lodd.) Hult.), 2 – дриадовая (*Dryas punctata* Juz., *Dryas octopetala* L.), 3 – мелкоерниковая (*Betula nana* L.), 4 – ивковая (*Salix nummularia* Anderss., *S. polaris* Wahlenb.), 5 – ивовая (*Salix lanata* L., *S. reptans* Rupr.), 6 – каспиоповая (*Cassiope tetragona* (L.) D. Don). Мезофитные луговины: 7 – хвощевая (*Equisetum arvense* ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.). Гигрофитные (прибрежно-водные) луга: 8 – водноосоковая (*Carex aquatilis* Wahlenb., *C. Concolor* R. Br.). Пушицево-осоковые тундры и болота: 9 – пушицево-осоковая (*Eriophorum angustifolium* Honck., *Carex rotundata* Wahlenb.).

Общие запасы фитомассы в изученных растительных сообществах варьируют от 695 до 2070 г/м² в сухом весе (рис. 4). Наибольшие запасы характерны для пушицево-осоковых (2070 г/м²) и ивовых (1800 г/м²) тундр. В целом, разброс значений общего запаса фитомассы невелик, в основном показатели сосредоточены в пределах 900-1300 г/м².

Сообщества формации *пушицево-осоковых тундр* (*Eriophorum angustifolium*, *Carex rotundata*), как было сказано выше, играют важную роль в сложении растительного покрова подзоны арктических тундр. Эти сообщества занимают долины рек, заозеренные и заболоченные территории, характерны для пологих склонов водоразделов, террас, склонов и днищ озерных котловин, ложбин, полос стока. Пушицево-осоковые тундры распространены повсеместно на северном Ямале, а также на юге полуострова Явай, на островах Белый, Шокальского и Оленьем. Травостой таких сообществ достаточно густой и высокий для условий арктических тундр – проективное покрытие составляет 20-50%, средняя высота 25 см, сложен *Carex stans*, *Eriophorum polystachion* и *E. scheuchzeri* в различных соотношениях. Здесь же встречаются бугристо-мочажинные комплексы.

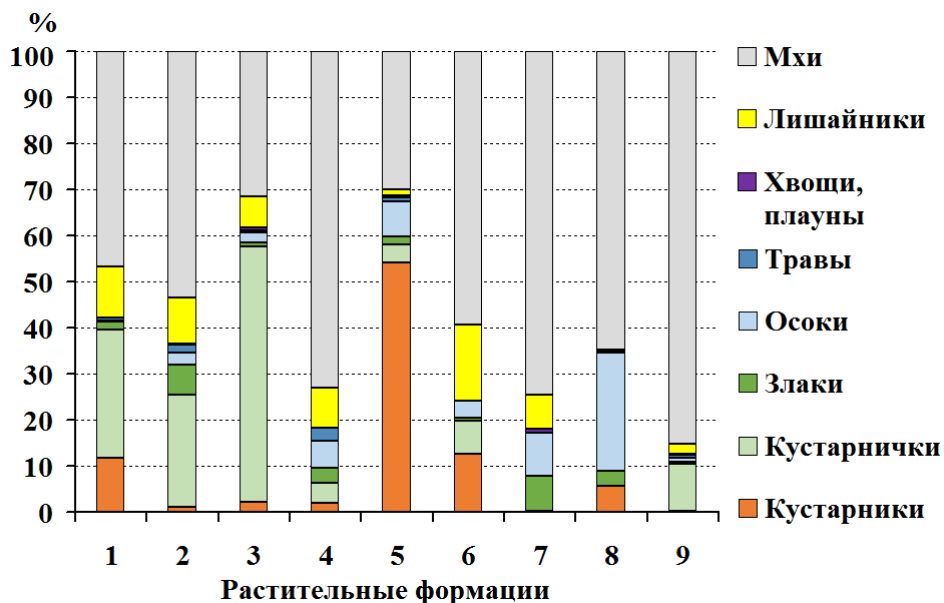


Рис. 5. Доля фитомассы различных фракций в формациях подзоны арктических тундр.

Сообщества формации *кустарничковых ивовых тундр* (*Salix lanata*, *S. reptans*) имеют более локальное распространение (около 6%), в основном они сосредоточены на северо-западе Ямала и в юго-восточной части подзоны арктических тундр Гыданского полуострова. Встречаются на песчаных речных террасах, берегах ручьев, на склонах долин, лощин, балок, увалов. Как правило, это осоково-моховые ивняки с преобладанием *Salix lanata*, которая в высоту достигает 80 см.

Наибольшие площади среди кустарничковых тундр (почти 40% площади территории) занимает *формация ивовых тундр* (*Salix nummularia*, *Salix polaris*). Запасы общей фитомассы в ивовых тундрах невысоки – 861 г/м², запасы живой фитомассы (505 г/м²) на 30% превышают запасы мортмассы (356 г/м²). Ивовые тундры распространены повсеместно, особенно большие территории занимают в арктических тундрах северного Ямала, полуострова Явай, также распространены на полуострове Олений, на островах Шокальского и Оленьем. В основном они приурочены к выровненным склонам водоразделов, бортов озерных котловин, речных долин, балок, лощин и оврагов с суглинистыми почвами, встречаются на вершинах увалов, непосредственно на водоразделах менее распространены. Доминантами являются *Salix polaris*, *S. nummularia*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Dryas* spp. (проективное покрытие 20%, средняя высота до 30 см). Среди трав доминирует осока арктисибирская (*Carex arctisibirica*), разнотравье не обильно (проективное покрытие составляет всего 5-8%, высота 15-20 см), но достаточно разнообразно: *Stellaria peduncularis*, *Bistorta vivipara*, *Myosotis asiatica*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis oederi* и др. Проективное покрытие мохового яруса – 100%, наиболее обильны *Tomentypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Ptilidium ciliare*. Присутствуют лишайники (проективное покрытие до 30%), наиболее распространены *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactilina arctica*. В горизонтальной структуре отмечается высокое общее проективное покрытие, характерен сглажено-бугристый, мелкобугристый, бугорковатый, микрорельеф. Для территории, занятой ивковой формацией, характерна высокая степень задернованности, пятна обнаженного грунта не выражены.

Значительную долю территории (более 17%) занимает *брусничная* (*Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*) формация кустарничковых тундр. Значение общей фитомассы здесь достигает

970 г/м², запас живой фитомассы (607 г/м²), так же как и в ивковых сообществах превышает запас мортмассы (363 г/м²). Брусничные сообщества распространены широко, повсеместно на Ямале, в северной части полуострова Явай, на полуострове Мамонта и в северо-восточной части Гыданского полуострова. Брусничная формация характерна для полого-выпуклых водоразделов с выраженной бугорковатостью, для склонов водоразделов, вершин и склонов увалов на суглинках. В кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Salix polaris*, *Dryas punctata* (ОПП – 20%, средняя высота – 10 см), в травяном – *Carex arctisibirica*, разнотравье, так же, как и в ивковых сообществах, разнообразно, но не обильно. Проективное покрытие мхов – 95%, среди которых доминируют *Tomentypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*. Лишайники представлены различными видами, но не дают большого проективного покрытия – до 10%, наиболее часто встречаются *Cladonia* spp. и *Peltigera* spp.

Минимальные показатели запаса фитомассы характерны для *кассионовых* (*Cassiope tetragona*) сообществ (695 г/м²). Они имеют ограниченное спорадическое распространение, встречаются в основном на Ямале, реже на Гыданском полуострове. Основные местообитания – хорошо дренированные песчаные склоны водоразделов, балок, оврагов. В основном это пятнистые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры с бугорковатым микрорельефом, пятнами выливания. В кустарничковом ярусе также встречаются *Salix polaris*, *S. nummularia*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (проективное покрытие кустарничков и трав – 25%, средняя высота – 15 см), для мохово-лишайникового яруса характерны *Polytrichum piliferum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *Flavocetraria nivalis*, *Sphaerophorus globosus* (проективное покрытие – 50%).

Интересно отметить соотношение живой фитомассы и мортмассы, накапливаемых в сообществах разных формаций. Данные показатели имеют большое значение для оценки депонирования углерода в тундровых сообществах. В монографии Н.И. Базилевич (1993), посвященной продуктивности экосистем Северной Евразии, отмечено, что содержание мортмассы и живой фитомассы в сообществах арктических тундр примерно одинаково. В изученных нами формациях прослеживается это соотношение, однако для переувлажненных осоковых сообществ и болот характерно его нарушение.

Среди кустарничковых тундр в брусничной, дриадовой, ивковой формациях запас живой фитомассы превышает запас мортмассы на 30-40% (за счет высокой доли мхов в составе живой фитомассы), в кассионовой формации это соотношение составляет практически 1:1. В пушицево-осоковых тундрах показатели живой фитомассы превышают показатели мортмассы более чем в 2 раза из-за высокой доли мхов в составе живой фитомассы, а мортмасса представлена в основном отмершими частями трав – пушиц и осок, которые достаточно быстро разлагаются.

Обратная картина – превышение мортмассы над живой фитомассой наблюдается в следующих формациях: в кустарничковых мелкоерниковых (*Betula nana*) и ивовых, а также в мезофитных хвощевых и гигрофитных водноосоковых (*Carex aquatilis*, *C. concolor*) растительных сообществах. В мелкоерниковых тундрах показатели мортмассы выше на 35%, что связано с интенсивным листопадом в конце вегетационного периода, характерным для летнезеленых кустарников и отмиранием трудно разлагаемых одревесневших побегов; в ивовых тундрах превышение мортмассы меньше – около 7%.

В водноосоковых сообществах значения мортмассы выше показателей живой фитомассы практически в два раза – в составе мортмассы преобладают отмершие мхи, осоки и кустарники. В переувлажненных местообитаниях замедленное разложение органики, вследствие чего накапливается больше мортмассы. В хвощевых луговинах отмечается превышение мортмассы над живой фитомассой практически на 20% из-за высокой доли плохо разлагаемого опада хвощей в составе мортмассы (рис. 4).

Фракционный состав живой надземной фитомассы сообществ арктических тундр. Практически во всех растительных формациях ведущую роль играет фракция мхов – от 30 до 85%, что является отличительной особенностью для тундровых сообществ в целом (рис. 5). Особенно велика её составляющая в пушицево-осоковой, ивковой и хвощевой формациях (75-85%). Наименьшую долю фракция мхов занимает в ерниковой и ивовой формациях (около 30%), основной объем в данных растительных сообществах приходится на кустарники и кустарнички (55-60%).

В кустарничковых сообществах, исключая ивковые тундры, где доля фракции мхов достигает 73%, велика доля кустарников и кустарничков – 20-50%. Фракция осок и пушиц наибольших величин достигает в травяных сообществах: хвощевых луговинах (10%), водноосоковых (25%), пушицево-осоковых тундрах (8%), также их доля заметна в ивовых и ивковых сообществах (около 5%). Фракция злаков отмечена в большинстве формаций, ее доля не превышает 7%. Во всех сообществах в фитомассе представлена фракция лишайников, причем наибольшего веса она достигает в кассиоповой формации – 16%.

Таким образом, мы можем отметить, что общий запас фитомассы в арктических тундрах невысок, он составляет не более 2100 г/м². Наибольший запас фитомассы характерен для кустарничковых (ивовых) и осоково-пушицевых тундр. Во фракционном составе преобладает фракция мхов, в некоторых сообществах (брусничная, дриадовая, мелкоерниковая, ивовая формации) велика доля кустарников и кустарничков. Отмечены сообщества (мелкоерниковая, ивовая, хвощевая, водноосоковая формации), в которых значения мортмассы превышают значения живой фитомассы в различных соотношениях.

Типичные тундры

Для типичных тундр территории выделены 19 растительных формаций, относящихся к 6 группам – кроме кустарничковых, пушицево-осоковых, мезофитных луговин, гигрофитных лугов, сообществ псаммофитов, здесь появляются и занимают обширные площади формации кустарниковых тундр.

Кустарничковые тундры занимают наибольшие площади в пределах подзоны типичных тундр (38.8% территории), а на долю кустарниковых тундр приходится 22.1% (рис. 6). Значительную часть территории занимают осоковые и пушицевые тундры и болота (25.8%). Мезофитные и гигрофитные луговины распространены существенно реже (8.6 и 4.1% территории соответственно). Наименьшие площади, как и во всей тундровой зоне, занимают сообщества и группировки псаммофитов (0.6% территории), вместе с тем в типичных тундрах они распространены в большей степени по сравнению с другими подзонами. Чрезмерные пастбищная и промышленная нагрузки на тундровые территории (строительство объектов нефте- и газодобычи, дорог, активное использование транспорта) способствует уничтожению коренной растительности, широкому распространению дефляционных обнажений (песчаных раздувов) и оползней, открытые пески создают местообитания для развития сообществ и группировок псаммофитов, отличающихся крайне низкой сомкнутостью и бедным видовым составом (фото 6). В типичных тундрах значения запаса фитомассы проанализированы для 15 растительных формаций в пределах 5 классов формаций.

Общие запасы фитомассы в изученных формациях отличаются довольно сильно – от 87 г/м² в хвощевых (*Equisetum arvense*) луговинах до 3080 г/м² в ивовых (*Salix glauca*, *S. lanata*) тундрах (рис. 7). Высокие показатели запаса фитомассы характерны также для ерниковых, ольховых (*Alnus viridis*) и багульниковых сообществ (2480 г/м², 2413 г/м² и 1630 г/м² соответственно).

В составе группы формаций кустарниковых тундр велика роль формации *ивовых* (*Salix glauca*, *S. lanata*) тундр, которые занимают 21.9% площади территории (фото 7). Ивовые

сообщества располагаются на обширных пространствах в западной части Ямала, широко распространены в юго-восточной части подзоны, на Гыданском полуострове ввиду более суровых климатических условий встречаются на юге подзоны, а также вдоль Гыданской гряды – по рекам ивовые сообщества продвигаются к северу. Произрастают на песчаных речных террасах, берегах ручьев, на склонах долин, лощин, балок, увалов, а на водосборах ивовые сообщества напротив, отсутствуют, хотя они и встречаются на плакорах южнее, в кустарниковых тундрах. В основном это разнотравно-хвощево-моховые ивняки с преобладанием *Salix lanata*, *S. glauca*, по высоте достигающих 100 см. Для сообществ ивовой формации характерен максимальный общий запас фитомассы для типичных тундр – 3080 г/м². Запас живой фитомассы (2500 г/м²) превышает показатели мортмассы (581 г/м²) более чем 4 раза (рис. 7).

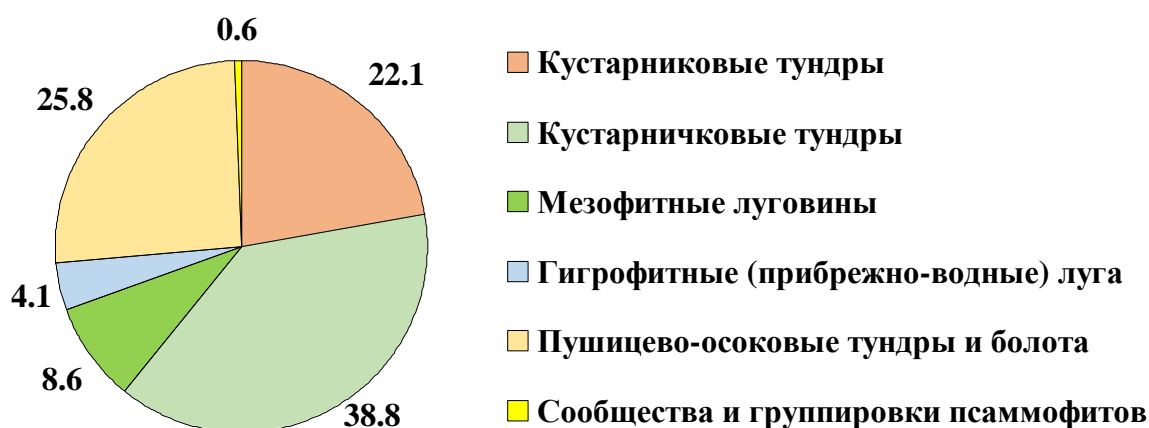


Рис. 6. Соотношение площадей, занимаемых различными группами формаций тундровой растительности в подзоне типичных тундр (%).



Фото 6. Песчаные раздувы на месте стоянки оленеводов, северный Ямал (фото Н.Б. Леоновой).

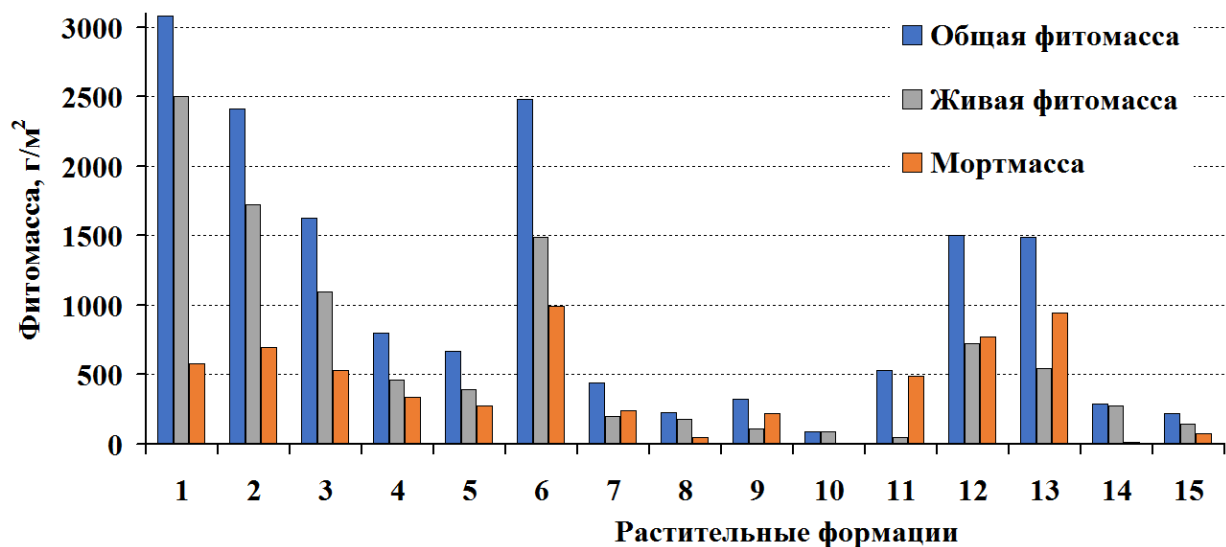


Рис. 7. Значения общей, живой фитомассы и мортмассы для формаций подзоны типичных тундр (сухой вес, г/м²). Условные обозначения к рисункам 7-8. Растительные формации. Кустарниковые тундры: 1 – ивовая (*Salix glauca* L., *S. lanata* L.), 2 – ольховая (*Alnus viridis* (Ehrh.) Pouzar). Кустарничковые тундры: 3 – багульниковая (*Ledum palustre* ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.), 4 – брусничная (*Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (Lodd.) Hult.), 5 – дриадовая (*Dryas punctata* Juz., *D. octopetala* L.), 6 – ерниковая (*Betula nana* L.), 7 – ивовая (*Salix nummularia* Anderss., *S. polaris* Wahlenb.), 8 – шикшевая (*Empetrum nigrum* L.). Мезофитные луговины: 9 – разнотравно-злаковая (*Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *Poa* spp., *Festuca* spp.), 10 – хвощевая (*Equisetum arvense* ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.). Пушицево-осоковые тундры и болота: 11 – водноосоковая (*Carex aquatilis* Wahlenb., *C. Concolor* R. Br.), 12 – осоково-пушицевая (*Carex* spp., *Eriophorum* spp.), 13 – пушицевая (*Eriophorum* spp.). Гигрофитные (прибрежно-водные) луга: 14 – арктофиловая (*Arctophilafulva* (Trin.) Anderss), 15 – сабельниковая (*Comarum palustre* L.).



Фото 7. Ивовая (*Salix glauca* L., *S. lanata* L.) формация, типичные тундры, полуостров Гыданский (фото Д.А. Сорочинской).

Ольховые сообщества (*Alnus viridis*) имеют локальное распространение (менее 0.5% территории). Они занимают защищенные участки речных долин у южной границы типичных тундр, отличающиеся лучшей теплообеспеченностью, глубоким залеганием многолетней мерзлоты и хорошим дренажем, высоким снежным покровом. Ольха достигает в среднем 1.5-1.8 м, образуя верхний кустарниковый ярус, но отдельные кустарники могут достигать и 3 м. Нижний кустарниковый ярус обычно образован карликовой березкой (*Betula nana*) или ивой мохнатой (*Salix lanata*). Травяной покров разрежен (5-10%) и сложен преимущественно осокой (*Carex concolor*), хвощом (*Equisetum arvense*) и различными видами разнотравья (*Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Stellaria* spp.). Моховой ярус развит фрагментарно на участках, прилегающих к опушкам (непосредственно под крупными кустарниками лежит только опад). Несмотря на малые занимаемые площади, ольховые сообщества вносят весомый вклад в накопление фитомассы. По запасу общей фитомассы в подзоне типичных тундр они занимают 3-е место (после ивовой и ерниковой формаций). Показатели живой фитомассы (1720 г/м²) превышают значения мортмассы (693 г/м²) в 2.5 раза.

Среди кустарничковых тундр наиболее распространены *багульниковые* (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*) тундры – 14.4% территории. Багульниковые тундры свойственны, в первую очередь, Гыданскому полуострову, на Ямале близкие местообитания часто занимает ивовая формация кустарниковых тундр, что может быть связано с менее континентальным климатом полуострова. Сообщества багульниковых тундр занимают широкую полосу между Тазовской губой и Енисейским заливом, протянувшись вдоль Гыданской и Юрибейской гряд. Багульниковые тундры встречаются на пологих склонах долин, озер, на склонах и вершинах увалов. Среди кустарничков большое значение играет *Betula nana*, встречаются также *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Salix glauca*, *Andromeda polifolia*. Среди трав доминируют *Carex concolor*, *C. rotundata*, *Eriophorum polystachion*. Проективное покрытие мхов – до 80%, преобладают *Sphagnum* spp., *Dicranum* spp., видовой состав лишайников (проективное покрытие до 50%) очень разнообразен, доля в проективном покрытии отдельных видов невелика. Встречаются *Cladonia* spp., *Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria nivalis*. Запас фитомассы в багульниковых тундрах составляет – 1628 г/м², запас живой фитомассы (1096 г/м²) практически в 2 раза выше запаса мортмассы (532 г/м²).

Ерниковые тундры (*Betula nana*) занимают 11.7% площади территории, распространены повсеместно на Ямале, особенно обширные пространства занимают в восточной части полуострова, на Гыданском полуострове распространены на юге подзоны, а также вдоль Гыданской гряды и Танамской возвышенности. Занимают пологие склоны водосборов, речных долин, увалов, оврагов, балок, озерных депрессий, на песках и суглинках. Разнообразие ерниковых сообществ очень велико, в основном встречаются бруснично-ерниковые или ивово-бруснично-ерниковые моховые, осоково-моховые, морошково-моховые, мохово-лишайниковые сообщества. Проективное покрытие *Betula nana* составляет 30-90%, средняя высота сообщества варьирует от 20 до 50 см. Среди доминантов кустарничкового яруса – *Salix glauca*, *S. lanata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, среди трав в основном встречаются – *Carex* spp., *Eriophorum* spp., *Equisetum arvense*, в сложении мохового покрова, проективное покрытие которого достигает 90-100%, участвуют *Sphagnum* spp., *Hylocomium splendens*, *Polytrichum* spp., *Dicranum* spp., проективное покрытие лишайников невелико (5-10%), встречаются *Bryocaulon divergens*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*. Среди кустарничковой группы формаций для сообществ ерниковой формации характерен наибольший запас общей фитомассы – 2480 г/м², по запасу фитомассы в подзоне типичных тундр ерниковые тундры выходят на 2-е место (после ивовых сообществ). Запас живой фитомассы (1407 г/м²) в 1.5 раза превышает запас мортмассы (990 г/м²).

Мезофитные луговины представляют собой специфичный тип тундровой

растительности, большую роль в них играют мезофитные травы, мохово-лишайниковый покров развит слабо. Луговины представлены *хвоцевой* (*Equisetum arvense*) и *разнотравно-злаковой* (*Bistorta vivipara*, *Tanacetum bipinnatum*, *Poas* spp., *Festuca* spp.) формациями (фото 8). Встречаются повсеместно, не занимают обширных площадей, распределены равномерно по территории типичных тундр в тех местах, где складываются наиболее благоприятные условия теплообеспеченности, снегонакопления и протаивания почв – на оползневых поверхностях, террасах, склонах долин. Иногда они возникают в результате антропогенного воздействия и сведения кустарничковой растительности. В подзоне типичных тундр в мезофитных луговинах отмечены наименьшие запасы фитомассы: 87 г/м² – в хвоцевых, 326 г/м² – в разнотравно-злаковых сообществах. Для разнотравно-злаковых луговин характерна высокая доля мортмассы (220 г/м²), в 2 раза превышающая значения живой фитомассы (106 г/м²), что связано с большим количеством отмерших частей злаков в составе сообщества.

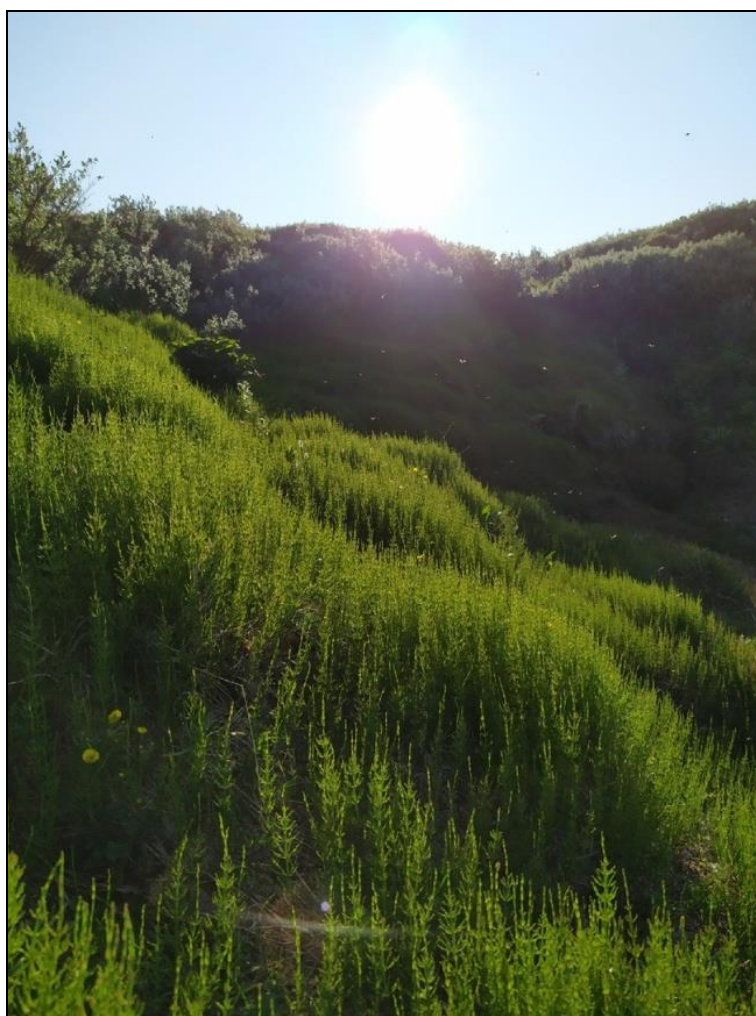


Фото 8. Хвоцевая (*Equisetum arvense* ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.) луговина, типичные тундры, центральный Ямал (фото Д.А. Сорочинской).

Гигрофитные (прибрежно-водные) луга представлены *арктофиловой* (*Arctophila fulva*) и *сабельниковой* (*Cotagim palustre*) формациями, занимают небольшие площади в долинах рек, на заболоченных, заозеренных территориях в восточной части Ямала, на Гыданском

полуострове – по обеим сторонам Гыданской гряды. Сообщества арктофиловой формации распространены в понижениях, зарастающих протоках, старицах, днищах лощин, озерных депрессий. В состав арктофиловых сообществ помимо арктофилы входят *Carex chordorrhiza*, *Carex concolor*, велика доля мхов, представленных *Dicranum* spp., *Anastrophyllum minutum*, *Polytrichum* spp., *Sphagnum* spp., лишайники встречаются редко. В сабельниковых сообществах доминантами травяного яруса являются *Carex* spp., *Comarum palustre*, в моховом ярусе встречаются *Calliergon* spp., *Sphagnum* spp., *Warnstorfia* spp. Для прибрежно-водных лугов характерны невысокие запасы общей фитомассы: 288 г/м² – в арктофиловых сообществах, 221 г/м² – в сабельниковых; значения мортмассы невелики.

Группа формаций пушицево-осоковых тундр и болот занимает 25% территории типичных тундр, она включает водноосоковую (*Carex aquatilis*, *C. concolor*), осоково-пушицевую (*Carex* spp., *Eriophorum* spp.), пушицевую (*Eriophorum* spp.) формации со значениями общего запаса фитомассы 531, 1500 и 1485 г/м² соответственно. В этих формациях показатели мортмассы превышают значения живой фитомассы, особенно выделяется это соотношение в водноосоковых сообществах – 10:1, (высокая доля мхов и ветоши в составе мортмассы), близкие соотношения были отмечены в монографии Н.И. Базилевич (1993) для осоково-пушицевых сообществ и болот южных и типичных тундр.

Осоково-пушицевые тундры распространены повсеместно: на Гыданском полуострове представлены особенно широко, занимают обширные площади в северной и юго-восточной части полуострова (фото 9), на Ямале менее распространены.



Фото 9. Осоково-пушицевая (*Carex* spp., *Eriophorum* spp.) формация, типичные тундры, полуостров Гыданский (фото Д.А. Сорочинской).

Осоково-пушицевые сообщества занимают наиболее низкие, заозеренные и заболоченные территории на песках, встречаются в понижениях, днищах озерных депрессий, старицах, на пологих склонах, озерных и речных террасах, на плоских вершинах увалов. В обширных озерных депрессиях развиты разнообразные травяно-моховые болота, с разными

доминирующими видами осок в зависимости от обводненности. В зарастающих озерах распространена *Carex concolor*, часто без мохового покрова. Наиболее низкие и обводненные участки занимают осоково-гипновые болота с *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *C. concolor*, *C. chordorrhiza*. Также в этих обширных озерных депрессиях большие площади заняты осоково-пушицево-сфагновыми болотами с большим разнообразием сфагновых мхов (*Sphagnum balticum*, *S. lenense*, *S. fimbriatum*, *S. steerei*, *S. compactum*, *S. squarrosum*). Различаются варианты таких болот с обилием *Betula nana*, переходящие в заболоченные кустарничковые тундры. Высота трав достигает 30 см, кустарничков – 20 см, характерно высокое проективное покрытие – 90-100%, в отдельных сообществах встречаются пятна голой почвы и открытой воды. Микрорельеф бугорковатый, кочковато-западинный, бугристо-мочажинный, мелко-кочковатый, встречается полигональная трещиноватость с нечётко выраженными буграми и мочажинами. Фитомасса этих сообществ, как указано выше, достаточно велика – 1500 г/м² и благодаря большой площади распространения их вклад в создание органического вещества на территории подзоны весьма значителен.

Фракционный состав живой надземной фитомассы сообществ типичных тундр. В большинстве растительных сообществ кустарничковых и кустарниковых групп формаций во фракционном составе преобладают деревянистые формы (рис. 8). Их доля составляет 80-95% в кустарниковых сообществах, а также в кустарничковых дриадовых (*Dryas octopetala*, *D. punctata*) и шикшевых (*Empetrum nigrum*) тундрах, для которых характерно высокое проективное покрытие кустарничкового яруса, а покрытие мохово-лишайникового невелико. В багульниковых (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*), брусничных (*Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*), ерниковых, ивковых (*Salix nummularia*, *S. polaris*) формациях все еще велика доля мхов (40-60%), доля кустарничков и кустарников около 30%.

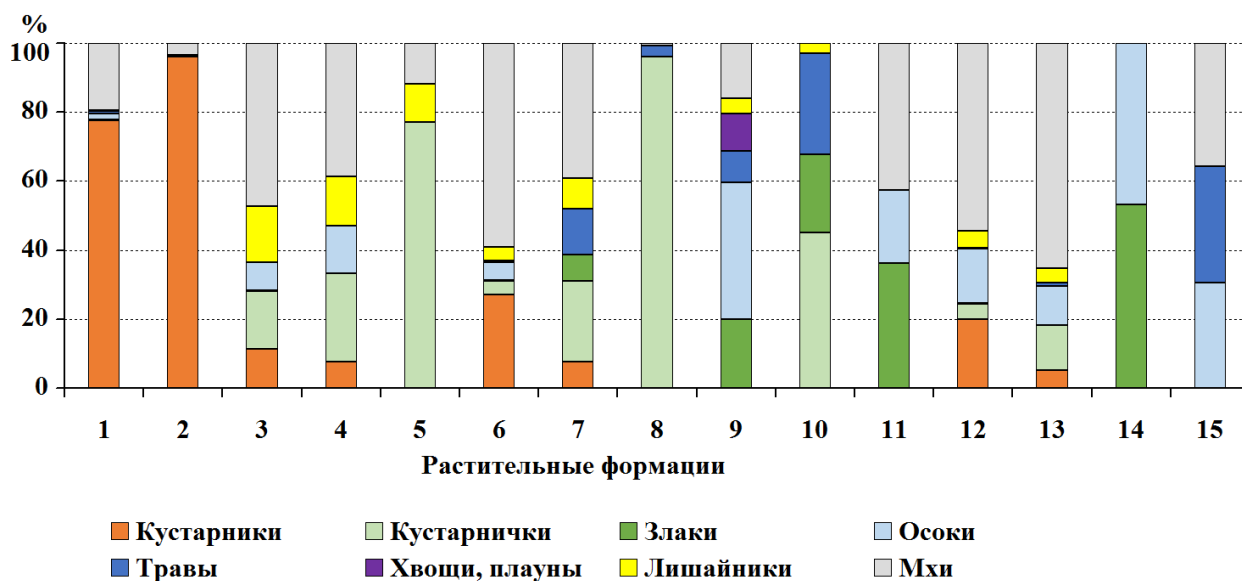


Рис. 8. Доля фитомассы различных фракций в формациях подзоны типичных тундр.

В луговых сообществах широко представлены фракции злаков (40% – в разнотравно-злаковых сообществах (*Bistorta vivipara*, *Tanacetum bipinnatum*, *Poa* spp., *Festuca* spp.), 20% – в хвощевых луговинах), трав (8-15%), хвощей, плаунов (10%). В хвощевых луговинах значительную долю дает фракция кустарничков (45%) при низком значении общего запаса фитомассы (рис. 7).

В осоково-пушицевых и пушицевых тундрах наибольший вес имеет фракция мхов (55-

65%), присутствуют кустарники и кустарнички (20%), на осоки и пушицы приходится 10-15% общего запаса фитомассы.

Прибрежно-водная растительность представлена наименьшим числом фракций. В арктофиловой формации весь объем фитомассы представлен злаками и осоками в равном соотношении, в сабельниковой – осоками, травами и мхами.

Такими образом, для типичных тундр наибольший запас фитомассы отмечен в группе формаций кустарниковых тундр в сообществах ивовой и ольховой формаций, в кустарничковых тундрах наибольший запас фитомассы характерен для ерниковых и ивковых тундр. Высокие значения фитомассы наблюдаются также в группе формаций пушицево-осоковых тундр и болот в пушицевых и осоково-пушицевых формациях. Здесь же отмечено превышение показателей мортмассы над живой фитомассой, особенно четко выраженное в водноосоковых сообществах (более чем в 10 раз). Незначительное превышение значений мортмассы также отмечено в ивковых кустарничковых тундрах и разнотравно-злаковых луговых сообществах. Наименьшие запасы фитомассы характерны для тундровых луговин и прибрежно-водных лугов. Во фракционной структуре фитомассы по сравнению с арктическими тундрами значительно увеличивается доля кустарников и кустарничков при сохранении довольно высокой доли мхов.

Южные тундры

Для подзоны южных кустарниковых тундр выделены 20 растительных формаций, объединенных в 6 групп формаций.

Как и во всей тундровой зоне, наиболее распространенной группой формаций являются кустарничковые тундры (42% территории; рис. 9). Большие площади занимают травяные (осоковые и пушицевые) тундры и болота (28.9%) и кустарниковые сообщества (19.4%). Несмотря на то, что кустарниковые сообщества уступают по площади, как кустарничковым тундрам, так и осоковым и пушицевым тундрам и болотам, именно они определяют облик растительности подзоны.

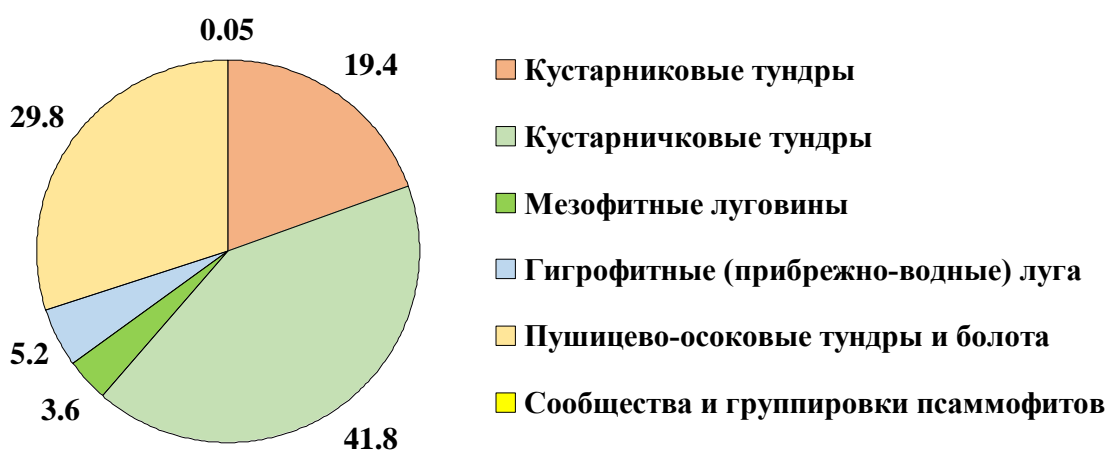


Рис. 9. Соотношение площадей, занимаемых различными типами тундровой растительности в подзоне южных тундр (%).

Кустарниковые сообщества в южных тундрах выходят на плакорные местообитания, характеризуются значительным ценотическим разнообразием, а также относительно высоким постоянством кустарников в сообществах подзоны. Мезофитные и гигрофитные луга менее распространены (3.6% и 5.2% соответственно), сообщества и группировки псаммофитов

занимают менее 0.05% территории. В целом, соотношение площадей, занимаемых различными группами формаций в подзонах южных и типичных тундрах, сходно.

Запас надземной фитомассы проанализирован для 17 растительных формаций, объединенных в 5 классов формаций. Для кустарниковых и кустарничковых сообществ подзоны южных тундр характерны максимальные значения общей фитомассы (рис. 10). В большей части изученных формаций показатели общей фитомассы сосредоточены в пределах 300-2000 г/м², однако среди кустарниковых и кустарничковых тундр выделяется ряд формаций, в которых запас фитомассы превышает или приближается к 4000 г/м². К ним относятся ивовая (*Salix lanata*, *S. phylicifolia*, *S. glauca*) – 4634 г/м², ольховая – 5583 г/м², голубичная – 3960 г/м² формации.

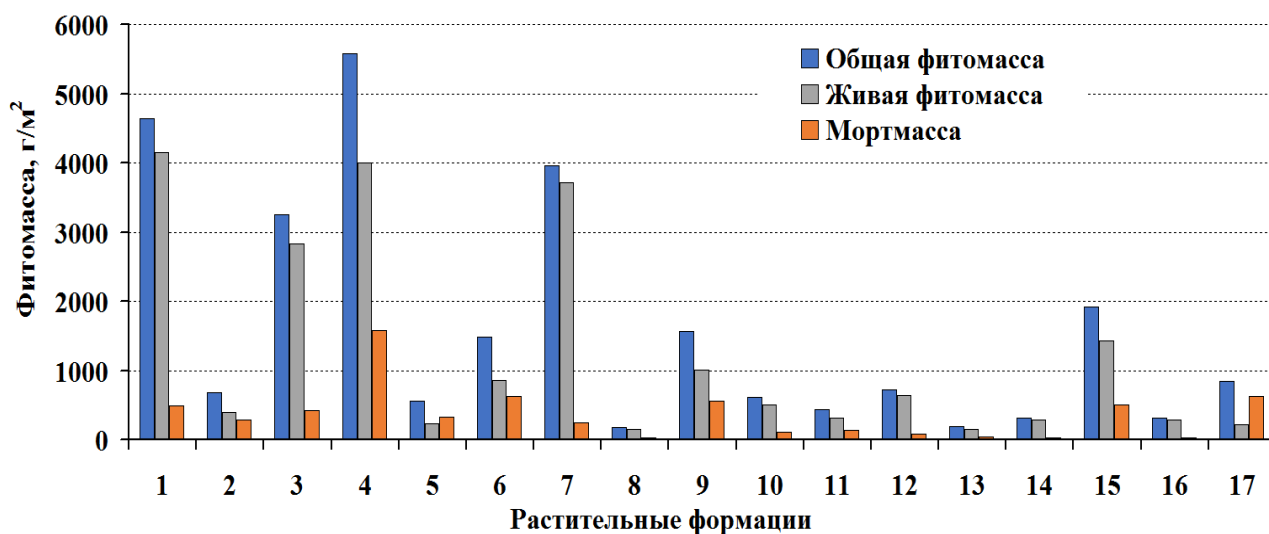


Рис. 10. Значения общей, живой фитомассы и мортмассы для формаций подзоны южных тундр (сухой вес, г/м²). Условные обозначения к рисункам 10-11. Растительные формации. Кустарниковые тундры: 1 – ивовая (*Salix lanata* L., *S. phylicifolia* L., *S. glauca* L.), 2 – ивовая (*Salix lapponum* L., *S. glauca* L., *S. phylicifolia* L.), 3 – крупноерниковая (*Betula nana* L.), 4 – ольховая (*Alnus viridis* (Ehrh.) Pouzar). Кустарничковые тундры: 5 – арктоусовая (*Arctous alpina* (L.) Nieden.), 6 – багульниковая (*Ledum palustre* ssp. *decumbens* (Ait.)), 7 – голубичная (*Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* Lange), 8 – ивовая (*Salix nummularia* Anderss., *S. polaris* Wahlenb.), 9 – мелкоерниковая (*Betula nana* L.), 10 – шикшевая (*Empetrum nigrum* L.). Мезофитные луговины: 11 – злаково-разнотравная (*Festuca* spp., *Poa* spp.), 12 – разнотравно-бобовая (*Hedysarum hedysaroides* (B. Fedtsch.) P. W. Ball, *Astragalus* spp.), 13 – ситниковая (*Juncus trifidus* L.), 14 – хвощевая (*Equisetum arvense* ssp. *boreale* (Bong.) Tolm). Пушицево-осоковые тундры и болота: 15 – осоково-пушицевая (*Carex* spp., *Eriophorum* spp.). Гигрофитные (прибрежно-водные) луга: 16 – водноосоковая (*Carex aquatilis* Wahlenb., *C. concolor* R. Br), 17 – арктофиловая (*Arctophila fulva* (Trin.) Anderss).

Среди кустарниковых тундр наиболее распространены сообщества *формации* *Alnus viridis* (8% территории, или почти половина кустарниковых сообществ). Показатели общей фитомассы в ольховых сообществах являются наибольшими среди всех формаций южных тундр – 5583 г/м². Сообщества ольховой формации занимают значительные площади и вносят весомый вклад в создание органического вещества.

Ольховые сообщества занимают окраины водораздельных поверхностей, приречные части увалов, склоны водосборов, поймы крупных рек, в разной степени представлены на

юге Ямала и Гыдана, а также на Тазовском полуострове. Среди ольшаников преобладают мертвопокровные (при высокой сомкнутости кустарникового яруса), моховые (*Calliergon* spp.) и разнотравные (*Petasites frigidus*, *Equisetum arvense*, *Chamerion angustifolium*) сообщества. Для них характерен хорошо развитый кустарниковый ярус (ольха образует практически сплошной полог высотой 2-2.5 м) при низком покрытии других кустарников и кустарничков.

Помимо сообществ, где абсолютным доминантом является *A. viridis*, встречаются ольховые березковые (*A. viridis*, *B. nana*) сообщества. Проективное покрытие ольхи в данных сообществах относительно низкое – 30-35%, высота кустарникового яруса в среднем – 1.5-2 м, кустарничковый ярус (проективное покрытие до 50%, средняя высота 0.5-1 м) сформирован в основном *B. nana* и *Ledum palustre*, реже другими кустарниками и кустарничками. В травяном покрове преобладают осоки (*Carex vaginata*, *C. bigelowii*). Моховой ярус развит неравномерно (ОПП – 10-85%), видовой состав мхов достаточно разнообразен (*Aulacomnium* spp., *Calliergon* spp.), лишайники встречаются редко.

Сообщества *ивовой формации* (*Salix lanata*, *S. phylicifolia*, *S. glauca*) занимают 5% территории, сосредоточены в основном в северной части подзоны, наибольшие площади занимают на полуострове Ямал, в меньшей степени распространены на Гыдане и Тазовском: в основном располагаются в поймах рек, озерных понижений, на пологих склонах речных долин. Выделяются моховые (*Polytrichum* spp., *Sphagnum* spp., *Tomentypnum nitens*, *Calliergon* spp., *Aulacomnium* spp., *Hylocomium splendens*) и разнотравно-осоковые (*Carex aquatilis*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Alopecurus pratensis*, *Veratrum album*, *Equisetum pratensis*) ивняки.

Разнотравно-осоковые ивняки отличаются большим проективным покрытием травяного яруса (в среднем 50%, в том числе 15% трав, помимо граминоидов), высоким разнообразием трав, кустарников и кустарничков. Данные сообщества обычно формируются в поймах рек и долинах ручьев, в нижних частях склонов речных долин. Значения общей фитомассы в данных сообществах невелики, составляет 680 г/м².

Для моховых ивняков характерно высокое общее проективное покрытие (100%), высокое покрытие мхов (90-100%), покрытие кустарникового яруса составляет 30-60%, в травяном ярусе преобладают граминоиды (проективное покрытие – до 40%), средняя высота сообщества – до 50 см. Данные сообщества формируются по сырым понижениям водосборов, склонам и днищам лощин, в поймах. Моховые ивняки характеризуются высокими значениями запаса фитомассы – 4635 г/м², они занимают второе место по общему запасу фитомассы среди формаций южных тундр.

Высокие значения общей фитомассы отмечены также в крупноерниковых тундрах – 3260 г/м². Сообщества *крупноерниковой формации* имеют широкое распространение на территории (6.6%). Крупноерниковые сообщества сосредоточены в основном в северной части подзоны, в большей степени на Ямале и Гыдане, в меньшей – на Тазовском полуострове (фото 10). Характерны для увалов, склонов термокарстовых понижений, бортов речных долин и надпойменных террасах, встречаются на плакорах. Помимо *Betula nana*, в кустарниковом ярусе могут произрастать *Salix phylicifolia*, *S. glauca*; кустарничковый ярус образуют *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. При общем проективном покрытии 90-100%, проективное покрытие кустарникового яруса в среднем составляет 60%. Среди растений травяного яруса заметную роль может играть морошка (*Rubus chamaemorus*). Мохово-лишайниковый ярус, как правило, хорошо развит (ППП – 85-90%). Доминантами яруса выступают различные виды мхов и лишайников (*Dicranum* spp., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Cetraria islandica*, *C. islandica* и др.).

Кустарничковые тундры – наиболее широко распространенный в подзоне южных тундр

типа тундровой растительности. Для данной группы выделено 9 формаций. Наибольший запас фитомассы характерен для сообществ *формации* *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* – 3960 г/м².



Фото 10. Ерниковая (*Betula nana* L.) формация, южные тундры, полуостров Тазовский (фото Д.А. Сорочинской).

Голубичные сообщества развиваются на склонах водосборных поверхностей, озерных террасах и пологих увалах. Основные доминанты кустарничкового яруса – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Betula nana* (проективное покрытие голубики может достигать до 45% при ОПП 90-100%, средняя высота 15-20 см). Выделяются цетрариевые (*Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*) и моховые (*Sphagnum* spp., *Polytrichum* spp.) голубичные сообщества (проективное покрытие мохово-лишайникового яруса до 60-80%), в который голубика является основным доминантом кустарничкового яруса, а также сообщества с высоким участием других видов кустарничков (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*).

Средние значения фитомассы, характерные для *багульниковых сообществ*, – 1480 г/м². Багульниковые тундры (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*) – самая распространенная формация кустарничковой группы формаций в южных тундрах (18.2% территории). Занимают обширные площади на юге и в восточной части Ямала, Гыдана и Тазовского полуостровов примерно в равном соотношении. Распространены на заболоченных участках водоразделов и пойм, занимают торфяные бугры, термокарстовые гряды и небольшие увалы (фото 11). *Ledum palustre* ssp. *decumbens* выступает основным доминантом (ПП – 35%), также в составе кустарничкового яруса принимают участие *Betula nana*, небольшим обилием (1-5%) характеризуются *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum nigrum*. Отличительной чертой данной формации является высокое обилие морошки (*Rubus*

chamaemorus) и пушиц, в первую очередь *Eriophorum vaginatum*. Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус – проективное покрытие составляет 85-90% (*Sphagnum* spp., *Dicranum* spp., *Polytrichum* spp., *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia stygia*). Общее проективное покрытие обычно достигает 100%.



Фото 11. Багульниковая (*Ledum palustre* spp. *decumbens* (Ait.) формация, южные тундры, р. Байдарата (фото Д.А. Сорочинской).

Наименьший запас фитомассы среди кустарничковых тундр отмечен в арктоусовых (559 г/м²), ивковых (175 г/м²), шикшевых (618 г/м²) сообществах. Данные сообщества занимают небольшие площади на территории южных тундр (0.1-3%).

Значения общего запаса фитомассы в луговых сообществах в основном варьируют от 200 до 400 г/м², наибольший запас характерен для разнотравно-бобовой формации – 727 г/м². Сообщества разнотравно-бобовой (*Hedysarum hedysaroides*, *Astragalus* spp.) формации занимают крутые, хорошо прогреваемые склоны с легким субстратом. Для формации характерно высокое проективное покрытие бобовых (*Hedysarum hedysaroides*, *Astragalus* spp.). В травяном ярусе также встречаются *Campanula rotundifolia*, *Equisetum arvense*, *Festuca rubra*, *Tanacetum bipinnatum*, среди кустарничков встречается *Salix nummularia*, проективное покрытие которой достигает 10-15%.

Разнотравно-бобовые, ситниковые, хвощевые луговины занимают небольшие территории – 0.1-0.5%, наибольшие площади характерны для злаково-разнотравных сообществ, которые имеют преимущественно антропогенное происхождение (2.7%). Естественные тундровые луговины в основном расположены в пойменных местообитаниях и на склонах, антропогенные луговины могут встречаться также и на плакорах.

Группа формаций осоковых и пушицевых тундр и болот представлена единственной

осоково-пушицевой формацией. Значение общего запаса фитомассы в формации достигает 1925 г/м^2 , и в отличие от типичных тундр, значения живой фитомассы здесь превышают значения мортмассы практически в 3 раза (1424 и 500 г/м^2 соответственно). Вклад этих тундр в создание органического вещества в рамках подзоны значителен, так как сообщества формации *Carex* spp. и *Eriophorum* spp. занимают практически 30% территории южных тундр. Они особенно широко распространены на полуострове Ямал, меньшие площади занимает на Гыданском и Тазовском полуостровах. Осоково-пушицевые сообщества формируются в хорошо увлажненных, переувлажненных и заболоченных местообитаниях. Встречаются в сырых поймах, термокарстовых понижениях, озерных депрессиях, в местах с застаивающейся водой, а также на пологих склонах увалов и даже на водосборах. Осоки и пушицы (*Carex chordorrhiza*, *C. concolor*, *C. aquatilis*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. russeolum*) образуют хорошо сомкнутый ярус, проективное покрытие составляет 65-90% (ОПП – 90-100%), средняя высота сообщества – 20-30 см. Кустарники и кустарнички встречаются единично, не образуют сомкнутого покрова. Моховый ярус состоит в основном из сфагновых и гипновых мхов, мхов рода *Aulacomnium*, проективное покрытие может достигать 100%. Лишайники встречаются в небольшом количестве практически повсеместно, доля в проективном покрытии отдельных видов незначительна.

Прибрежно-водная растительность представлена арктофиловой (*Arctophila fulva*) и водноосоковой (*Carex aquatilis*, *C. concolor*) формациями.

Запас фитомассы в арктофиловых сообществах достаточно низкий – всего 319 г/м^2 . Формация занимает незначительные площади, в основном распространена на полуострове Ямал. Арктофиловые сообщества распространены по берегам рек и озер на пологих участках с песчаным заторфованным дном. Мохово-лишайниковый ярус практически отсутствует (изредка встречаются небольшие пятна сфагновых и гипновых мхов), также как и кустарниковая и кустарничковая растительность. *Arctophila fulva* является единственным доминантом, ее проективное покрытие варьирует от 15 до 90%, средняя высота – 50 см, характерны участки открытой воды, в некоторых сообществах отмечена пушица *Eriophorum scheuchzeri*. Опад практически отсутствует (мортмасса – 29.4 г/м^2).

В сообществах водноосоковой формации запас фитомассы несколько выше – 844 г/м^2 , однако показатели мортмассы здесь превышают значение живой фитомассы в 3 раза (620 и 223 г/м^2 соответственно).

Сообщества *Carex aquatilis*, *C. concolor* встречаются не только в непосредственной близости от водоемов, но и на переувлажненных поймах, днищах сырых ложбин, балок и термокарстовых котловин с песчаным или оторфованным песчаным субстратом. Моховой ярус сложен сфагновыми и гипновыми мхами, его проективное покрытие варьирует от нескольких процентов до 100%, лишайники практически отсутствуют, единичные кустарники *Salix* spp. и *Betula nana* не образуют сомкнутого яруса. В основном осоки образуют монодоминантные сообщества (ПП – 70%, средняя высота сообщества – 40-50 см) с небольшой примесью пушиц и злаков, встречается сабельник (*Comarum palustre*).

Анализ фракционного состава живой фитомассы сообществ южных тундр. В южных тундрах ведущая роль во фракционном составе фитомассы принадлежит кустарникам (рис. 11). В группе формаций кустарниковых тундр доля деревянистых форм составляет 55-98%, роль мхов невелика.

Среди кустарничковых тундр в голубичной, ивковой и шикшевой формациях доля кустарников и кустарничков колеблется от 87 до 93%.

В арктоусовой, багульниковой, мелкоерниковой формациях масса кустарничков несколько меньше – 28-50%, высока роль лишайников (до 50% в багульничковых тундрах) и мхов (20-25%).

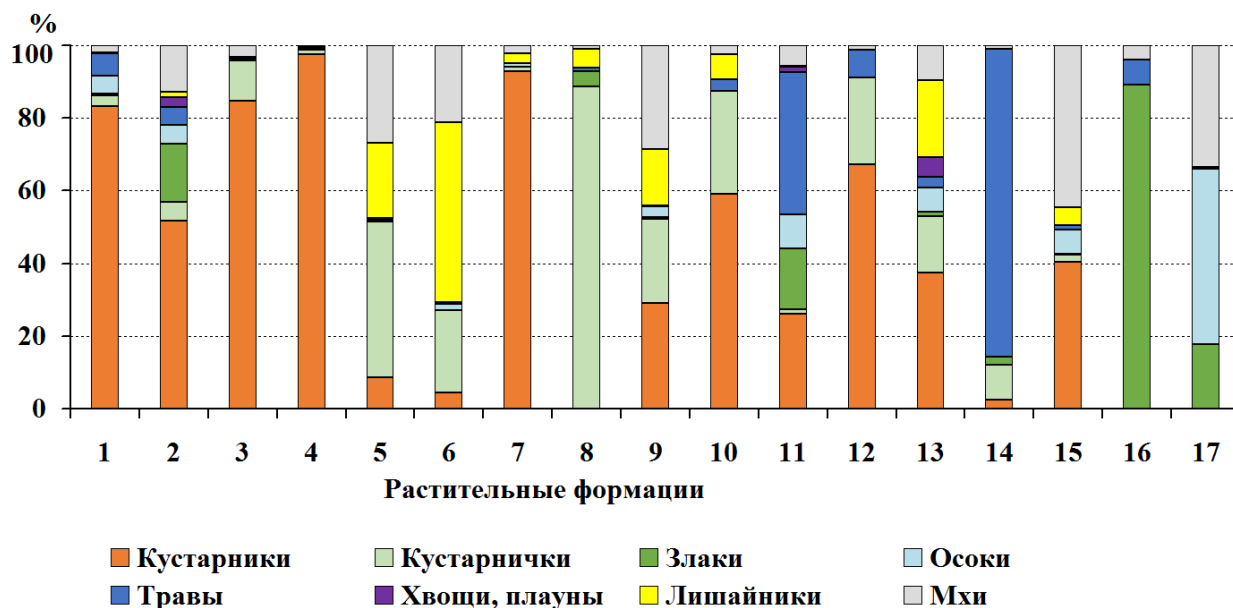


Рис. 11. Доля фитомассы различных фракций в формациях подзоны южных тундр.

В луговых сообществах во фракционном составе преобладают травы (до 90% в хвощевых луговинах), велика доля кустарников и кустарничков (от 10 до 50%), на фракцию мхов приходится менее 10% общей фитомассы.

В составе осоково-пушицевых тундр преобладают мхи (45%) и кустарники (38%), на долю пушиц и осок приходится около 10%, арктофиловая формация представлена злаками (90% в составе фитомассы), в водноосоковой преобладают осоки (45%), значительна доля мхов (33%).

Таким образом, мы наблюдаем тенденцию увеличения общего запаса фитомассы от арктических тундр к южным. В подзоне южных тундр запас фитомассы достигает 4600-5600 г/м² в кустарниковых сообществах, хотя в большей части формаций показатели общей фитомассы варьируют от 300 до 2000 г/м². Среди изученных формаций подзоны абсолютным лидером по запасу фитомассы являются ольховые сообщества, высокие значения фитомассы также отмечены в сообществах ивовой, крупноерниковой и голубичной формаций. Наименьшие показатели фитомассы, как и в типичных тундрах, характерны для луговых и прибрежно-водных сообществ. В арктических тундрах, напротив, величина фитомассы в данных сообществах выше, чем в некоторых кустарничковых тундрах из-за меньшего варьирования показателей фитомассы в пределах различных формаций. Превышение значение мортмассы над показателями живой фитомассы значительно только в водноосоковой формации (3:1). В основном для изученных формаций характерно превышение запасов живой фитомассы над мортмассой в 5-9 раз, что соответствует данным полученным Н.И. Базилевич (1993).

Во фракционном составе фитомассы абсолютно преобладают кустарники, в меньшей степени кустарнички, роль мхов невелика, лишь в некоторых осоковых и кустарничковых сообществах их доля может достигать 20-40%.

Выводы

Итоги проведенного исследования позволяют сделать некоторые выводы об эколого-географических особенностях структуры надземной фитомассы изученных тундровых сообществ и ее распределения по территории.

Общий запас фитомассы растительных сообществ тундровой зоны Западной Сибири зависит от географического положения – увеличивается при продвижении с севера на юг, от подзоны арктических тундр к подзоне южных тундр.

Накопление фитомассы в тундровых сообществах в рамках одной подзоны значительно различается в зависимости от характера растительности. Анализ распределения надземной фитомассы по сообществам различных формаций показал, что в *арктических тундрах* максимальные показатели отмечены в кустарничковых ивовых (1800 г/м^2) и осоково-пушицевых (2070 г/м^2) тундрах. В *типичных тундрах* наибольшие значения отмечены в группах формаций кустарничковых (ивовых – 3080 г/м^2 и ольховых тундр – 2413 г/м^2), и в кустарничковых ерниковых тундрах (2480 г/м^2). В *сообществах южных тундр* максимальные запасы фитомассы отмечены в кустарничковых ольховых (5580 г/м^2), ивовых (4630 г/м^2), крупноерниковых (3258 г/м^2) и кустарничковых голубичных (3960 г/м^2) сообществах. Состав растительных сообществ и, соответственно, структура фитомассы находятся в зависимости от геолого-геоморфологических, климатических и почвенных условий.

Анализ фракционного состава живой фитомассы в пределах подзон показал, что для *арктических тундр* характерно преобладание фракции мхов (до 90%), для *типичных – кустарничков и кустарничков* (30-80%) при сохранении высокой доли мхов (20-40%), для *южных* – абсолютное преобладание кустарничков (60-90%), в меньшей степени кустарничков (20-30%), роль мхов невелика.

Выявлены соотношения мортмассы и живой фитомассы в сообществах различных формаций в пределах подзон, что является важным показателем депонирования углерода в тундровой зоне. В ерниковой, ивовой, хвощевой, водноосоковой формациях подзоны *арктических тундр* зоны мортмасса превышает показатели живой фитомассы. В *типичных тундрах* превышение мортмассы над запасами фитомассы характерно только для переувлажненных местообитаний (пушицево-осоковые тундры и болота). В сообществах *южных тундр* выявлена обратная тенденция – запас живой фитомассы в 5-9 раз превышает показатели мортмассы в абсолютном большинстве формаций.

Полученные результаты могут быть использованы для составления карты запасов и структуры фитомассы тундровых сообществ Западной Сибири, что даст возможность провести оценку оленеемкости пастбищ и учета депонирования углерода на обширных малоизученных территориях.

Благодарности. Авторы выражают благодарность с.н.с. ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова К.А. Ермохиной за предоставленную возможность участия в экспедиции, помощь в обработке данных и предоставление необходимых для работы материалов; с.н.с. БИН РАН О.В. Хитун за помощь в определении видов тундровой флоры; сотрудникам Российского центра освоения Арктики за комплексную поддержку полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д.* 1969. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Ленинград: Наука. 275 с.
- Андреяшкина Н.И.* 1971. К методике определения наземной массы кустарничков и кустарничков лесотундры // Экология. № 2. С. 82-84.
- Базилевич Н.И.* 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 295 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* 1978. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль. 345 с.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.* Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Высшая

школа, 1987. 414 с.

- Землянский В.А.* 2018. Эколого-географический анализ растительности южных и типичных тундр Ямало-Ненецкого автономного округа // Магистерская диссертация по специальности «Экология и природопользование». М.: МГУ имени М.В. Ломоносова: географический факультет. 107 с. (рукопись).
- Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Гильманов Т.Г.* 1995. Запасы и продукция углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России // Лесоведение. № 5. С. 29-36.
- Клоков К.Б.* 2013. Воздействие изменений климата и промышленного освоения на оленеводческое хозяйство Ямала: кумулятивный эффект // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. № 30. С. 211-214.
- Лавренко Е.М.* 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. Ленинград: Наука. Т. 1. С. 13-75.
- Макунина А.А.* 1985. Физическая география СССР. М.: Изд-во МГУ. 294 с.
- Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А.* 1970. Физическая география СССР. М.: Мысль. 468 с.
- Отчет по НИР «Геоботаническая оценка оленьих пастбищ Ямальского и Тазовского района ЯНАО». 2017. Департамент по науке и инновациям Ямало-Ненецкого автономного округа. 253 с.
- Раковская Э.М., Давыдова М.И.* 2001. Физическая география России: учебник для студентов педагогических высших учебных заведений. В 2 ч. М.: Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС. 304 с.
- Симонов М.И.* 1977. Климат. Ямало-Гыданская область (физико-географическая характеристика). Л.: Гидрометеиздат. С. 27-51.
- Сорочинская Д.А.* 2018. Структура растительного покрова тундр Гыданского полуострова // Выпускная бакалаврская работа по специальности «Экология и природопользование». М.: МГУ им. М. В. Ломоносова: географический факультет. 60 с. (рукопись).
- Юнатов А.А.* 1964. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника. Л.: Наука. Т. 3. С. 9-36.
- Billings W.D.* 1987. Carbon balance of Alaskan tundra and taiga ecosystems: past, present and future // Quaternary Science Reviews. Vol. 6. Pp. 165-177.
- Bolin B.* 1986. How much CO₂ will remain in the atmosphere? // The Greenhouse Effect, Climate Change, and Ecosystems. Scope 29 / Eds B. Bolin, B. Doos, J. Jager, R. Warrick. London: JohnWileyandSons. Pp. 93- 155.
- Circumpolar Arctic Vegetation Map. 2003. Scale 1:7,500,000. U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska.
- Database of high spatial resolution global weather and climate data. 2020. WorldClim. [Электронный ресурс <https://www.worldclim.org/> (дата обращения 12.04.2020)].
- Melillo J.M., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Moore B., Vorosmarty C.J., Schloss A.L.* 1993. Global climate change and terrestrial net primary production // Nature. Vol. 363. No. 6426. Pp. 234-240.