

УДК 581.9 (470.21): 581.524.42

И.Б. Кучеров
В.В. ЧепиногаI. Kuchеров
V. ChepinogaСРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР ПРЕДГОРИЙ САЛЬНЫХ ТУНДР
(ЛАПЛАНДСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)COMPARATIVE ANALYSIS OF PARTIAL FLORAS OF THE SALOTUNTURI MTS. FOOTHILLS
(LAPLAND RESERVE)

В статье представлены результаты сравнительного анализа 25 локальных флор предгорий Сальных тундр (Лапландский заповедник, Кольский п-ов, Россия).

Введение.

Лапландский государственный биосферный заповедник площадью 278 тыс. га расположен в западной половине Кольского п-ова (рис. 1). В основу настоящей статьи положены данные, собранные в июне-июле 2001 г. в ходе флористико-геоботанического обследования крайней северо-западной части заповедника – долины р. Конья (бассейн р. Тулома водосбора Баренцева моря) и предгорий горного массива Сальные тундры. Обследовались также окрестности высокогорного оз. Рельтьярш и часть охранной зоны с отрогами г. Чильтальд. Для рассматриваемой территории характерна выраженная высотная поясность растительности, развитая на фоне сравнительно теплого (для 69° с. ш.) и влажного климата Северной Фенноскандии, обусловленного Северо-Атлантическим течением. Вкупе с влиянием расчлененного горного рельефа, а также исторических факторов, это порождает существенное разнообразие парциальных флор (ПФ).

Целью публикации является сравнительный анализ таксономической, хориономической, зонально-координатной и биоморфной структуры ПФ в их наблюдаемом разнообразии, а также (по результатам анализа) уточнение данных по структуре высотной поясности и истории флоры и растительности района исследований.

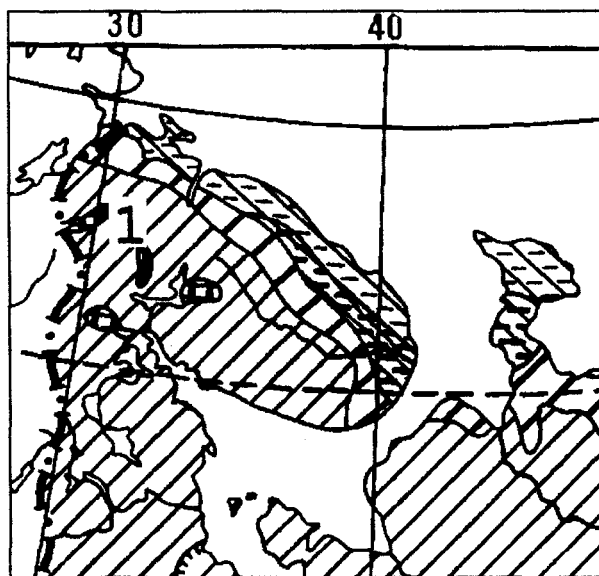
Очерк растительного покрова и позднечетвертичной истории региона.

Рис. 1. Район исследований (отмечен цифрой 1; по: Кучеров, 2003).

Растительность. В зональном отношении облесенная часть изучаемой территории (как и всего заповедника) относится к полосе редкостойных лесов северотаяжной подзоны (Раменская, 1983); развитые на таежном “пьедестале” горные тундры представляют собой орографически обусловленные энклавы подзоны южных тундр (Грибова, 1980). На высоте 140 м над у. м. на приречных песках долины р. Конья господствуют травяные (*Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Cirsium heterophyllum*, *Filipendula ulmaria*, *Trollius europaeus*, *Melica nutans*, *Calamagrostis phragmitoides* и др.) березняки (*Betula subarctica*), непосредственно у воды переходящие в узкую полосу кустарниковых ивняков (*Salix phylicifolia*, *S. hastata*) водноосоковых (*Carex aquatilis*). На некотором удалении от берега

приречные леса сменяет полоса мезотрофных ерниковых (*Betula nana*) молиниевых-осоковых (*Molinia caerulea*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *C. vaginata*) болот. На щебнистых песках по берегам проточного озера Пусозеро господствуют лишайниковые (*Cladonia stellaris*, *C. arbuscula* s. l., *C. rangiferina*, *Nephroma arcticum*) и зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*) сосняки (*Pinus sylvestris* L. var. *lapponica* Fries ex C. Hartm.) чернично-брусничные (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) с участием гипоарктических кустарничков (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*). Сосняки развиты в сочетании с олиготрофными кустарничковыми (*E. hermaphroditum*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*) сфагновыми болотами, у воды переходящими в ивняковые (*Salix lapponum*, *S. phylicifolia*, *S. myrtilloides*) осоковые (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*) сфагновые сплавины. Неоторфованные участки озерного берега заняты гипоарктотравными луговинами по ковру печеночных мхов.

При высоте 150–170 м над у. м. долина реки переходит в увалистые шлейфы горных склонов с песчано-щебнистыми почвами, подстилаемыми породами кислого состава. Увалы заняты разреженными (с сомкнутостью 30–40%) ельниками (*Picea fennica*) с березой воронично-бруснично-черничными с *Avenella flexuosa* subsp. *montana* зеленомошными, понижения между ними – мезозвтрофными молиниевых-осоковыми болотами с сосной. Растительность речных долин и шлейфов низкогорных склонов выделяется рядом авторов в отдельный высотный подпояс лесного пояса (Берлина, 1997; Зоны ..., 1999) с преобладанием сосняков.

Основания горных склонов имеют отметки порядка 200 м над у. м. В горно-лесной полосе на склонах большинства экспозиций господствуют разреженные ельники с березой без участия сосны. В составе полосы (горно-лесного “пояса”) визуальнo выделяются три высотных “подпояса”. Нижний из них заболочен из-за подтока с вышележащих частей склонов. Преобладают ельники чернично-вороничные долгомошные и сфагновые с подлеском из *Juniperus sibirica*, *Betula nana*, нередко также *Salix phylicifolia* и *S. myrsinifolia*. В среднем “подпоясе” господствуют зеленомошные ельники среднего увлажнения; чернике, воронике и луговнику сопутствуют *Chamaepericlymenum suecicum* и *Gymnocarpium dryopteris*, ниже нечастые; подлесок выражен слабо. Для верхнего “подпояса” характерно ключевое увлажнение, в истоках ручьев – заболоченность. В ельниках развит покров высокотравья, в составе которого преобладают *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*, характерны *Cicerbita alpina*, *Milium effusum*, под пологом высокотравья – *Epilobium hornemannii*. В моховом ярусе преобладают виды *Calliergon*, *Rhizomnium*, *Plagiomnium*, а также печеночники. В подлеске наряду с *Juniperus sibirica* обильны ивы – *Salix glauca*, *S. myrsinifolia*, *S. borealis*; в древостое к *Picea fennica* примешивается *P. obovata*. Сомкнутость древостоя в нижнем и среднем “подпоясах” – 20–40%, в верхнем – от 10–15% (на ключевых болотах) до 20–30%.

Отметки границ горно-лесных “подпоясов” зависят от крутизны и экспозиции конкретного склона; средний “подпояс” начинается на высоте примерно 220–250, верхний – 260–300 м над у. м. Сходные лесные формации описаны и на склонах других горных массивов заповедника, но на иных высотах (Некрасова, 1938). Собственно явления высотной поясности в облесенной части склонов гор заповедника ранее практически не изучались, хотя в горах Путорана (Куваев, 1980), а также Южной Сибири (с гольцовым типом поясности; см. Огуреева, 1983; Зоны ..., 1999) высотное деление горно-таежного пояса описано достаточно подробно (во многом благодаря различиям в составе древесного яруса).

Склоны гор и шлейфы прорезают ручьи, вдоль которых формируются ельники ивняковые (*Salix myrsinifolia*, *S. borealis*) травяно-осоково-голубичные (*Vaccinium uliginosum*, *Carex juncella*, *C. vaginata*, *Calamagrostis phragmitoides*) с *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium heterophyllum* и ковром зеленых мхов (*Calliergon cordifolium*, *Rhizomnium pseudopunctatum*) и печеночников (*Scapania uliginosa*). Ряд видов высокотравья из верхнего горно-лесного “подпояса” проникают вдоль ручьев в нижележащие “подпояса” вплоть до долины

реки. Сомкнутость древостоя в логах местами достигает 60%.

Граница леса проходит на высоте 350–380 м; в вышележащей растительности выделяются подгольцовый и гольцовый (горнотундровый; см. Толмачев, 1948) пояса. Верхнюю границу древесной растительности образует узкая полоса березовых (*Betula czerepanovii*) криволесий с низким фрагментарным подлеском из *Betula nana* и напочвенным покровом из *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*. Среди кустарничков вкраплены изобильные *Hieracium*, а под кустарничковым пологом развит ковер *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* с примесью *Dicranum majus* и видов *Barbilophozia*. Местами криволесья замещаются еловой (*Picea obovata*) чернично-вороничной ягельной (*Cladonia* spp.) лесотундрой. В понимании разных авторов, полоса криволесий соответствует подгольцовому поясу (Миняев, 1963; Холод, 1994; Белкина и др., 1991), нижней части последнего (Некрасова, 1938) либо нижнегольцовой полосе гольцового пояса (Сочава, 1956). В горах Пutorана аналогичные ценозы отнесены к поясу подгольцовых кустарничков (Куваев, 1980).

Выше полосы криволесий в диапазоне высот от 360–380 до 390–400 м развиты мелкоерниковые (с высотой *Betula nana* 60–120 см) чернично-вороничные зеленомошные тундры. В пологих лощинах северных склонов их нижняя граница может быть снижена до 250 м над у. м. Ерниковые тундры могут быть отнесены к верхней полосе подгольцового (Некрасова, 1938; аналогично – Л.И. Малышев (1965) на Восточном Саяне, Ю.Н. Петроченко и др. (1972) – на Становом нагорье) либо к нижнегольцовому подпоюсу гольцового пояса (Грибова, 1980; Белкина и др., 1991; Холод, 1994), в том числе наряду с криволесьями (Сочава, 1956).

Кверху от ерниковых преобладают кладониевые (*Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*) ерничково-гипоарктокустарничковые тундры со стелющимися *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* L. var. *angustum* E. Busch, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, с низкорослой *V. hybridum*, часто со стлаником *Picea obovata*. На вершинах низкогорий высотой 450–500 м развиты алекториево-цетрариевые (*Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*) кустарничковые тундры, где к гипоарктическим кустарничкам добавляются арктоальпийские (*Diapensia lapponica*, *Loiseleuria procumbens*). Оба типа лишайниковой тундры относятся к собственно горнотундровому (гольцовому) подпоюсу (Некрасова, 1938; Грибова, 1980; Холод, 1994).

По ветроударным гребням северных склонов в нижнем горно-лесном “подпоюсе” формируются сосняки воронично-вересковые (*Calluna vulgaris*) зеленомошные. Выше развиты разреженные (сомкнутостью < 10%) низкоствольные (1–1,5 м высотой) березовые криволесья, а начиная с высоты 280 м над у. м. – влажные воронично-вересковые лишайниково-моховые (*Sphagnum warnstorffii*, *Racomitrium lanuginosum*, *R. microcarpon*, *Hylocomium splendens*, *Flavocetraria nivalis*) пустоши с обилием *Phyllodoce caerulea*, *Nardus stricta*, *Tofieldia pusilla*, *Pinguicula vulgaris*, *Dactylorhiza* spp. (нижнегольцовый подпоюс). На высоте 320–340 м над у. м. пустоши сменяют простратнокустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Diapensia lapponica*, *Loiseleuria procumbens*) эпилитномохово-лишайниковые (*Arctoparmelia centrifuga*, *Racomitrium microcarpon*) тундры (гольцовый подпоюс).

Отступая вглубь Сальных тундр, на склонах высокогорий поюс криволесий местами “растянут” вверх вплоть до 420–440 м над у. м., а ерниковые тундры местами замещены ивняками из *Salix lanata* и *S. glauca*. Лишайниковые тундры развиты фрагментарно. На высоте 600–800 м господствуют влажные травяно-кустарничково-моховые тундры с покровом из *Salix herbacea*, *Cryptogramma crispa* и *Harrimanella hypnoides* по ковру *Scapania uliginosa*, *Harpanthus flotovianus*, *Philonotis fontana*, *Bryum* spp., с общим покрытием 45–70%. Обычны крупные снежники и крупнокаменистые россыпи, “скрадывающие” картину поюсности.

В.Б. Куваев (1980: 11–12, 39–41) относит травяно-ивково-моховые тундры Хибин к высотному поюсу холодных гольцовых пустынь. Однако в силу цельнопокровности эти сообщества, в отличие от собственно высокогорных пустынь Хибин (Мишкин, 1953; Куваев, 1980:

34–36; Холод, 1994), не удовлетворяют главному критерию выделения данного пояса – разреженности и фрагментарности растительности (Куваев, 1980: 50). На это справедливо указывает С.С. Холод (1994), не выделяющий пояса холодных пустынь в Сальных тундрах.

История растительного покрова со времени последнего оледенения.

Валдайское оледенение на Кольском полуострове имело два выраженных максимума (Никонов, 1964; Арманд А., Арманд Н., 1969; Стрелков, 1973). Во время первого из них Сальные тундры были полностью перекрыты ледяным щитом мощностью свыше 1 км; однако во время второго максимума толщина покровного щита в регионе не превышала 500–600 м (Стрелков, 1973). При этом выступающие останцы древних кристаллических пород (“чурбаки”; Некрасова, 1960) были заняты долинными и каровыми ледниками, смыкавшимися с покровным щитом (Арманд А., Арманд Н., 1969). Однако древние пенеплены, расположенные на высоте более 700–800 м над у. м., оставались свободными ото льда (Никонов, 1964; Арманд А., Арманд Н., 1969; Стрелков, 1973), тем самым являясь рефугиумами арктоальпийских видов (Никонов, 1964; Холод, 1994) и обеспечивая расселение амфиатлантических видов растений с севера и северо-запада (Лебедева, 1983) – из приледниковых убежищ в районе п-ова Рыбачий (Dahl, 1998). В то же время Имандровская впадина, отделяющая названные горные системы от горных массивов заповедника, даже в средневалдайский межстадиал перекрывалась льдом (Арманд А., Арманд Н., 1969), а по отступлении ледника – водами готигляциальной и портландской трансгрессий (Лебедева, 1983). Вследствие этого флористический обмен с высокогорными рефугиумами Хибин и Ловозерских гор был исключен. Это подтверждается существенными различиями между соответствующими высокогорными флорами в наши дни (Мишкин, 1953; Некрасова, 1960; Раменская, 1983; Белкина и др., 1991).

Постепенное освобождение территории из-под льда имело место в позднем плейстоцене на протяжении порядка 5000 лет (Арманд А., Арманд Н., 1969). По данным спорово-пыльцевых спектров, для указанного времени реконструируется тундровая растительность перигляциального типа, в том числе папоротничково-моховые тундры со значительным участием плаунов; велика также роль *Betula nana* и *Salix* spp. (Никонов, 1964; Лебедева, 1983). Начиная с аллереда (11500–11000 л. н.) в малом количестве присутствует пыльца ели (Раменская, 1983), чему, возможно, соответствует современное произрастание *Picea obovata* от верхнего горно-лесного подпояса до кустарничково-лишайниковой тундры.

В пребореале (10500–10000 л. н.), по данным пыльцевых спектров, в растительном покрове преобладают березовые криволесья из видов родства *Betula tortuosa* Ledeb. с подлеском из *B. nana*, а также ерниковые тундры с участием эрикоидных кустарничков и плаунов. Вселение видов с юга и юго-востока маловероятно, так как большая часть северной Карелии покрывалась водами пребореальной трансгрессии Белого моря (Лебедева, 1983). Важную роль в формировании флоры в это время играет неозндемизм в родах *Betula* и *Hieracium*.

В бореальном периоде (9500–7800 л. н.) климат становится мягче; на Баренцевом и Белом морях наблюдается регрессия (Лебедева, 1983). Это время безраздельного господства березовых северотаежных лесов и редколесий; в конце периода в регионе появляется сосна (Елина, Лебедева, 1982). Под полог березы проникают евразийские и евросибирские виды с юго-востока, в том числе светолюбивое горно-луговое высокотравье. Граница леса в горах поднимается вверх (Sorsa, 1965; Холод, 1994).

В начале атлантического периода (7700–6000 л. н.) низины покрыты водами трансгрессии тапес, затем сменяющейся регрессией (6000–4500 л. н.). Господствуют среднетаежные сосново-березовые леса (Елина, Лебедева, 1982; Лебедева, 1983). На фоне мягкости и повышенной влажности климата наряду с дальнейшим подъемом границы леса происходит гомогенизация растительного покрова: лесные виды проникают в ерниковые тундры, арктобореальные и гипоарктические (включая *Betula nana*) – в тундры гольцового подпояса (Sorsa, 1965; Холод, 1994). Большую роль начинает играть *Alnus incana* s. l. С юга расселяются европейские

бореонеморальные травянистые виды, проникающие под полог леса. Формируются мезотрофные травяные и травяно-сфагновые болота, к концу периода часть из них вступает в олиготрофную фазу развития (Елина, Лебедева, 1982; Лебедева, 1983).

В более сухом суббореальном периоде голоцена (4500–2300 л. н.) преобладают березово-сосновые леса; усиливается роль сосновых формаций на различных типах почв. Травяные низинные болота сменяются переходными и верховыми кустарничковыми сфагновыми (Елина, Лебедева, 1982). Верхняя граница леса снижается, что ведет к усилению дифференциации высотных поясов (Sorsa, 1965; Холод, 1994). К концу периода в регион с юга и (возможно) юго-запада массово проникает ель *Picea fennica* и сопутствующие ей виды темнохвойно-таежной флоры; под пологом большинства типов леса формируется покров из эрикоидных кустарничков и зеленых мхов (Лебедева, 1983). К середине субатлантического периода (1200 л. н.) на соответствующих высотах устанавливается господство северотаежных ельников; одновременно прогрессирует заболачивание (Елина, Лебедева, 1982), т. е. формируется растительный покров современного типа. Новейшие мигранты – “южные” синантропные виды – не внедряются в состав естественных ценофлор.

Высокогорья Сальных тундр на протяжении всего голоцена изолированы от других горных массивов облесенными низменностями; формирование их флоры идет лишь за счет контакта с таковой нижележащих поясов гор и предгорий (Толмачев, 1948; Холод, 1994).

Локальная флора (ЛФ) обследованной территории в радиусе 10 км от кордона Пус насчитывает не менее 314 видов, подвидов и устойчивых гибридов сосудистых растений, аборигенная фракция (АФ) – не менее 280 таксонов. Это составляет, соответственно, не менее 51% и 63% от флоры заповедника (620 видов, АФ – 442; Некрасова, 1960; Сыроид, 1980; Аблаева, 1981; Берлина, 1997; Костина, Берлина, 2001; Берлина и др., 2002). Наиболее активные виды ЛФ – *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Solidago lapponica*, *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa* subsp. *montana*, *Juniperus sibirica*, *Betula subarctica*, *Picea fennica*, *Betula nana*, *Carex vaginata* subsp. *vaginata*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *uliginosum*. Набор активных видов подчеркивает северотаежный приатлантический характер флоры, ее положение в пределах Гипоарктического пояса (Юрцев, 1967). Высокая активность *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus* может объясняться древностью соответствующей синузии, сложившейся еще в позднем плиоцене (Миняев, 1963) либо (что вероятнее) в валдайский межстадиал (Холод, 1994) и освоившей широкий спектр экотопов в бореальное-атлантическое время. Этими же причинами может объясняться высокая активность *Betula nana* и *Juniperus sibirica* (Холод, 1994).

Исходные данные, подходы и методы.

В ходе обследования избранной территории на профилях, проложенных через характерные элементы рельефа в различных ландшафтных урочищах, в естественных границах контуров растительности на площади не менее 25 м² выполнялись геоботанические описания; общее число описаний – 794.

После определения гербария описания были введены в базу данных “IBIS 4.1” (Зверев, 1998), сгруппированы и объединены в сводные описания, соответствующие ПФ. Последние понимались нами не только как флоры высотных (под)поясов (Юрцев, 1959; Малышев, 1976), но в “широком” смысле – как флоры характерных экотопов (Юрцев, 1975, 1982; Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, Камелин, 1991). Группирование описаний производилось с учетом не только высотно-поясной структуры ландшафта, но также гидро- и литологических условий: в каждом визуальном намеченном высотном подпоясе выделялись ПФ экотопов с застойным и проточным переувлажнением – болота и берега ручьев; а также (при наличии таковых) ПФ скал и ветроударных северных склонов. Особо были выделены водные ПФ и ПФ нарушенных земель. Данный подход к выделению ПФ доказал свою результативность при анализе ЛФ и ПФ Западносибирской Арктики (Хитун, 1998).

Число первичных описаний в каждом экотопе отражает его представленность в ландшафте, отчасти также маршрутную доступность. Для абсолютного большинства ПФ число описаний превышает 8–10, для экотопов, господствующих по площади, – 30–40.

По результатам кластерного анализа с использованием программы “NTSYS 1.7” наиболее сходные и соседствующие друг с другом в ландшафте флоры из первоначального списка в 29 ПФ были объединены. Пустоши северных склонов объединились с ерниковыми горными тундрами, горно-лесные ключевые болота – с ельниками верхнего горно-лесного “подпояса”,

Таблица 1

Ранжированные семейственно-видовые спектры ЛФ и ПФ предгорий Сальных тундр

№ флоры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Всего видов	314	62	69	40	36	69	71	77	91	70	72	48	57
<i>Poaceae</i>	1–2	3–4	3–5	3–5	7–...	5	5–7	3–6	2–4	4–5	5	5–7	8–10
<i>Cyperaceae</i>	1–2	1	2	2	2	3	5–7	8–13	1	6–8	6–12	3–4	1
<i>Salicaceae</i>	3	8–11	3–5	6–8	4–6	4	2	7	2–4	3	3	11–...	3
<i>Asteraceae</i>	4	5	7	3–5	3	1	3	2	2–4	1–2	1	2	4–7
<i>Rosaceae</i>	5	3–4	10–13	9–...	7–...	6–7	11	8–13	2–4	1–2	2	3–4	4–7
<i>Ranunculaceae</i>	6	<	<	<	<	<	<	<	10–13	<	<	<	<
<i>Juncaceae</i>	7	6	<	6–8	<	8–13	<	8–13	8–9	6–8	<	<	<
<i>Caryophyllaceae</i>	8–10	8–11	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
<i>Betulaceae</i>	8–10	<	6	3–5	4–6	8–13	5–7	3–6	5–7	11–15	6–12	8–10	8–10
<i>Scrophulariaceae</i>	8–10	8–11	8–9	9–...	7–...	6–7	8–10	3–6	5–7	9–10	6–12	5–7	11–...
<i>Ericaceae</i>	11	2	1	1	1	2	1	1	5–7	4–5	4	1	2
<i>Orchidaceae</i>	12	<	<	<	<	8–13	8–10	8–13	10–13	<	6–12	8–10	4–7
<i>Lycopodiaceae</i>	<	8–11	3–5	9–...	<	<	4	3–6	10–13	11–15	6–12	5–7	<
№ флоры	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Всего видов	142	56	111	132	45	106	120	108	95	19	11	74	47
<i>Poaceae</i>	2	4–10	2–3	2	2–4	5	1	2–3	2	4–...	<	1	1
<i>Cyperaceae</i>	1	<	1	1	10–...	1	2–4	1	1	2	1–3	2	10–...
<i>Salicaceae</i>	4–5	2	2–3	5	2–4	2	2–4	5–7	4–5	4–...	<	4–5	<
<i>Asteraceae</i>	4–5	4–10	5–6	5	5–8	6–7	6	5–7	7–13	<	<	4–5	3–5
<i>Rosaceae</i>	3	4–10	5–6	4	5–8	4	2–4	2–3	3	4–...	4–...	<	<
<i>Ranunculaceae</i>	12–...	<	<	8–10	10–...	<	9–10	<	7–13	3	<	<	6–7
<i>Juncaceae</i>	10–11	<	<	8–10	<	<	9–10	11–13	7–13	<	4–...	3	<
<i>Caryophyllaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	8–9
<i>Betulaceae</i>	8–9	3	7	8–10	2–4	6–7	11	8–9	6	4–...	<	7–8	10–...
<i>Scrophulariaceae</i>	8–9	4–10	9–14	6	9	8–12	5	5–7	7–13	<	<	10–11	<
<i>Ericaceae</i>	6	1	4	7	1	3	7–8	4	4–5	<	<	6	6–7
<i>Orchidaceae</i>	7	4–10	8	<	<	<	12–13	8–9	<	<	<	<	<
<i>Lycopodiaceae</i>	<	4–10	9–14	<	5–8	<	<	<	<	<	<	9	<
<i>Polygonaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	2
<i>Brassicaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	3–5
<i>Fabaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	3–5
<i>Potamogetonaceae</i>		<	<	<	<	<	<	<	<	1	1–3	<	<
<i>Sparganiaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	4–...	1–3	<	<

Примечание: Номера флор: 1 – ЛФ; 2 – подпояс моховых тундр; 3 – подпояс лишайниковых тундр; 4 – скалы в тундровом поясе; 5 – тундровые болота; 6 – берега тундровых ручьев; 7 – подпояс ерниковых тундр и пустоши северных склонов; 8 – полоса криволесий; “подпоясы” горно-лесного пояса: 9 – верхний, 10 – средний, 11 – нижний; 12 – основания северных склонов; 13 – горно-лесные болота; 14 – берега ручьев; 15 – увалы, 16 – депрессии шлейфов; 17 – долина реки (без поймы); 18 – берега озер; 19 – долинные болота; 20 – пойма; 21 – бровки берегов озер; 22 – сплавины; 23 – озера; 24 – реки; 25 – карьеры; 26 – кордоны.

приречные болота – с приозерными, берега горно-лесных ручьев – с берегами шлейфовых. Итоговое число списков ПФ составило 25, вкуче с ЛФ – 26. При сравнении флор виды автоматически взвешивались по встречаемости с учетом различного числа первичных описаний в каждой ПФ, что существенно повысило точность результатов.

Таксономический анализ парциальных флор.

Семейственно-видовой спектр ЛФ (таблица 1) по своему характеру промежуточен между спектрами, типичными для Арктической и Бореальной областей (Толмачев, 1974): на 1-м и 2-м местах – *Рoaceae* и *Сyperaceae*; на 3-м и 4-м – *Salicaceae* и *Asteraceae*; на 5-м и 6-м – *Rosaceae* и *Ranunculaceae*, на 7-м – *Juncaceae*. Вхождение *Salicaceae* в первую “четверку” происходит за счет устойчивых двойных и тройных гибридов *Salix*, столь разнообразных в горах Северной Фенноскандии (Elven, Karlsson, 2000). Ранги с 8-го по 10-й наряду с *Caryophyllaceae* и *Scrophulariaceae* делят также *Betulaceae* за счет многочисленных фенноскандских неэндемиков (Цвелев, в печати). Шестое место *Ranunculaceae* в спектре ЛФ обусловлено большим числом редких видов *Ranunculus*, включая эндемичный *R. calvenscens*.

Аналогичные спектры ПФ во многом отличаются от спектра ЛФ. Так, во всех ПФ горнотундрового пояса, а также оснований северных склонов, горно-лесных болот, увалов шлейфов и берегов озер 1-е–2-е места занимают *Ericaceae*, активные в условиях Гипоарктики, но в спектре ЛФ занимающие лишь 11-е место. В ПФ ерниковых тундр и криволесий на 3-е–4-е место выходят *Lycorodiaceae* s. l., что соответствует значительной доле спор плаунов в спорово-пыльцевых диаграммах позднего плейстоцена и пребореала (см. выше).

Salicaceae занимают 2-е либо 3-е места в спектрах ПФ ерниковых тундр, всех горно-лесных ПФ (кроме оснований северных склонов), а также ПФ увалов шлейфов, берегов озер, долинных болот и поймы, на 4-м–6-м месте по берегам ручьев и в большинстве тундровых флор и лишь на 7-м месте в ПФ криволесий, на 8-м–11-м – в ПФ высокогорных моховых тундр. *Betulaceae* достигают 3-го–4-го места в спектрах ПФ скал и тундровых болот за счет общей бедности этих флор (40 и 36 видов); однако 3-е и 5-е место семейства в ПФ соответственно криволесий и ерниковых тундр обусловлено высоким уровнем разнообразия в роде *Betula* (*B. cze-repanovii*, *B. kusmisscheffii*, *B. subarctica*, *B. alpestris*, *B. nana*). Аналогичное справедливо и для ПФ шлейфовых увалов (3-е место), где к 4 видам *Betula* (*B. subarctica*, *B. concinna*, *B. cze-repanovii*, *B. nana*) добавляются 2 вида *Alnus* (*A. incana* и кольский неэндемик *A. kolaensis*). Парадоксальное 4-е место *Salicaceae* и *Betulaceae* в спектрах водных ПФ порождено способностью *Salix lapponum* и *Betula nana* выживать на затонувших сплавинах на фоне общей бедности списков этих флор (соответственно 11 и 19 видов).

Cyperaceae “лидируют” в абсолютном большинстве спектров, хотя в ПФ увалов шлейфов не входят в “десятку”. В то же время, *Рoaceae* не поднимаются выше 3-го места в спектрах горных ПФ (лишь по берегам ручьев – на 2-м), зато занимают 1-е–2-е места в ПФ речной долины (кроме болот), а также нарушенных земель. *Asteraceae* выходят на 1-е–2-е места во всех горно-лесных ПФ (несмотря на неполноту учета многообразия *Hieracium*), а также вдоль тундровых ручьев, но не поднимаются выше 4-го–5-го места в ПФ речной долины.

Rosaceae в большинстве тундровых и долинных ПФ занимают 4-е–6-е (в ерниковых тундрах и криволесьях – даже 8-е–11-е), но в горно-лесных ПФ выходят на 2-е–3-е места. *Caryophyllaceae* входят в “десятку” лишь в моховых тундрах (за счет метаарктических и аркто-альпийских видов *Cerastium* s. l., *Minuartia*, *Arenaria* и *Silene*), а также на кордонах (за счет сорняков). *Scrophulariaceae* достигают 3-го ранга лишь в ерниковых тундрах (за счет одновременного присутствия видов *Pedicularis*, *Melampyrum*, *Euphrasia* и *Bartsia*).

В спектрах водных ПФ 1-е и 2-е места принадлежат *Potamogetonaceae* и *Sparganiaceae*. Флора карьеров по своим пропорциям похожа на ЛФ в целом, но *Juncaceae* в ней поднимаются до 3-го места (против 7-го в спектре ЛФ), *Ericaceae* – на 6-м (против 11-го). ПФ кордонов за счет адвентивных видов выглядит очень “южно”; на фоне других спектров ее пропорции

неестественны: на 2-е место выходят Polygonaceae, на 3-е–4-е – Fabaceae и Brassicaceae, тогда как во всех остальных спектрах данные три семейства не входят в “десятку”.

Кластерный анализ таксономических списков ПФ подтверждает выделение основных высотных поясов растительности. При сравнении списков по критерию максимального сходства Сьеренсена-Чекановского (Юрцев, Семкин, 1980) на дендрограмме сверху вниз выделяется 5 основных кластеров (рис. 2). Первый включает большинство флор речной долины (кроме ПФ берегов озер), связанных на уровне 33–39%. Сюда же тяготеют шлейфовые болота, сходные с приречными, а также ПФ берегов ручьев и верхнего горно-лесного “подпояса”, что аргументирует выделение последнего в качестве отдельной высотно-поясной единицы. Флоры связываются при 40% и включающиеся в общий кластер на уровне 25% сходства. Этим подтверждается наличие флористического обмена между долиной реки и верхним “подпоясом” по долинам ручьев. Так, вдоль последних в верхнюю треть лесного пояса по “теплым” юго-восточным склонам “поднимается” *Maianthemum bifolium*. Вдоль ручьев на склонах разных экспозиций, как и в долине реки, и в верхнем горно-лесном “подпоясе”, обычны *Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Pyrola minor*, *Coeloglossum viride*. Видимо, эти гемибореальные и бореонеморальные (Кучеров, Науменко, 2000) виды расселились вверх по склонам в атлантический период, впоследствии “закрепившись” лишь в условиях повышенной влажности приземного воздуха – вдоль водотоков и близ ключевых болот. Интересно, что *Milium effusum*, обычный в верхней части лесного пояса, не спускается вниз по ручьям и отсутствует в долине реки, что можно объяснить лишь его сниженной конкурентоспособностью на северном пределе: близ верхней границы леса конкурентное давление ослаблено (Кучеров, 2003). Сверху вниз в долину реки проникают *Cicerbita alpina*, *Pedicularis lapponica* и *Salix lanata*. И вдоль реки, и вдоль ручьев, и близ границы леса обычны *Taraxacum repletum*, *Luzula sudetica*, *Saussurea alpina*, *Alchemilla glomerulans*, *Anthoxanthum alpinum*. Для этих гипоаркто- и аркто-альпийских видов ручьи служат “миграционными коридорами” в современных условиях пояснотифференцированного ландшафта (Камелин, 1995; Andersson et al., 2000; Кучеров, 2003). Итак, состав кластера отражает как современные, так и реликтовые черты ПФ.

Второй кластер в диапазоне сходства 28–35% объединяет прочие горно-лесные ПФ, а также ПФ увалов шлейфов (наиболее сходную с флорой нижнего горно-лесного “подпояса”) и приозерных сосняков. Включение в общий кластер – на уровне сходства 23%.

Третий кластер при сходстве 28% объединяет горно-лесные и горно-тундровые болота. Последние более сходны с лесными ПФ, чем с тундровыми (хотя результат не вполне достоверен из-за малого числа описаний). Возможно, флористическая обособленность горных болот являет собой общее, исторически обусловленное явление. Так, при сопоставлении таксоно-

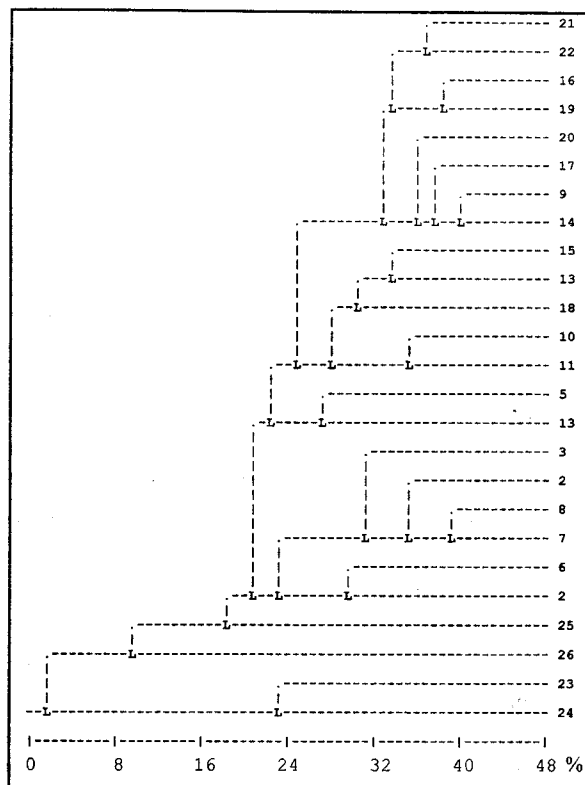


Рис. 2. Дендрограмма максимального сходства ПФ по таксономическому составу (критерий Сьеренсена-Чекановского). Нумерация ПФ соответствует примечанию к таблице 1.

мической структуры ценофлор Алтая, самой обособленной также оказалась флора высокогорных болот (Марина, 1985). Четвертый кластер объединяет (в диапазоне сходства 31–39%) “ядро” гольцовых и подгольцовых ПФ: мохово-лишайниковые скальные, лишайниковые и ерниковые тундры, а также березовые криволесья, сходные с последними. Этим подтверждается точка зрения Т.П. Некрасовой (1938), рассматривавшей ерниковые тундры и криволесья в качестве двух подпоясов подгольцового пояса. Объединение тундровых ПФ с болотными происходит при 23%, включение в общий кластер – при 21% сходства.

Пятый – обособленный – кластер на уровне сходства 30% объединяет ПФ моховых тундр и берегов тундровых ручьев. Вдоль последних нивальные виды (*Salix herbacea*, *Epilobium alpinum*) “спускаются” в низкогорья, а гипоарктомонтанные (*Nardus stricta*, *Baeothryon cespitosum*) “поднимаются” вверх по пологим северным склонам (возможно, это также реликтовая черта в распределении видов, сохранившаяся с атлантической эпохи). Данный кластер включается в общий лишь при 19% сходства. Еще более обособленно стоят флоры нарушенных земель, богатые адвентивным компонентом, а также водные ПФ.

При взгляде на дендрограмму в целом видно, что все ПФ обособлены друг от друга не менее чем на 60%, что подтверждает естественность их выделения.

Широтно-географический анализ парциальных флор.

При сравнении ПФ по соотношению широтных фракций использована региональная система широтных элементов, предложенная для флор Восточной Фенноскандии (Кучеров, Науменко, 2000). Согласно последней, во флоре региона выделяются фракции: арктическая, гипоарктическая, бореальная, бореонеморальная, лесостепная (адвентивная); полизональные виды подразделяются на три фракции – “северную” (аркто- и гипоаркто-неморальную), “южную” (бореально-лесостепную) и панполизональную.

В спектре широтных фракций ПФ (рис. 3А) доминирует гипоарктическая фракция (36%), что типично для флор Кольского п-ова. От нее несколько отстает бореальная (26%), указывая на положение ПФ в пределах северотаежной подзоны. Сходные пропорции и у ПФ карьеров. Гипоарктическая фракция первенствует и во всех спектрах горнотундровых ПФ; наибольший “вес” гипоарктической фракции – в скальных мохово-лишайниковых тундрах (65%), наименьший – в ерниковых (53%; рис. 3Б). Бореальная фракция в тундровом поясе – всюду на втором месте при втрое-вполовину меньшем “весе” (15–31%). Наименьшая доля этой фракции – в моховых тундрах, наибольшая – в ерниковых тундрах и на тундровых болотах. По мере продвижения вниз по склону доля бореальных видов возрастает, но неравномерно (рис. 3В, Г). Так, в ПФ криволесий и верхнего горно-лесного “подпояса” гипоарктическая фракция “перевешивает” бореальную на четверть (42–49% против 31–34%). По берегам ручьев, в нижнем горно-лесном “подпоясе” и при основании северных склонов, а также в ПФ увалов шлейфов, берегов озер, поймы и приречных лесов гипоарктических и бореальных видов примерно поровну ((34)37–40%). В среднем горно-лесном “подпоясе” бореальная фракция активнее гипоарктической. Еще более это выражено в ПФ горно- (почти вдвое – 54% против 28%) и долинно-лесных болот, а также сплавин (45% против 29–33%).

Таким образом, видно, что роль гипоарктической фракции возрастает с увеличением высоты местности. В то же время, на всех высотах ПФ болот в наибольшей степени обогащены бореальными видами. Возможно, это связано с более поздним (позднебореальным – атлантическим – суббореальным) временем формирования этих флор (см. выше).

Бореальные виды преобладают также в спектрах ПФ мелководий озер (47%) и рек (45%; рис. 3А). Одновременно в ПФ рек максимально возрастает роль панполизональных видов, выходящих на 2-е место в спектре (36%). Аналогично, на мелководьях озер 2-го места в спектре достигает полизональная “южная” фракция (21%), панполизональная же – 4-го (11%). За вычетом водных ПФ, панполизональная и полизональная “южная” фракции набирают наибольший (среди естественных флор) “вес” в пойме (по 9% – 4-е место; рис. 3Г) и (“южная” фракция) на сплавинах

(8%). В прочих долинных флорах на долю “южной” фракции приходится лишь 4–7%, в горных же – не более 4% (рис. 3В). Панполизоная фракция в горах набирает “вес” в 5% лишь по берегам ручьев. Сказанное иллюстрирует повышенную “буферность” экологических режимов (около)водных местообитаний, благодаря чему в естественные флоры Субарктики включаются виды с “южным” типом распространения. Однако 3-е место полизоновых “южных” видов в спектре ЛФ (15%; рис. 3А) в большей степени обусловлено флорой кордонов, где фракция лидирует (60%) за счет синантропного компонента. В ПФ карьеров “вес” фракции достигает 11% в силу тех же причин.

Доля арктической фракции (4-е место в спектре ЛФ – 8%; рис. 3А) закономерно снижается с высотой. Наибольший “вес” фракции наблюдается в высокогорных моховых тундрах (15%, как и у бореальных видов; рис. 3Б). Соотношение цифр указывает на гетерохронный генезис этой ПФ, в состав которой вошли как плейстоценовые реликты, пережившие второй максимум валдайского ледникового “на месте”, так и голоценовые мигранты пребореального, бореального и атлантического (8% бореонеморальных видов) времени (Sorsa, 1965; Лебедева, 1983; Холод, 1994; см. выше). В прочих тундровых ПФ доля арктических видов невелика (3–7%, в ерниковых тундрах 1%). Ниже границы леса “вес” арктической фракции снижается от 4% в криволесьях до нуля в нижнем горно-лесном “подпоясе” (рис. 3В); лишь вдоль ручьев (1%) всюду обычна арктоальпийская *Alchemilla glomerulans*. В долинных ПФ доля арктических видов ничтожно мала, либо же фракция не представлена вовсе (рис. 3Г).

Доля полизоновых “северных” (гипоарктогенных) видов всюду невелика, достигая абсолютного максимума в 8% в ПФ скальных тундр, 5–6% – в ПФ ерниковых тундр, криволесий и оснований северных склонов (рис. 3Б,В), которым максимально присущи собственно гипоарктические черты. Во всех прочих наземных ПФ (а также в ЛФ) доля данной фракции колеблется от 2 до 4%. В спектрах водных ПФ фракция не представлена.

В отличие от других фракций, в распределении бореонеморальных видов (4-е место в спектре ЛФ наряду с арктическими – 8%; рис. 3А), как ни парадоксально, не прослеживается высотного тренда, а значит – и закономерностей, обусловленных прямым действием радиационно-термических факторов. Так, в горнотундровом поясе доля бореонеморальной фракции меняется от 8% (!) в моховых тундрах до нуля в лишайниковых, вновь возрастая до 9% в подпоясе ерниковых тундр (рис. 3Б). Скорее всего, отсутствие видов фракции в лишайниковых тундрах при одновременном наличии их в более холодных, но многоснежных и влажных моховых объяснимо лишь сухостью и зимней малоснежностью первых. В горно-лесном поясе бореонеморальная фракция “весит” чуть менее половины от бореальной (13–14% – 3-е место в спектрах; рис. 3В). Меньше всего (9%) соответствующих видов на болотах, где снег отчасти выдувается, а почва сравнительно с окружающим лесом позже оттаивает. В долинных ПФ фракция также находится на 3-й позиции в спектрах (рис. 3Г). Собственно в долине реки (включая пойму), а также в депрессиях шлейфов ее “вес” достигает 11–12%. В обоих случаях летние колебания температуры и влажности приземного воздуха существенно выровнены, а снегонакопление близко к максимально возможному. В прочих долинных ПФ (лесных и нелесных) доля фракции составляет лишь 7–9% (как в моховых и в ерниковых тундрах). Наконец, в ПФ озер “вес” фракции достигает 16% (рис. 3А).

Приведенные факты могут быть объяснены как проявления “закона выравнивания среды”: у границ ареалов виды предпочитают местообитания со сглаженными амплитудами лимитирующих факторов, дабы избежать резких перепадов их значений (Бей-Биенко, 1966; Матвеева, 1998; Кучеров, 2003). В современных условиях Лапландии бореонеморальные виды (реликты атлантической эпохи) удержались лишь на тех экотопах, где иссушающему действию зимних ветров препятствует мощный снежный покров, а амплитуды колебаний температуры и влажности приземного воздуха сужены из-за повышенной влажности почвы; последняя, к тому же, быстрее оттаивает весной. Сходные примеры описаны для неморальных гигрофитов в лист-

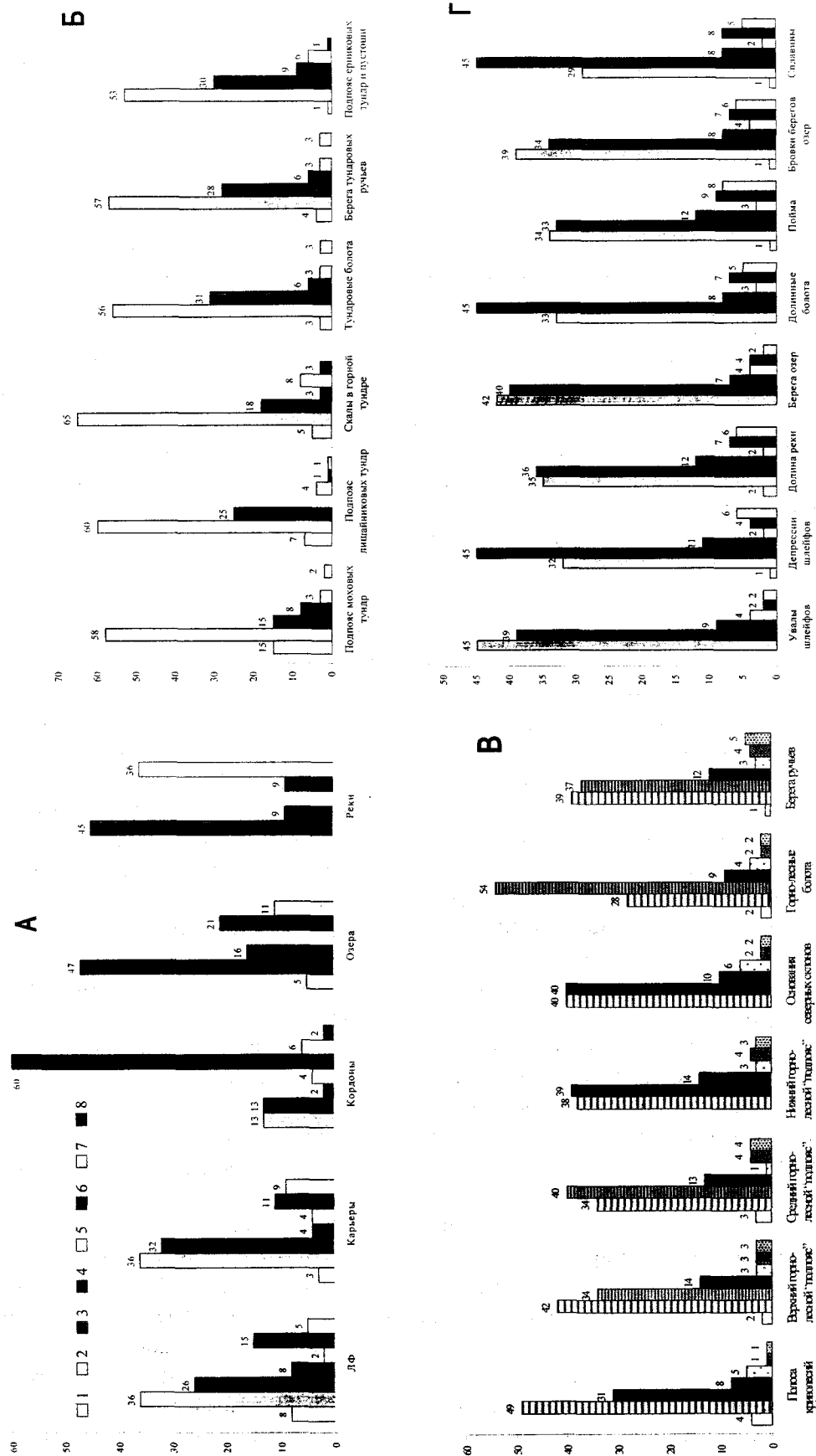


Рис. 3. Соотношение широтных фракций в спектрах ПФ предгорий Сальных тундр.

А – ЛФ, антропогенно-трансформированные и водные ПФ; Б – ПФ горно-тундрового пояса; Г – ПФ долины р. Конья. Наименования ПФ даны по оси абсцисс. Широтные фракции (по: Кучеров, Науменко, 2000): 1 – арктическая; 2 – гипоарктическая; 3 – бореальная; 4 – бореономоральная; 5 – полнотональная "северная"; 6 – полнотональная "южная"; 7 – панполнотональная; 8 – лесостепная (адвентивная).

венных лесах Эстонии (Lippmaa, 1940). Аналогичные виды в Подмоскowie названы Б.А. Юрцевым (личн. сообщ.) “неморальными хионофитами”. В средней тайге Карелии бореонеморальные *Oxalis acetosella*, *Phegopteris connectilis* и *Paris quadrifolia* также тяготеют к приручейным и болотно-травяным ельникам в логах и скрытопроточных понижениях – холодных, но влажных, многоснежных и укрытых от ветра (Кучеров, 2003).

На дендрограмме сходства широтных спектров ПФ (рис. 4) видно, что все лесные ПФ кластеризуются в диапазоне сходства 85–95%. Последовательность включения флор отражает их поясную приуроченность, что обусловлено высотными трендами в распределении доминирующих фракций. Примечательно группирование ПФ долинно- и горно-лесных болот при сходстве 88–96% в отдельный кластер, включающийся в общий лишь при 82% сходства. Флора криволесий уже при 96% сходстве связывается с ПФ ерниковых тундр. В диапазоне 83–87% сходства к ним присоединяются прочие тундровые ПФ, из них флора моховых тундр наиболее обособлена. Тундровые флоры включаются в общий кластер лишь на уровне 64% сходства, водные ПФ – при 45%, флора кордонов – при 38% сходства. Таким образом, структура дендрограммы отражает различия не только между высотными (под)поясами, но и между основными типами растительности – тундровым, лесным, болотным и т. д., – генезису каждого из которых присущи зональные закономерности.

Хориономический анализ парциальных флор.

В основу хориономического анализа ПФ положено изучение ареалов видов по картографическим данным (Vergleichende ..., 1965, 1978, 1992; Hulten, 1971; Hulten, Fries, 1986). При анализе использованы следующие укрупненные фракции: 1) голарктическая (циркумполярные и циркумбореальные виды); 2) амфиатлантическая: собственно амфиатлантические и восточно-американо-евразийские виды; 3) евразийская: собственно евразийские, евразийско-западноамериканские и европейско-(западно)сибирские виды; 4) евросибирско- и европейско-древнесредиземноморская (условно “южные” виды); 5) европейская: в основном североамериканские виды, в том числе финноскандские неэндемики; 6) полирегиональная; адвентивные фракции: 7) древнесредиземноморская; 8) азиатско-американская.

В спектре ПФ первое место занимают голарктические виды (35%), на 2-м с небольшим отрывом – евразийские (28%), на 3-м–4-м – амфиатлантические и европейские (12–14%; рис. 5А). Доля голарктической фракции составляет 33–38% в большинстве долинно- и горно-лесных ПФ (рис. 5В,Г), 38–49% в незаболоченных подгольцовых и гольцовых флорах (рис. 5Б), а также в ПФ карьеров (рис. 5А), 47–53% во флорах болот (рис. 5Б–Г), 53% в ПФ озер и, наконец, 82% (более 4/5 всего спектра) в ПФ рек (рис. 5А).

Во флорах горных тундр и криволесий голарктическая фракция преобладает; “вес” следующей за ней (в большинстве ПФ) евразийской фракции составляет от 2/3 до 3/4 веса

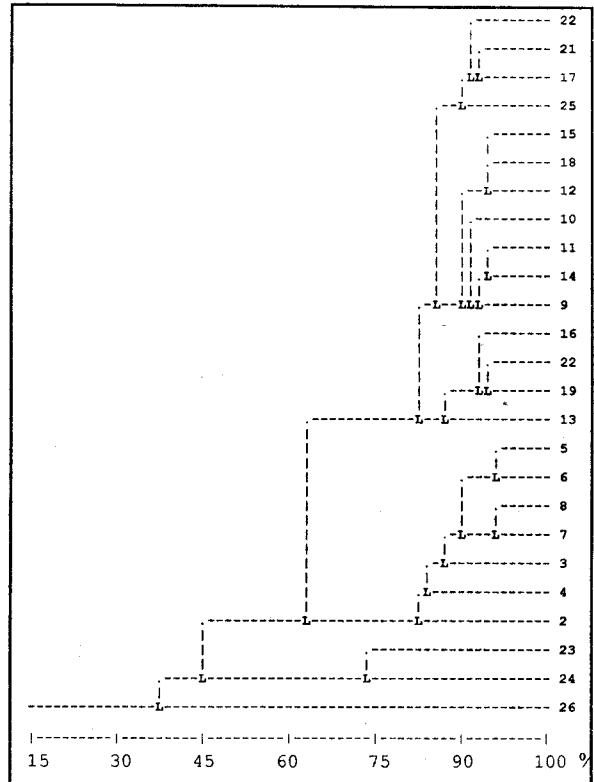


Рис. 4. Дендрограмма максимального сходства ПФ по широтно-географическому составу (критерий Сьеренсена-Чекановского). Нумерация ПФ как на рис. 2.

первой (23–33%). Значительная доля голарктических (преимущественно циркумполярных) видов характерна для большинства тундровых флор – как гольцовых, так и (в еще большей степени, в силу молодости Арктической флористической области) арктических (Толмачев, 1974; Юрцев и др., 1978). В ПФ озер наблюдается еще больший разрыв (53% против 16%), а в речной флоре евразийская фракция вообще отсутствует. Здесь абсолютное преобладание циркумбореальных видов порождено ролью водной среды, во многом сглаживающей даже региональные различия экологических условий. Менее выражено преобладание голарктических видов над евразийскими в ПФ горно-лесных и долинных болот (47–53% против 34–37%), оснований северных склонов (43% против 31%) и карьеров (41% против 33%). Применительно к болотным флорам, соотношение цифр отчасти может быть также объяснено сравнительной “молодостью” болотных типов сообществ (чей возраст сопоставим с таковым арктических) и сравнительным единообразием условий в них (по влажности, кислотности почвы, замедленному ритму ее оттаивания). Однако столь же значимым фактором является и третичный возраст большинства видов, входящих в болотные флоры (Богдановская-Гиенэф, 1946; Миняев, 1985: “древнетаежный элемент”), что могло обусловить голарктическое простираие их (видов) ареалов сугубо в силу правила Виллиса (Толмачев, 1974; и др.). “Древнетаежный” элемент преобладает и во флоре сосняков оснований северных склонов.

Незначительное преобладание голарктических видов над евразийскими в ПФ ерниковых тундр и криволесий (38–39% против 31–35%; рис. 5Б) указывает на раннеголоценовый генезис этих флор в период, когда миграция видов с востока не набрала еще “полную силу”.

В ПФ верхнего горно-лесного “подпояса”, берегов ручьев, долины реки (включая пойму), сплавины и бровок берегов озер доли обеих фракций выравниваются (по (32)34–37(38)%). В нижнем горно-лесном “подпоясе” и на увалах шлейфов евразийская фракция несколько “перевешивает” голарктическую (33–34% и 37–38%). Наконец, в ПФ среднего горно-лесного “подпояса” и берегов озер доля евразийской фракции превышает долю голарктической на четверть (33 и 41–43%), а в ПФ кордонов – более чем вдвое (36 и 15%), что указывает на соответственно недавний (суббореальный?) и новейший генезис этих флор.

В составе евразийской фракции в большинстве ПФ преобладают собственно евразийские виды, на чью долю приходится от 35% до 63% “веса” фракции (в ПФ кордонов – 76%); на 2-м месте – европейско-западносибирские (13–28%). Последние в значительной степени являются позднебореальными мигрантами, и соотношение данных двух элементов отчасти показывает, насколько “омоложен” состав флор в голоцене. В ПФ криволесий, горно-лесных болот, увалов и болот шлейфов, сплавины и бровок берегов озер доли элементов выравниваются (по 29–38%), а вдоль тундровых ручьев “вес” второго элемента достигает 50%, что отражает результаты восходящей экспансии видов в горах в атлантическую эпоху (см. выше). В лишайниковых тундрах выравниваются “веса” евразийского и евросибирского элементов (33–34%). Доля евразийско-западноамериканских видов с древними ареалами меняется от 9% “веса” фракции в верхнем горно-лесном подпоясе до 20% в моховых тундрах. В ПФ озер и тундровых болот эти виды отсутствуют.

Доля европейской фракции составляет 9–16(17)% в абсолютном большинстве естественных и трансформированных ПФ (рис. 5А–Г). В ПФ моховых тундр соответствующая доля снижается до 5%, а во флоре нижнего горно-лесного “подпояса” – возрастает до 21%. В составе водных ПФ европейские виды отсутствуют. Во всех ПФ в составе фракции преобладают северо-европейские виды ((50)60–100%), из них не менее 50–60% составляют северо-фенноскандские неозндемики. Во флорах криволесий, берегов ручьев, верхнего и среднего горно-лесного “подпоясов” до 25–33% “веса” фракции набирают центрально- и северо-европейские виды (*Phleum alpinum*, *Luzula sudetica*, *Dactylorhiza sudetica*, *Melampyrum* spp., *Cicerbita alpina*, etc.); по берегам тундровых ручьев они почти сравниваются с северо-европейскими (57% против 43%). Лишь в ПФ моховых тундр треть фракции приходится на панъевропейский гипоарктомон-

танный элемент, представленный единственным видом – *Cryptogramma crispa*. В других ПФ этот элемент не выражен.

В водных ПФ наибольшей значимости среди всех естественных флор достигает роль евросибирско-древнесредиземноморских и полирегиональных видов (по 9–11%; рис. 5А). В ПФ озер эти фракции имеют такой же “вес”, что и евразийская, и европейская; в совокупности же “вес” всех четырех фракций приближается к таковому циркумбореальных видов. В то же время, в предельно обедненной флоре рек евразийские и европейские виды полностью отсутствуют, и безраздельно господствующим циркумбореальным видам сопутствуют лишь немногочисленные виды “южных” фракций. Это неудивительно: озерные микроэкоотопы намного разнообразнее речных, в том числе и по температурному режиму.

Доля евросибирско-древнесредиземноморских видов исключительно велика в синантропизированной ПФ кордонов (30% – 2-е место после лидирующей евразийской фракции), но роль полирегиональных видов при этом скромна (4%).

На долю амфиатлантической фракции приходится 9–16% в большинстве горнотундровых ПФ и в криволесьях, 9–13% в большинстве горно- и долинно-лесных ПФ (включая озера; рис. 5А–Г), т. е. прослеживается слабая тенденция к снижению доли фракции с уменьшением высоты местности. Однако по берегам тундровых ручьев “вес” фракции составляет лишь 1% (рис. 5Б), в антропогенно-трансформированных ПФ – 2% (рис. 5А), на горно- и долинно-лесных болотах – 4–5%, в нижнем и среднем горно-лесном подпоясе – 6–7% (рис. 5Б,В). Известно, что амфиатлантические связи в составе североευропейских флор отражают позднеплейстоценовые черты их генезиса, протекавшего в условиях миграции видов с северо-запада (Раменская, 1983; Миняев, 1985; Dahl, 1998; и др.), поэтому доля данной фракции отражает скорее черты древности, “омоложенности” соответствующей ПФ. Данное положение подтверждает тот факт, что в большинстве горнотундровых ПФ доля атлантической фракции превосходит таковую европейской (рис. 5Б). Лишь в пойме и по бровкам берегов озер доли этих групп выравниваются. Вероятно, это результат расселения горнотундровых видов вниз по течению с внешними водами (Andersson et al., 2000).

Еще более впечатляют позиции амфиатлантических видов в ПФ моховых тундр, где они выходят на 2-е место в спектре (29%), преобладая над евразийскими и всего на четверть отставая от циркумполярных. Это указывает на древность флоры, а также на ее особый генезис: видимо, представители фракции проникли в регион в позднем плейстоцене либо пережили второй максимум валдайского ледникового на месте (см. выше). Специфика формирования вкупе с характерной локализацией в ландшафте (600–800 м над у. м.) и особенностями режима увлажнения (формирование в поясе облаков, а также в условиях повышенной нивальности) побуждает выделить моховые тундры гор запада Кольского п-ова в отдельную высотно-поясную единицу. Эти сообщества не могут быть отнесены к поясу холодных гольцовых пустынь в силу цельнопокровности (Холод, 1994; см. выше); к тому же, они удовлетворяют критериям выделения тундрового типа растительности (Юрцев, 1991) по набору преобладающих биоморф (см. выше). Исходя из этого, мы предлагаем относить соответствующие тундры к особому регионально выраженному подпоясу горнотундрового пояса, формирующемуся в условиях (суб)атлантического климата. Аналогичные сообщества еще более развиты в горах Западной Фенноскандии (Nordhagen, 1943).

Дендрограмма сходства хориономических спектров ПФ (рис. 6) подтверждает значительную обособленность ПФ моховых тундр ото всех прочих сухопутных ПФ (включение в кластер на уровне сходства 75%); более обособлены лишь водные флоры и ПФ кордонов. Прочие незаболоченные ПФ гольцового пояса кластеризуются в диапазоне сходства 87–93%, болотные (нетундровые) – 92–96%. Объединение их в общий кластер, к которому присоединяется также ПФ тундровых болот, происходит при сходстве 87%.

Одновременно в диапазоне сходства 92–98% происходит независимая кластеризация, с

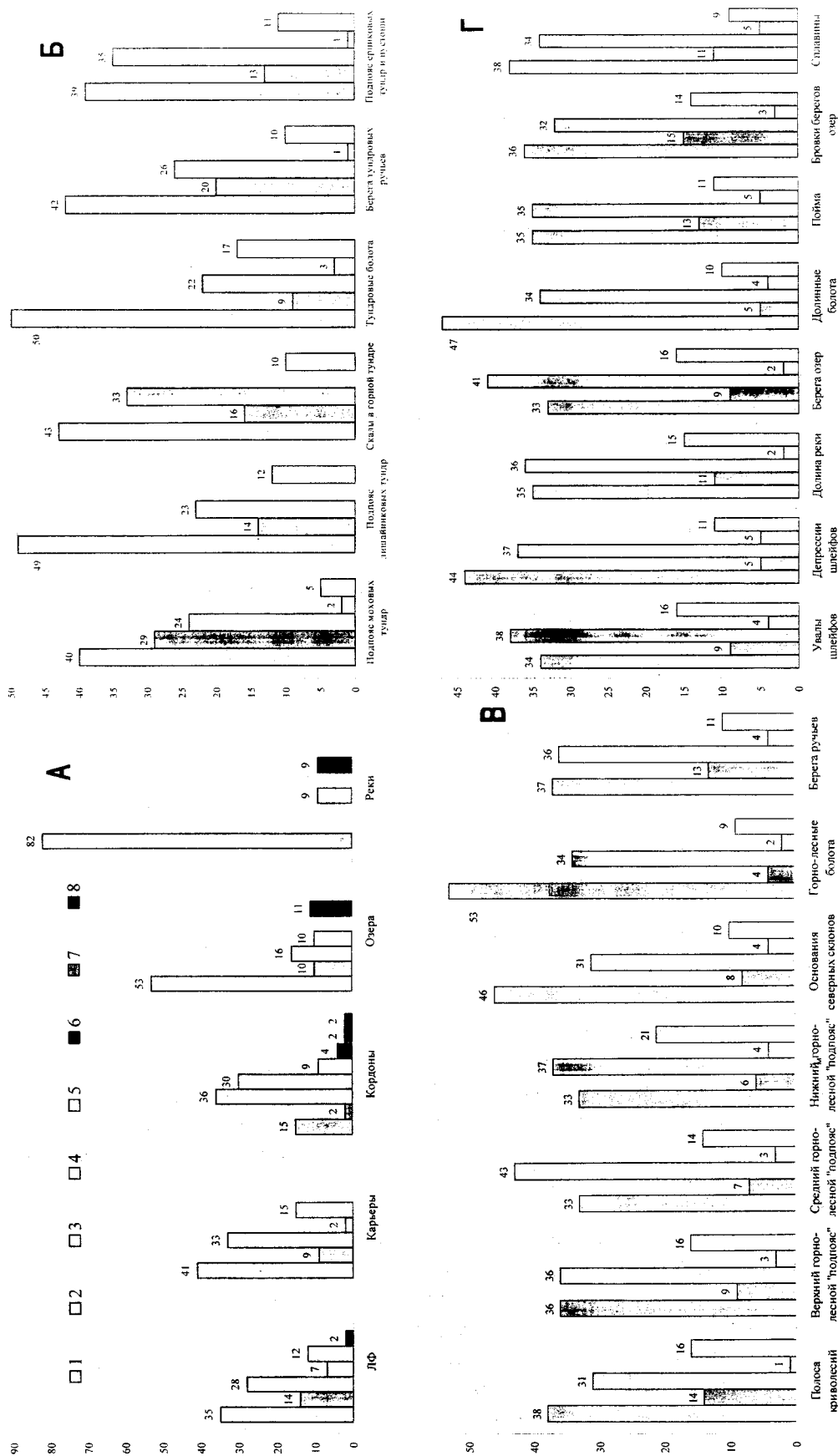


Рис. 5. Соотношение групп хориономорфических фракций в спектрах ПФ предгорий Сальных тундр.

Группы хориономорфических фракций: 1 – голарктическая; 2 – амфиатлантическая; 3 – евразийская; 4 – евроазиатская; 5 – евроазиатская; 6 – евроазиатская; 7 – евроазиатская; 8 – евроазиатская; 9 – евроазиатская.

одной стороны, всех лесных ПФ (генетически бореально-атлантико-суббореальных), с другой – нелесных ПФ речной долины и флор подгольцового пояса (генетически пребореально-раннебореальных). Слияние данных двух кластеров происходит при 89%, объединение с тундровым и болотным кластерами – при 83% сходства. Примечательно, что ПФ лесов оснований северных склонов оказалась более сходна с болотными, нежели с лесными ПФ, что (вкпе со значительной долей участия гипоарктических видов на фоне общей бедности) указывает на более ранний (предположительно, бореальный) ее генезис.

Дендрограмма в целом группирует ПФ по времени их вероятного формирования, отчасти также по типам растительности, но не отражает высотно-поясной дифференциации современного растительного покрова, если только она не обусловлена историческими причинами (как в случае моховых тундр).

Биоморфный анализ парциальных флор.

При анализе биоморфного состава ПФ использована система жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) в модификации Т.Г. Полозовой, апробированная на материале тундровых (Полозова, 1981, 1986) и бореальных (Кучеров и др., 2000) флор.

Биоморфный спектр ЛФ имеет “гипоаркто-таежный” облик (Кучеров и др., 2000): 1-е место занимают длиннокорневищные травы (22%), 2-е – короткорневищные гербоиды (17%), 3-е – рыхлодерновинные и рыхлокустовые граминоиды (11%), 4-е – кустарнички (10%). При этом сумма всех деревянистых биоморф набирает столько же, сколько и “лидеры” спектра (рис. 7А). Почти во всех наземных ПФ доля деревянистых форм превышает таковую в ЛФ и возглавляет спектр: 25–63% против 10–32% длиннокорневищных трав.

В большинстве горнотундровых ПФ доля деревянистых форм достигает 55–63%, лишь в моховых тундрах и вдоль ручьев снижаясь до 25–32%. Более 2/3 от этих величин приходится на кустарнички (19–39%), среди которых преобладают гемипростратные и простратные (12–26%). Доля кустарников при этом меняется от 10% вдоль ручьев до 17% в ерниковых тундрах, что указывает на южнотундровый характер ПФ. В целом преобладание хамефитов (кустарников и/или кустарничков) характерно для тундрового типа растительности (Юрцев, 1991). От 2% до 11% древесных видов в тундрах низкогорий возникает за счет всходов и мелкого подроста из семян, наносимых ветром от границы леса. В моховых тундрах древесные виды отсутствуют, кустарников лишь 5% (рис. 7Б).

В горно-лесных ПФ доля всех деревянистых форм меняется от 27% вдоль ручьев до 41–42% в криволесьях и нижнем “подпоясе”. Доля кустарничков при этом максимальна в криволесьях и при основании северных склонов (23% и 31%), что может указывать на раннеголоценовые черты генезиса соответствующих флор. В среднем кустарничков 12–17%,

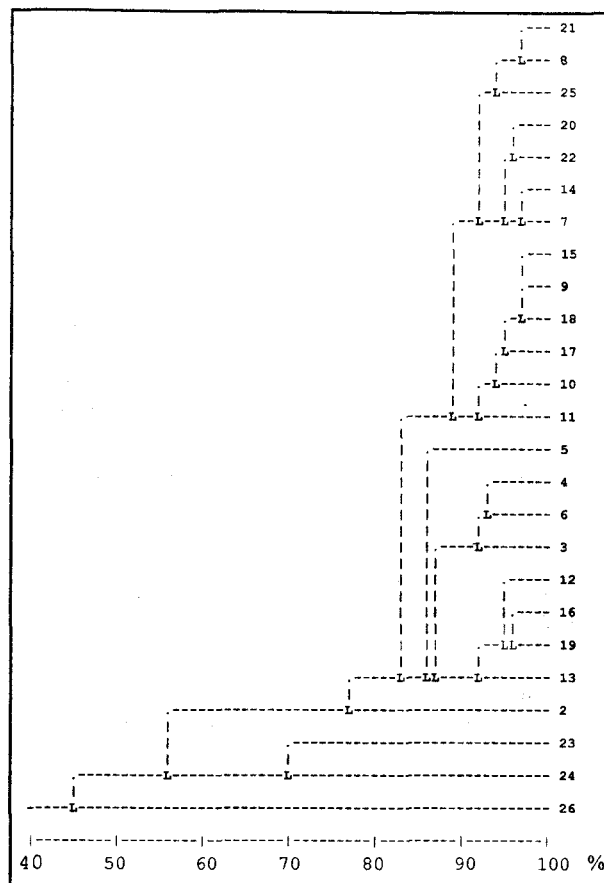


Рис. 6. Дендрограмма максимального сходства ПФ по хориономическому составу (критерий Сьерсенсена-Чекановского). Нумерация ПФ как на рис. 2.

кустарников 10–13% (рис. 7В). Богатство кустарниковых форм – характерная черта фенно-скандских гипоаркто-таежных флор с повышенным разнообразием в родах *Salix* и *Betula* (Кучеров и др., 2000). Максимум среди лесных ПФ (60%) доля деревянистых форм достигает на увалах шлейфов, где наибольшие доли также у деревьев (17%) и кустарников (18%). В то же время, в ПФ долины реки, поймы и сплавин доля длиннокорневищных видов сравнивается с таковой деревянистых либо даже превышает их (25–29% против 23–25%; рис. 7Г).

Роль длиннокорневищных трав повышается также на горно- и долинно-лесных болотах (29–32%; рис. 7В,Г), что связано с особенностями торфяной залежи как субстрата для роста и возобновления. В то же время, в ПФ неотторфованных бровок берегов озер и особенно карьеров наибольших значений достигает доля рыхлодерновинных и рыхлокустовых граминоидов (соответственно 12% и 20%; рис. 7А,Г). Наибольшая доля короткорневищных трав отмечена в ПФ моховых тундр и берегов тундровых ручьев (23%; рис. 7Б), где представители этой биоморфы играют роль “заполнителей мелких регулярных пустот” в моховой тундровой дернине (Ниценко, 1965; Кучеров, Загидуллина, 2001). Во флоре озер доля длиннокорневищных трав достигает 47%, а в ПФ рек – 73% (рис. 7А). На 2-е место (21%) в ПФ озер за счет рода *Potamogeton* выходят столонообразующие травы, чья доля в прочих ПФ не превышает 6–8%. Парадоксальные 11% кустарников во флоре озер порождены способностью *Betula nana* и *Salix larripum* выживать на затонувших сплавинах (см. выше). Примечательно, что в составе собственно водных ПФ нет свободно плавающих трав; лишь в мочажинах долинных болот появляется *Utricularia minor*.

В ПФ кордонов за счет адвентивных видов на 1-е место выходят монокарпики (34%), максимального значения (9%; рис. 7А) достигает также доля стержнекорневых трав; в итоге пропорции ПФ приближаются к таковым аридно-степных флор. В естественных ПФ доля монокарпиков мала и меняется от нуля в водных и ряде тундровых ПФ до 3–4% за счет многолетних Ариасеае, а стержнекорневых видов не более 3% (рис. 7А–Г). Исключение составляют моховые тундры, где доля последней биоморфы достигает 7% (рис. 7Б). Столь значимая доля стержнекорневых видов при одновременных 20% кустарничков, 23% короткорневищных гербоидов и сниженной роли кустарников характерна скорее для гидроморфных вариантов типичных, нежели для южных тундр (Полозова, 1986), что служит дополнительным аргументом для выделения моховых тундр в отдельный высотный подпояс.

Плотнoderновинные травы “набирают” (4)6–8% в тундровых ПФ, а также по бровкам берегов озер, где усилено гипоарктическое влияние (рис. 7Б,Г); в прочих флорах доля этой биоморфы не превышает 2–4%. Доля полукустарничков, почти всюду ничтожно малая (0–1%; рис. 7А–Г), обусловлена единственным видом (*Comarum palustre*), а парадоксальные 5–9% полукустарничков в водных ПФ – общей бедностью этих флор.

На дендрограмме сходства биоморфных спектров ПФ (рис. 8) флоры речной долины (кроме болот), берегов ручьев и верхнего горно-лесного “подпояса” при 91–93% сходства объединяются в единый кластер (как и в случае таксономических спектров; см. выше). При 87–93% сходства кластеризуются и болотные ПФ; одновременно происходит объединение флоры среднего горно-лесного “подпояса” с таковой нижнего (87%). Слияние всех этих кластеров, а также ПФ карьеров наблюдается в диапазоне 78–82% сходства. ПФ моховых тундр и берегов тундровых ручьев объединяются при 84% сходства и включаются в “лесо-болотный” кластер при 75%. Параллельно с этим формируется кластер, объединяющий “гипоарктические” флоры с повышенной долей участия деревянистых форм. ПФ лишайниковых и мохово-лишайниковых скальных тундр объединяются на уровне сходства 89%; флоры увалов шлейфов, берегов озер и ерниковых тундр – в диапазоне сходства 87–91%; ПФ криволесий и лесов подножий северных склонов – также при 89% сходства. Все три кластера, а также тундровые болота, объединяются в диапазоне сходства 76–83%; включение в общую структуру происходит лишь на уровне сходства 70%. Объединение с ПФ кордонов происходит на уровне сходства 49%, наземных флор с водными – на уровне 25%.

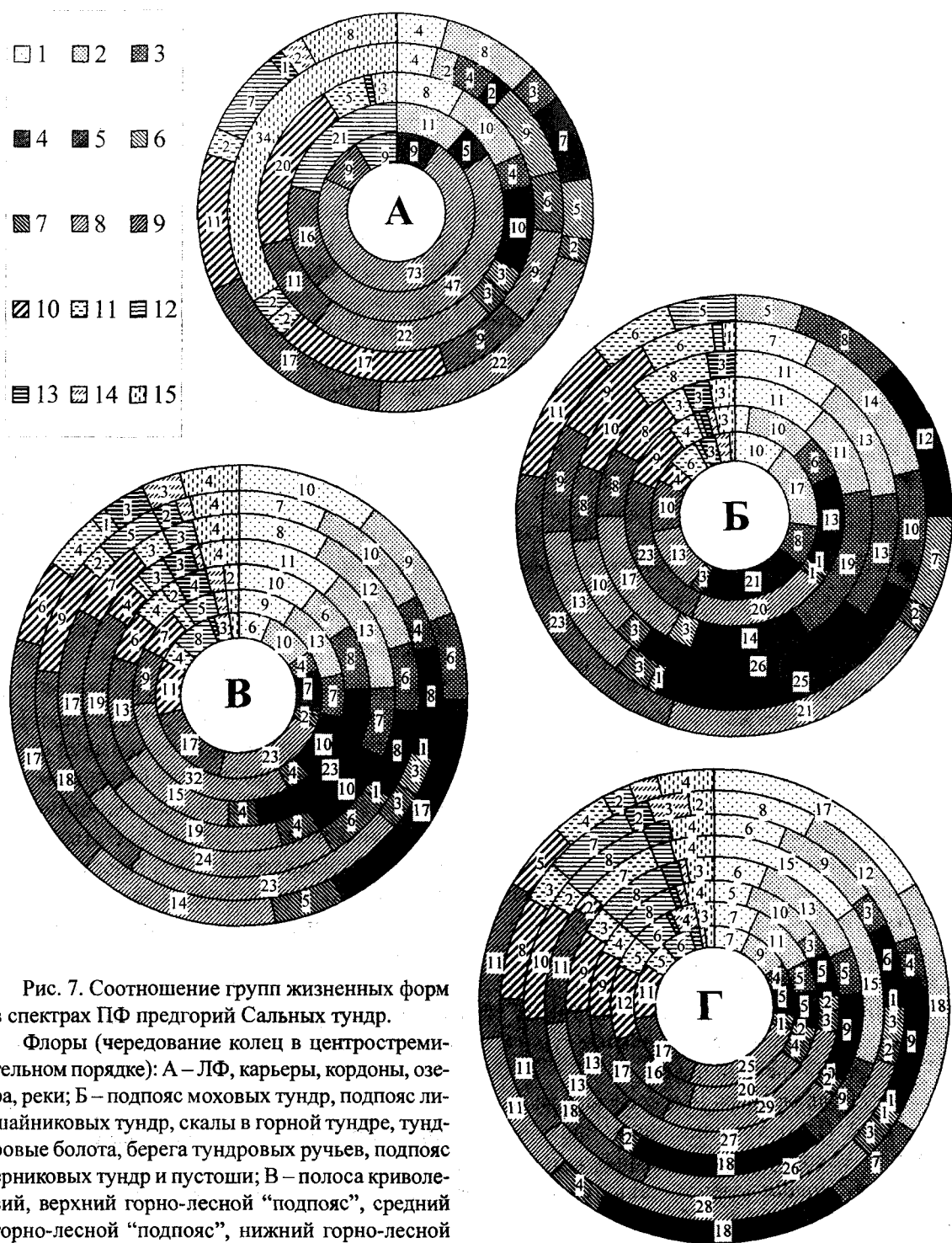


Рис. 7. Соотношение групп жизненных форм в спектрах ПФ предгорий Сальных тундр.

Флоры (чередование колец в центростремительном порядке): А – ЛФ, карьеры, кордоны, озера, реки; Б – подпояс моховых тундр, подпояс лишайниковых тундр, скалы в горной тундре, тундровые болота, берега тундровых ручьев, подпояс ерниковых тундр и пустоши; В – полоса криволинейных, верхний горно-лесной “подпояс”, средний горно-лесной “подпояс”, нижний горно-лесной “подпояс”, основания северных склонов, горно-лесные болота, берега ручьев; Г – увалы шлейфов, депрессии шлейфов, долина реки, берега озер, долинные болота, пойма, бровки берегов озер, сплавины.

Группы жизненных форм: 1 – деревья (включая всходы); 2 – кустарники и стланики; кустарнички; 3 – ортотропные; 4 – гемипростратные и простратные; 5 – полукустарнички; травы: 6 – стержнекорневые; 7 – корнеотпрысковые; 8 – длиннокорневищные; 9 – коротко-корневищные; 10 – рыхлодерновинные и рыхлокустовые; 11 – плотнодерновинные; 12 – столонообразующие; 13 – надземноползучие; 14 – корнеклубневые; 15 – монокарпические.

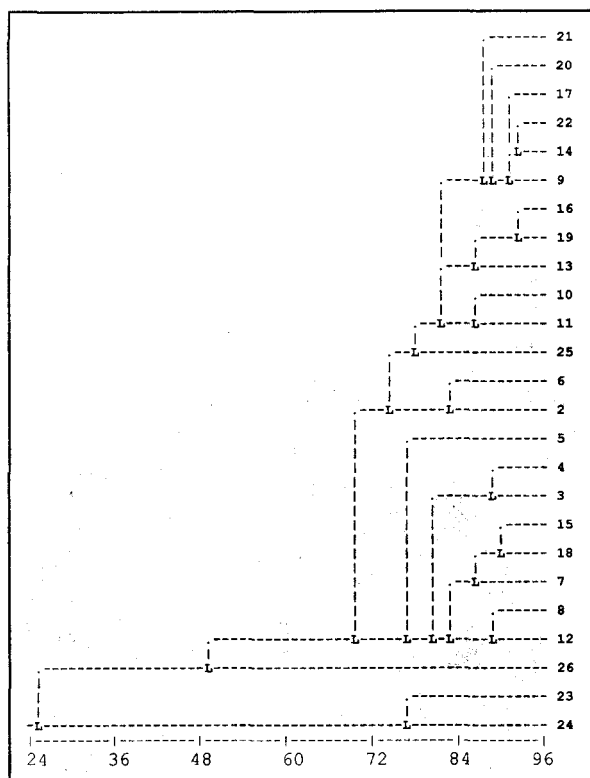


Рис. 8. Дендрограмма максимального сходства ПФ по видовому составу (критерий Сьеренсена-Чекановского). Нумерация как на рис. 2.

заслуживают лишь ранга полос в рамках одного и того же подпояса. В то же время верхний, горно-лесной “подпояс”, помимо физиономических отличий, демонстрирует таксономическую и биоморфную специфичность своей ПФ и действительно может заслуживать соответствующего ранга. Все виды анализа выявляют максимальную степень сходства между ПФ березовых криво-лесий и ерниковых тундр, что подтверждает их отнесение к одному и тому же (подгольцовому) поясу, как это ранее делала Т.П. Некрасова (1938; см. выше). Наконец, высокогорные моховые тундры могут быть выделены в отдельный (верхний) высотный подпояс гольцового (горнотундрового) пояса по признакам широтно-географической, хориономической и (отчасти) биоморфной структуры их флоры. Таким образом, структура высотной поясности растительности в горном массиве Сальные тундры может быть намечена следующим образом:

I. Таежно-лесной пояс.

I.1. Подпояс долинных сосновых лесов.

I.1.A. Полоса зеленомошно-лишайниковых сосновых и приречных травяных березовых лесов в сочетании со сфагновыми болотами с сосной.

I.1.B. Полоса зеленомошных сосново-еловых лесов в сочетании с осоково-сфагновыми болотами с сосной.

I.2. Подпояс горных еловых лесов.

I.2.A. Полоса долгомошно-сфагновых еловых лесов.

I.2.B. Полоса зеленомошных еловых лесов.

I.3. Подпояс горных высокотравных еловых редколесий и реди́н в сочетании с ключевыми болотами.

II. Подгольцовый пояс.

II.1. Подпояс березовых криво-лесий.

Структура парциальных флор и высотная поясность растительности в горном массиве Сальные тундры.

Обобщая результаты проведенного анализа, становится возможным уточнить региональный набор высотно-поясных выделов, в предыдущих разделах намеченных лишь провизорно и нередко заключающихся в кавычки при упоминании. Так, до сих пор в растительности лесного пояса не производилось выделение подчиненных высотно-поясных единиц либо выделялся долинно-лесной (“сосновый”) подпояс в противовес горно-лесному (“еловому”; Зоны ..., 1999; см. выше). Это подразделение подтверждается различиями по признакам таксономической и биоморфной (в меньшей степени – географической) структуры ПФ. Три визуально намеченных “подпояса” горно-лесного пояса обладают различной степенью обособленности. Нижний и средний “подпояса” все же оказались достаточно близки друг к другу по признакам структуры ПФ. Различия между ними в значительной степени носят лесотипологический характер, и соответствующие высотно-поясные единицы

II.2. Подпояс низкогорных кустарниковых (ерниковых, ивняковых) тундр.

III. Гольцовый (горнотундровый) пояс.

III.1. Подпояс низко- и среднегорных кустарничково-лишайниковых тундр.

III.2. Подпояс высокогорных травяно-кустарничково-моховых тундр.

Выводы.

1. Пропорции парциальных флор могут существенно отличаться от таковых ЛФ.

2. Сопоставление спектров ПФ уточняет высотно-поясную структуру ландшафта.

3. В структуре ПФ могут быть прослежены черты, соответствующие различным этапам формирования послеледниковых флор. При этом результативен анализ всех типов спектров, будь то таксономические, географические или биоморфные; особенно эффективен параллельный анализ разнотипных спектров.

4. Анализ спектров выявляет внутриландшафтные “миграционные коридоры”, по которым происходит либо происходил в прошлом обмен флористическими элементами между разными ПФ.

5. Внутриландшафтное распределение некоторых групп видов, считающихся зонально обусловленными, может напрямую контролироваться иными факторами, нежели зональность и климат, хотя опосредованное действие последних все равно сохраняется.

6. На фоне спектров естественных ПФ отчетливо выступает специфика антропогенных влияний, нередко полностью преобразующих структуру флоры.

Благодарности.

Авторы признательны администрации и коллективу сотрудников Лапландского заповедника за помощь и поддержку при проведении полевых исследований, В.А. Бакалину (ПАБСИ РАН) за участие в полевых работах и полевое определение мохообразных, Н.Н. Цвелеву, Т.В. Егоровой, А.Е. Бородиной-Грабовской, Л.И. Крупкиной, О.В. Ребристой, Б.А. Юрцеву, В.В. Петровскому, В.В. Никитину, Л.В. Аверьянову, А.Н. Сенникову (БИН РАН) за определение критических гербарных сборов, Н.Н. Цвелеву также за предоставление неопубликованного ключа для определения рода *Betula*, А.А. Звереву (ТГУ) за предоставление операционной оболочки базы данных “IBIS”, С.С. Холоду (БИН РАН) за ценные консультации в процессе написания работы, С.В. Дегтевой (ИБ КомиНЦ РАН) и О.В. Хитун (БИН РАН) за организационную помощь при подготовке выступления на Совещании по сравнительной флористике.

Работа поддержана грантом РФФИ № 99-04-49585 и стипендией Германской службы академических обменов (DAAD) 2001 г.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаева З.Х. Дополнительный конспект видов флоры Лапландского заповедника // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. – М., 1981. – С. 5–19.

Арманд А.Д., Арманд Н.И. Мурманская область // Последний ледниковый покров на северо-западе европейской части СССР. – М., 1969. – С. 255–267.

Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип // Журн. общей биологии, 1966. – Т. 27, № 1. – С. 3–11.

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные). – СПб., 1991. – 206 с.

Берлина Н.Г. Сосудистые растения Лапландского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. – М., 1997. – Вып. 64. – 58 с.

Берлина Н.Г., Костина В.А., Кучеров И.Б., Чепиного В.В. Новые дополнения к флоре Лапландского биосферного заповедника (Мурманская обл.) // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2002. – Т. 107, вып. 6. – С. 57–59.

Богдановская-Гиензф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л., 1946. – Вып. 2. – С. 425–468.

Водопьянова Н.С. Растительность Путорана // Флора Путорана. – Новосибирск, 1976. – С. 11–31.

Грибова С.А. Кольские кустарниковые и кустарничковые тундры // Растительность Европейской части СССР. – Л., 1980. – С. 62–69.

Елина Г.А., Лебедева Р.М. Голоценовая динамика ландшафтных зон Северо-Запада европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М., 1982. – С. 148–162.

Зверев А.А. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы "IBIS" // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. – СПб., 1998. – С. 284–288.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта для высших учебных заведений. М 1:8 000 000. – М., 1999.

Камелин Р.В. Происхождение темнохвойной тайги: гипотезы и факты // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. – Барнаул, 1995. – С. 5–29.

Костина В.А., Берлина Н.Г. Очерк флоры Лапландского государственного биосферного заповедника (Мурманская область) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 12. – С. 94–100.

Куваев В.Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. – Л., 1980. – 264 с.

Куваев В.Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. – М., 1985. – 78 с.

Кучеров И. Б. Географическая изменчивость ценоотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии, 2003. – Т. 64, № 6. – С. 478–498.

Кучеров И.Б., Загидуллина А.Т. Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию // Журн. общей биологии, 2001. – Т. 62, № 5. – С. 410–424.

Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Полозова Т.Г. Структура флоры заповедника "Кивач" в контексте сравнения локальных флор на широтном профиле Восточной Финляндии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. – СПб., 2000. – С. 63–83.

Кучеров И.Б., Науменко Н.И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Финляндии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. – СПб., 2000. – С. 37–62.

Кучеров И.Б., Улле З.Г., Безодов А.Г., Сенников А.Н. Флористические находки в верховьях р. Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 2. – С. 98–112.

Лебедева Р.М. История развития растительности Кольско-Карельского региона в четвертичный период // Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. – Л., 1983. – С. 176–182.

Малышев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. – М.-Л., 1968. – 281 с.

Малышев Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. – Новосибирск, 1976. – С. 163–186.

Марина Л.В. Сравнительный анализ экологофлористической структуры флор речных бассейнов (Восточный Алтай) // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 12. – С. 1658–1664.

Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. – СПб., 1998. – 220 с.

Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций (по материалам исследований чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве) // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. – М.-Л., 1963. – Вып. 4. – 262 с.

Миняев Н.А. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры Северо-Запада европейской части СССР в связи с ее охраной. – Л., 1985. – 53 с. (Рукопись на каф. ботаники СПбГУ.)

Мишкин Б.А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. – М.-Л., 1953. – 114 с.

Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского гос. заповедника. – М., 1938. – Вып. 1. – С. 7–176.

Некрасова Т.П. Видовой состав флоры цветковых и высших споровых Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. – М., 1960. – Вып. 4. – С. 127–188.

Никонов А.А. Развитие рельефа и палеогеография антропогена на западе Кольского полуострова. – М.-Л., 1964. – 184 с.

Ниценко А.А. О фитоценотипах // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 6. – С. 797–810.

Огуреева Г.Н. Структура высотной поясности растительности гор Южной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983. – Т. 88, вып. 1. – С. 66–77.

Петроченко Ю.Н., Водопьянова Н.С., Иванова М.М. Растительность // Высокогорная флора Станового нагорья. – Новосибирск, 1972. – С. 21–35.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах таймырской тундры / Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. – М., 1981. – С. 265–281.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. – Л., 1986. – С. 122–134.

- Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. – Л., 1983. – 216 с.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. – М., 1962. – 378 с.
- Сочава В.Б.* Вопросы флорогенеза и филоценогенеза манчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л., 1946. – Вып. 2. – С. 283–320.
- Сочава В.Б.* Горные тундры // Растительный покров СССР. – М.-Л., 1956. – Т. 1. – С. 82–113.
- Стрелков С.А.* Морфоструктуры северо-восточной части Балтийского щита и основные закономерности их формирования // Палеогеография и морфоструктуры Кольского полуострова. – М., 1973. – С. 5–80.
- Сыроид Н.А.* Новые данные о флоре Чуна-тундры // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. – Апатиты, 1980. – С. 83–86.
- Толмачев А.И.* Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн., 1948. – Т. 33, № 2. – С. 161–180.
- Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темной хвойной тайги. – М.-Л., 1954. – 156 с.
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. – Л., 1974. – 244 с.
- Хитун О.В.* Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (п-ова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. – СПб., 1998. – С. 173–201.
- Холод С.С.* Сложение и условия формирования неоднородного растительного покрова горных тундр Лапландского заповедника (Кольский полуостров) // Бот. журн., 1994. – Т. 79, № 9. – С. 73–86.
- Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. – М., 1977. – 200 с.
- Цвелев Н.Н.* Береза – *Betula* L. // Флора Восточной Европы. – Т. 11. (В печати).
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1995. – 991 с.
- Юрцев Б.А.* Высокогорная флора горы Сокуйда и ее место в ряду горных флор арктической Якутии // Бот. журн., 1959. – Т. 44, № 8. – С. 1171–1177.
- Юрцев Б.А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. – М.-Л., 1966. – 94 с.
- Юрцев Б.А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн., 1975. – Т. 60, № 1. – С. 69–83.
- Юрцев Б.А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982. – Т. 87, № 4. – С. 3–22.
- Юрцев Б.А.* Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 1. – С. 30–41.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. – Пермь, 1991. – 80 с.
- Юрцев Б.А., Семкин Б.И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 12. – С. 1706–1718.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. – Л., 1978. – С. 9–104.
- Andersson E., Nilsson C., Johansson M.E.* Plant dispersal along boreal rivers and its relation to the riparian flora // J. Biogeogr., 2000. – V. 27, № 5. – P. 1095–1107.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.M., Makarova I.N.* Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist, 1996. – V. 99, № 2. – P. 137–169.
- Dahl E.* The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). – Cambridge, 1998. – 297 p.
- Diereen K.* Vegetation Nordeuropas. – Stuttgart, 1996. – 838 S.
- Elven R., Karlsson T.* *Salix* L. // Flora Nordica. – Stockholm, 2000. – V. 1. – P. 117–188.
- Hulten E.* Atlas över växternas utbredning i Norden. – Stockholm, 1971. – 531 s.
- Hulten E., Fries M.* Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. – Königstein, 1986. – 1172 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M.* Checklist of mosses of the former USSR // Arctoa, 1992. – V. 1. – P. 1–85.
- Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N.* Checklist of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // Arctoa, 1992. – V. 1. – P. 87–127.
- Lippmaa T.* A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest // Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuens., 1940. – V. 6, fasc. 4. – S. 1–56.
- Nordhagen R.* Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Mus. Skr., 1943. – V. 22. – 607 S.
- Sorsa P.* Pollenanalytische Untersuchungen zur spetquartern Vegetations- und Klimaentwicklung in ostlischen

Nordfinnland // Ann. Bot. Fenn., 1965. – V. 2. – P. 301–413.

Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora / Meusel H., Red. Bd 1. – Jena, 1965. – 258 s.; – Bd 2. – Jena, 1978. – 419 s.; – Bd 3. – Jena, 1992. – 333 s.

SUMMARY

The paper presents the results of comparative analysis of taxonomic, latitudinal, chorological, and life-form structure of 25 partial floras (PF; i.e. floras of analogous meso-scale level ecotopes within different altitudinal belts of a given landscape) of the Salotunturi Mts. foothills and the Konya R. valley (Lapland Biosphere Reserve; Western Kola Peninsula, Russia). The PF differ both from each other and from that of the local flora of the study area (LF) in the ranks of several families (Ericaceae, Salicaceae, Betulaceae) in the familiar-specific spectra, the relative proportions of boreal and hypoarctic species, the role of shrubs and dwarfshrubs. The distribution of boreal-nemoral species appears to be dependent upon snow accumulation and soil humidity level rather than altitudinal level, which can be explained as an implication of the general law of “preference for non-varying environments” to the relicts of the Atlanticum in the Subarctic. Comparing the PF spectra specifies the altitudinal zonation of the study landscape and reveals the ancient features which refer to the corresponding stages of formation of post-glacial floras. As a result, the adjusted system of altitudinal zonation of vegetation is proposed for the Salotunturi Mts. Several sub-belts can be distinguished within the boreal-forest belt. The PF of high-alpine moss tundras is peculiar of the maximal proportion of the arctic species, the co-dominance of the circumpolar and the amphi-atlantic plants, and the increased role of tap-rooted forbs, the facts which reflects the late-Pleistocene characters of genesis of this flora and proves its distinction as a separate sub-belt of the mountain-tundra belt. Whereas the Fennoscandian Praeboreal features like those of the increasing role of Lycopodiaceae and the slight prevalence of the Holarctic fraction over the Eurasian one can be traced in the proper spectra of dwarf-birch tundras and birch elfin mountain woodlands. The results of the analysis reveal the intra-landscape dispersal channels which make for the exchange of floristic elements between different PF, like that of species exchange between the upper montane-forest sub-belt and the Konya R. valley along the montane streams. The structure of a natural flora is subject to profound change under man's impact which promotes invasions of southern elements.