С. С. ХОЛОД

ОПЫТ АНАЛИЗА КРУПНОМАСШТАБНОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ

Крупномасштабное геоботаническое картографирование предполагает исследование состава, строения растительных сообществ, их пространственного сопряжения и функциональной связи между ними, зависимости от абиотических условий. По совокупности таких характеристик можно судить о структуре растительного покрова. В этом смысле понятие структуры несколько шире, чем принято в литературе (Грибова, Исаченко, 1972, и др.). Отметим, что структура как многозначное научное понятие включает в себя не только характеристики взаиморасположения элементов внутри объекта, но в конечном счете и их связи, которые характеризуют устойчивость и целостность его как системы (Овчинников, 1969).

Изучение структуры растительного покрова на надценотическом уровне имеет большую историю. Не приводя подробного перечня публикаций, основная часть которых указана в работе С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко, отметим, что ряд исследователей связывали морфологические признаки растительного покрова, в первую очередь особенности взаиморасположения элементов, с генетической преемственностью и функциональной связью между ними (Нешатаев, 1960; Рачковская, 1963; Гуричева, 1965; Исаченко, 1967; Мазинг, 1973).

В большинстве работ геоботаников, посвященных данному вопросу, целостность фитоценохор, или территориальных единиц растительного покрова (в дальнейшем — ТЕ), обосновывается общностью какого-либо абиотического фактора: градиента степени увлажненности в микропоясных экологических рядах долин ручьев (Гуричева, 1965) и приозерных котловин (Исаченко, 1967), гидрогеологических условий в депрессиях пустынь (Востокова, 1967), преемственностью в развитии форм микрорельефа в комплексах пустынь (Рачковская, 1963), геоморфологической целостностью пойменных массивов в речных долинах (Прокопьев, 1984). Безусловно, связь элементов внутри любой ТЕ в какой-то мере определяется факторами физико-географической дифференциации территории. Но в то же время растительность, являясь компонентом или блоком геосистемы, выступает как фактор ее стабилизации и саморегуляции (Сочава, 1968). Организация растительного покрова, проявляющаяся в его структуре, и в первую очередь в образовании ТЕ, не есть отражение геоморфологических, литологических и других физико-географических факторов. По всей видимости, в растительном покрове, рассматриваемом как совокупность ТЕ, проявляются механизмы регуляции и саморегуляции, которые создают оптимальную пространственную структуру покрова, способствующую его наибольшей устойчивости. Одним из путей раскрытия подобных механизмов является изучение морфологии растительного покрова, т. е. характера сложения пространства различными ТЕ. При картировании мы имеем возможность оперировать в первую очередь геометрическими признаками, которые дают косвенную информацию о функциональном состоянии растительного покрова. В то же время функциональные связи могут познаваться целым рядом других методов, в первую очередь при стационарных исследованиях.

Ниже дается анализ крупномасштабной геоботанической карты, составленной для ключевого участка, расположенного в Западной Чукотке в средней полосе субарктических тундр (Александрова, 1977) или в южном варианте подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). Фрагмент этой карты приводится на рис. 1 (вклейка между с. 32—33).

Легенда построена по структурно-типологическому принципу. Картируемыми категориями являются ТЕ, разграниченные на самом высшем уровне по признаку гомогенности—гетерогенности и сгруппированные далее по типологическим категориям в соответствии с классификацией фитоценозов (для гомогенной растительности) и по типам структур (комплексы, микропоясные экологические ряды, неупорядоченные структуры, сочетания) — для гетерогенной растительности. В легенде территориальные единицы представлены как типологическими, так и индивидуальными категориями; последнее связано с неповторимостью на изученном ключевом участке сложных единиц уровня мезокомбинаций.

ФРАГМЕНТ ЛЕГЕНДЫ

ТУНДРОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Сообщества с преобладанием гипоарктических гемипростратных кустарников, кустарничков, мхов и кочкообразующих трав

Кустарничково-мохово-влагалищнопушицевые кочкарные тундры с участием Carex lugens и Betula exilis

1. Ивнячково-ерничково-мохово-влагалищнопушицевые (*Eriophorum vaginatum*, *Aulacomnium turgidum*, *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*) тундры на водораздельных плато и подгорных шлейфах.
2. Кустарничково-арктагростисово-мохово-влагалищнопушицевые (*Eriophorum vaginatum*, *Arctagrostis arundinacea*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Dicranum congestum*, *D. elongatum*) тундры на седловинах, террасах и пологих приречных увалах.
3. Блестящеосоково-ерничково-ивнячково-мохово-влагалищнопушицевые (*Eriophorum vaginatum*, *Dicranum elongatum*, *Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Cassiope tetragona*, *Carex lugens*) тундры в верхних частях подгорных шлейфов.
4. Зеленомошно-сфагново-ивнячково-влагалищнопушицевые (*Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Sphagnum nemoreum*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus intermedius*) тундры в ложбинах стока подгорных шлейфов и водораздельных плато.

Блестящеосоковые тундры

5. Ерничково-ивнячково-голубично-мохово-блестящеосоковые (*Carex lugens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Salix pulchra*, *Betula exilis*) тундры на покатых седловинах и водораздельных плато.
6. Сетчатоивково-мохово-блестящеосоковые (*Carex lugens*, *Drepanocladus revolvens*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Salix reticulata*, *Cassiope tetragona*, *Saxifraga hirculus*, *Lagotis minor*) тундры на террасах склонов и на подгорных шлейфах.

Гипоарктокустарничковые тундры с участием Betula exilis

8. Ивнячково-ерничково-мохово-багульниковые (*Ledum decumbens*, *Hylocomium alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, *Betula exilis*, *Salix pulchra*) тундры на водораздельных плато и хорошо увлажняемых пологих склонах.

Кассиоповые тундры

10. Блестящеосоково-мохово-кассиоповые (*Cassiope tetragona*, *Hylocomium alaskanum*, *Carex lugens*, *Aulacomnium turgidum*) тундры на подгорных шлейфах и пологих склонах северной экспозиции.
11. Дриадово-диапенсиево-мохово-кассиоповые (*Cassiope tetragona*, *Hylocomium alaskanum*, *Diapensia obovata*, *Dryas punctata*) тундры на нагорных террасах.

Мохово-ерничковые тундры

12. Голубично-багульниково-зеленомошно-ерничковые (*Betula exilis*, *Hylocomium alaskanum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) тундры на торфяных полосах подгорных шлейфов и берегов ручьев.

Сообщества с преобладанием арктоальпийских простратных кустарничков, подушковидных трав и лишайников

Дриадовые тундры

13. Эпилитнолишайниково-разнотравно-дриадовые (*Dryas punctata*, *Saxifraga funstonii*, *Silene stenophylla*, *Umbilicaria proboscidea*, *Asahinea chrysantha*) тундры на плоских вершинах сопок.
14. Петрофитноразнотравно-дриадовые (*Dryas punctata*, *Carex rupestris*, *Oxytropis czukotica*) тундры на седловинах сопок и плато.

ГИПОАРКТОКУСТАРНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Заросли ивы Крылова

17. Заросли *Salix krylovii* с *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum* по берегам ручьев.

Заросли ивы красивой

20. *Заросли Salix pulchra* с *Carex stans*, *Betula exilis*, *Drepanocladus uncinatus* в низовьях ручьев.

БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

24. Красивоивово-гипново-прямостоящеосоковые (*Carex stans*, *Calliergon sarmentosum*, *Salix pulchra*) болота в поймах ручьев.

КОМПЛЕКСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Комплексы с преобладанием ассоциаций дриадовых тундр щебнистых субстратов вершин и седловин гор и нагорных террас с преимущественным развитием биоморф простратных кустарничков и подушковидных кустарничков и трав

Комплексы сообществ хионофобных местообитаний

26. Петрофитноразнотравно-дриадовые на плоских щебнистых бугорках (60 %) и арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-дриадовые (*Dryas punctata*, *Hylocomium alaskanum*, *Cetraria cucullata*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*) в ложбинках (40 %).
27. Петрофитноразнотравно-дриадовые на плоских щебнистых бугорках (60 %) и ивнячково-ерничково-мохово-багульниковые в ложбинках (40 %).
28. Арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-дриадовые на плоских щебнистых бугорках (60 %) и ивнячково-ерничково-мохово-багульниковые в ложбинках и ячеях (40 %).
29. Ивнячково-ерничково-мохово-багульниковые на мелкоземистых полосах (55 %) и разреженные дриадово-лишайниковые (*Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Dryas punctata*) группировки на каменистых полосах (45 %).

Комплексы сообществ гемихионофитных местообитаний

30. Диапенсиево-рододендроново-лишайниково-дриадовые (*Dryas punctata*, *Rhododendron parvifolium*, *Diapensia obovata*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis*) на сухих каменистых полосах (55 %) и блестящеосоково-мохово-кассиоповые на влажных мелкоземистых полосах (45 %).
31. Арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-дриадовые на плоских щебнистых бугорках (70 %) и блестящеосоково-мохово-кассиоповые в ложбинках (30 %).

Комплексы с преобладанием ассоциаций влагалищнопушицевых и гипоарктокустарничковых тундр с преимущественным развитием биоморф кочкообразующих трав и гемипростратных кустарничков подгорных шлейфов и пологих склонов плато

Комплексы сообществ зон транзита материала

33. Мохово-лишайниково-багульниково-кассиоповые на каменистых полосах (50 %) и ивнячково-ерничково-мохово-влагалищнопушицевые на влажных суглинистых полосах (50 %).

Комплексы сообществ умеренно дренированных местообитаний краевых частей плато

36. Сизоивово-дриадово-мохово-голубичные (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Dryas punctata*, *Salix glauca*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium alaskanum*) на щебнисто-мелкоземистых полосах (75 %) и разреженные разнотравные группировки (*Rhodiola atropurpurea*, *Festuca brachyphylla*, *Silene stenophylla*, *Crepis nana*) на суглинистых полосах (25 %).
37. Сетчатоивково-мохово-блестящеосоковые на щебнисто-мелкоземистых влажных полосах (75 %) и разреженные разнотравные группировки (*Festuca brachyphylla*, *Silene stenophylla*, *Saxifraga cernua*) на суглинистых полосах (25 %).

Комплексы с преобладанием ассоциаций болотного типа растительности зон аккумуляции влаги с преимущественным развитием биоморф сфагновых мхов и гигрофильных трав

39. Красивоивово-прямостоящеосоково-сфагновые мочажин (75 %) и ивнячково-ерничково-мохово-багульниковые торфяных бугров (25 %).

МИКРОПОЯСНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ

Микропоясные экологические ряды сообществ тундрового и гипоарктокустарникового типов растительности, определяемые градиентом увлажненности

Микропоясные экологические ряды застойного увлажнения

40. Микропоясный экологический ряд сообществ пойм ручьев: 1 — сетчатоивково-мохово-блестящеосоковые; 2 — сетчатоивково-хвощово-шерстистоивовые (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *Equisetum arvense*, *Salix reticulata*); 3 — красивоивово-мохово-прямостоящеосоковые.

Микропоясные экологические ряды сообществ тундрового, болотного, гипоарктокустарникового и нивальнолуговинного типов растительности, определяемые градиентом нивальности

Микропоясные экологические ряды сильной степени заснеженности

45. Обобщенный микропоясный экологический ряд сообществ склонов водораздельных плато северо-восточной и восточной экспозиций: 1 — сфагново-зеленомошно-ерниково-крыловоивовые; 2 — полярноивково-ногоплодниковоосочковые (*Carex podocarpa*, *Salix polaris*); 3 — разнотравно-полынные (*Artemisia arctica*, *Carex tripartita*, *Oxyria digyna*); 4 — хионофитные злаково-разнотравные группировки (*Artemisia arctica*, *Oxyria digyna*, *Phippsia algida*, *Poa paucispicula*); 5 — красивоивово-гипново-прямостоящеосоковые; 6 — ерничково-ивнячково-голубично-мохово-блестящеосоковые; 7 — красивоивово-прямостоящеосоково-сфагновые (*Sphagnum obtusum*, *S. squarrosum*, *Carex stans*, *Salix pulchra*).

Микропоясные экологические ряды средней степени заснеженности

47. Обобщенный микропоясный экологический ряд сообществ нагорных террас: 1 — комплекс диапенсиево-рододендроново-лишайниково-дриадовых на сухих каменистых полосах и блестящеосоково-мохово-кассиоповых на влажных мелкоземистых полосах; 2 — комплекс арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-дриадовых на плоских щебнистых бугорках и блестящеосоково-мохово-кассиоповых в ложбинках; 3 — дриадово-диапенсиево-мохово-кассиоповые; 4 — блестящеосоково-мохово-кассиоповые; 5 — ерничково-ивнячково-голубично-мохово-блестящеосоковые; 6 — блестящеосоково-кустарничково-мохово-влагалищно-пушицевые.
Конкретные микропоясные ряды: $a_1=2—3—4—6$; $a_2=1—2—5$.

СОЧЕТАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Сочетания сообществ тундрового, гипоарктокустарникового и степного типов растительности склонов плато и пологих террас

52. Сочетание сообществ петрофитноразнотравно-дриадовых с мохово-лишайниково-багульниково-кассиоповыми на макросклоне горы северной экспозиции.
53. Сочетание комплексов сообществ петрофитноразнотравно-дриадовых на плоских щебнистых бугорках и арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-

дриадовых в ложбинках с диапенсиево-рододендроново-лишайниково-дриадовыми на сухих каменистых полосах и блестящеосоково-мохово-кассиоповых на влажных мелкоземистых полосах (на покатой седловине).

НЕУПОРЯДОЧЕННЫЕ СТРУКТУРЫ И СЕРИЙНЫЕ ГРУППИРОВКИ

56. Серийные эпилитнолишайниково-разнотравные (*Umbilicaria proboscidea, Asahinea chrysantha, Parmelia stygia, Saxifraga funstonii, Arabis umbrosa*) группировки крутых склонов останца.

Фитоценоз мы рассматриваем как относительно неделимую территориальную единицу растительного покрова. Он имеет площадное выражение и выступает как его простейшая территориальная единица (гомогенная ТЕ). Такая исходная посылка позволяет построить систему территориальных единиц, включив в нее и фитоценоз. Основываясь на классификационной принадлежности фитоценозов, мы разграничиваем уровни неоднородности (внутриценотический и надценотический) и устанавливаем ранг сложности гетерогенных ТЕ.

Основные особенности структуры растительного покрова, отраженные в легенде и фиксируемые на карте, следующие: 1) сосуществование на карте ТЕ, относящихся к различным уровням сложности; 2) частичное совпадение границ ТЕ с ландшафтными рубежами; 3) различная контурная нагрузка карты: наличие зон сгущения и разрежения контуров; 4) возрастание внутренней сложности и степени контрастности элементов в контурах при уменьшении их размеров; 5) различная степень участия фитоценомеров в той или иной ТЕ (т. е. в фитоценохоре); 6) преемственность (повторяемость) типов структур на различных уровнях сложности.

Проанализируем более подробно каждую из отмеченных особенностей. В соответствии с градациями сложности, предложенными С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972), ТЕ закартированного ключевого участка представлены тремя уровнями сложности: а) фитоценозами, б) микрокомбинациями, в) мезокомбинациями. Этим градациям в легенде карты соответствуют ассоциации — для гомогенной растительности; типы комплексов и микропоясных экологических рядов, сочетания и неупорядоченные структуры — для гетерогенной. Для целей крупномасштабного картографирования нами построен ряд уровней сложности ТЕ, в котором установлено 14 подуровней (Холод, 1985), причем критерием для их выделения является внутренняя сложность каждого.

Одной из причин сосуществования показанных на карте единиц разных уровней сложности является различный характер связей, осуществляющихся в ТЕ. Связи эти могут быть прямые биотические и опосредованные, проявляющиеся через взаимодействие различных физико-географических факторов. Взаимодействие физико-географических факторов в пространстве реализуется в формировании экологических градиентов, т. е. в однонаправленном изменении интенсивности экологических факторов. Для изученного ключевого участка выделены 3 группы таких экологических градиентов: увлажненности, нивальности, термичности.

В фитоценозе наиболее сильны биотические связи, проявляющиеся в рисунке распределения той или иной популяции вида в пределах контура фитоценоза. Конкурентные отношения между видами в какой-то мере определяют и формирование микрогруппировок. Последнее проявляется в сильной мозаичности сообществ ассоциаций таких классов, как кустарничково-мохово-влагалищнопушицевые, блестящеосоковые и гипоарктокустарничковые тундры (1—6, 8).[1]

В составе комплексов фитоценозы одних и тех же ассоциаций выражены, как правило, на значительно меньшей площади, чем в случае гомогенной растительности, находящей отражение на карте; границы между элементами комплексов довольно резкие. При этом фитоценозы в составе комплексов часто лишены ряда флористических компонентов по сравнению

[1] Здесь и далее в скобках указаны номера легенды.

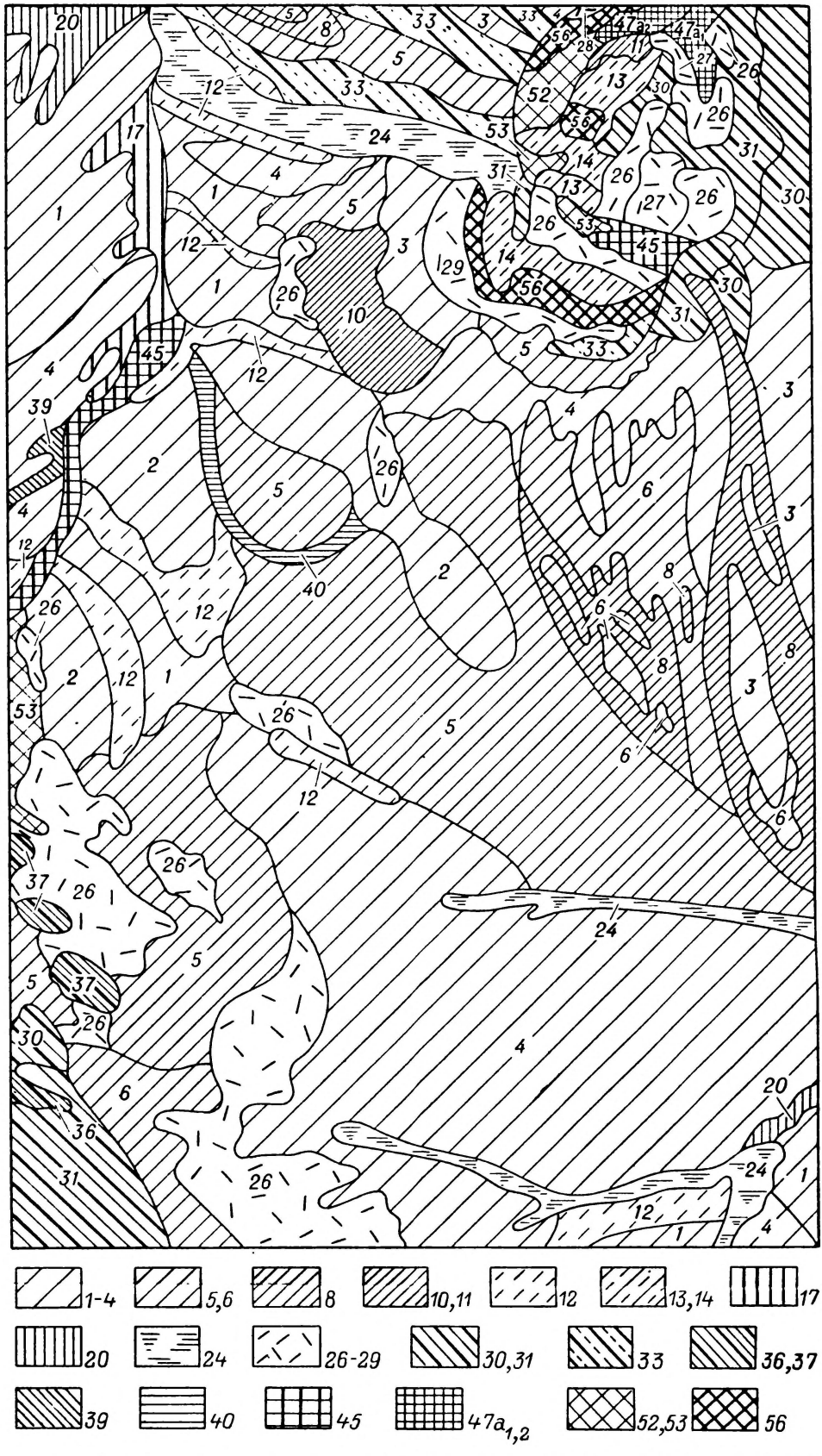

Рис. 1. Фрагмент крупномасштабной карты растительности. Легенда помещена в тексте.

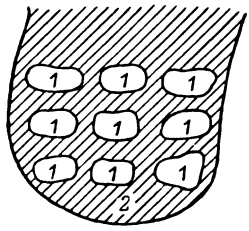

Рис. 2. Схема взаиморасположения элементов в пределах комплекса фрагментов фитоценозов (27).

1 — петрофитноразнотравно-дриадовые на плоских щебнистых бугорках; *2* — ивнячково-ерничково-мохово-багульниковые в ложбинках.

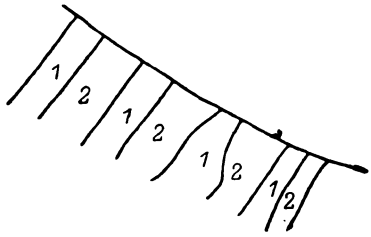

Рис. 3. Схема взаиморасположения элементов в пределах комплекса фитоценозов (30).

1 — диапенсиево-рододендроново-лишайниково-дриадовые на сухих каменистых полосах; *2* — блестящеосоково-мохово-кассиоповые на влажных мелкоземистых полосах.

со своими аналогами, представленными гомогенными контурами, т. е. являются флористически неполночленными. В то же время они сохраняют основные признаки, позволяющие отнести их к тому или иному типу сообществ: ядро эдификаторных, соэдификаторных и характерных видов, а также набор микрогруппировок. Такие элементы ТЕ мы рассматриваем как фрагменты фитоценозов. При комплексном сложении растительного покрова небольшие пространственно четко отграниченные фрагменты многократно повторяются в пределах определенного ареала и чередуются с другими, также однотипными фрагментами. Таким образом, в комплексах с участием фрагментов фитоценозов наблюдается корреляция между малой площадью, занятой отдельными компонентами, четкими границами между ними и многократностью повторения в пространстве этих компонентов. Такой характер комплексного растительного покрова находит отражение в понятии элементарного разнокачественного ареала (ЭРА), предложенного В. Б. Сочавой (1972). По мнению В. Б. Сочавы, составные элементы такого ареала не могут функционировать самостоятельно, вне его, а ареал в целом представляет собой ячейку метаболизма, т. е. материально-вещественного обмена со средой.

Такая неоднородность растительного покрова имеет ряд существенных отличий от внутриценотической неоднородности. Последняя характеризуется тем, что каждый структурный элемент фитоценоза (микрогруппировка) имеет свой набор доминирующих видов; кроме того, границы между группировками чаще всего носят расплывчатый характер, что определяется биологическими факторами (сильно разросшиеся особи, клоны и т. д.). Сильная глубокая внутренняя связь внутри комплексов (26, 27, 31), состоящих из фрагментов фитоценозов, результируется в правильном рисунке внутренней структуры контура: как правило, такой рисунок носит тетра- или гексагональный характер (рис. 2).

Комплексы, состоящие из фитоценозов (29, 30, 33, 36, 37, 39), характеризуются следующим: площадь выявления измеряется десятками метров, границы между фитоценозами более расплывчатые, а степень флористической контрастности между различными элементами меньше, чем в случае комплексов фрагментов фитоценозов. Это результируется в меньшей глубине связи между элементами, что находит отражение и в пространственном рисунке внутри контура: ленточном или струйчатом (по: Фридланд, 1972). В ряде случаев ширина лент, относящихся к одному и тому же элементу, колеблется от 2—3 до 5—7 м (рис. 3).

В микропоясных экологических рядах изученного ключевого участка границы между сообществами, как правило, очень расплывчаты. Это определяется постепенностью нарастания в пространстве напряженности экологического фактора (увлажненности, нивальности, термичности), который определяет возможность объединения такой совокупности сообществ в единый ряд. Целостность ТЕ проявляется в данном случае в континуальности покрова (в смысле В. Д. Александровой, 1965).

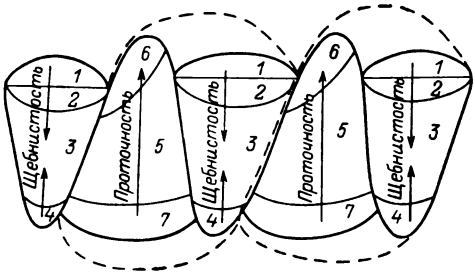

Рис. 4. Схема взаиморасположения элементов в пределах сочетаний (55).

Микропоясный экологический ряд щебнистости: *1* — кобрезиево-дриадовые сообщества, *2* — петрофитноразнотравно-дриадовые сообщества, *3* — разреженные петрофитные группировки, *4* — разнотравно-кустарничково-злаковые сообщества на крупнощебнистых уступах и склонах. Микропоясной экологический ряд проточности: *5* — зеленомошно-сфагново - ерниково - крыловоивовые сообщества, *6* — арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-дриадовые сообщества, *7* — ерничково-ивнячково-голубично-мохово-блестящеосоковые сообщества бортов и днищ ложбин. *Жирными линиями* обозначены границы микропоясных экологических рядов, *штриховыми* — геоботанической ячейки; *стрелками* показано направление действия экологических факторов.

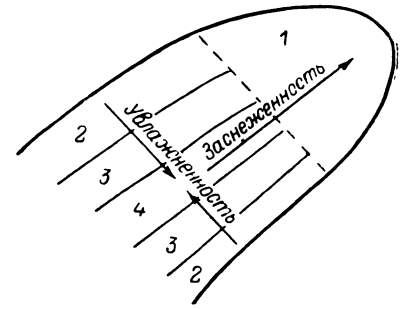

Рис. 5. Схема взаиморасположения элементов в пределах сочетания (54).

1 — полярноивково-ногоплодниковоосочковое сообщество. Микропоясный экологический ряд сообществ: *2* — сфагново-зеленомошно-ерниково-крыловоивовое, *3* — красивоивово-прямостоящеосоково-сфагновое, *4* — ерничково-ивнячково-голубично-мохово-блестящеосоковое. *Штриховой линией* обозначена граница микропоясного экологического ряда 1-го уровня сложности, *жирной* — 2-го уровня сложности; *стрелками* показано направление действия экологических факторов.

Кроме простых рядов, ступенями которых являются фитоценозы (40, 45), для ключевого участка характерны ряды, ступенями которых наряду с фитоценозами являются комплексы фрагментов фитоценозов ($47a_1$, $47a_2$). При этом комплекс, занимая промежуточное положение в ряду, включает в себя элементы тех ступеней ряда, которые территориально к нему прилегают. В комплексе предваряются ступени, лежащие выше и ниже по склону. Поэтому комплекс является как бы пограничной, или буферной, зоной; расплывчатость границ (континуальность покрова) между ступенями ряда реализуется в данном случае в наличии такой буферной ступени.

Сочетания — единицы еще более сложные, чем комплексы и микропоясные экологические ряды. В ряде случаев в их состав могут входить не только фитоценозы, но комплексы и микропоясные экологические ряды. Основным структурным элементом сочетания является геоботаническая ячейка (Холод, 1985), в которой на предельно малой площади выражены все свойства этой комбинации. В ряде сочетаний наблюдается повторяемость такой ячейки 6—10 раз (рис. 4), что позволяет их рассматривать как единое целое. В другом случае сочетание представлено двумя пространственно прилегающими микропоясными экологическими рядами, связанными с экологическими факторами, градиенты которых направлены перпендикулярно или навстречу друг другу (рис. 5).

Из всех типов структур растительного покрова, отраженных на карте, лучше всего совпадают с контурами ландшафтно-морфологических единиц наиболее сложные ТЕ — сочетания. Границы таких сочетаний на местности достаточно строго следуют ландшафтным рубежам. Наиболее сложным сочетаниям, формирующимся на склонах плато, соответствуют ландшафтно-морфологические единицы с высокой степенью экотопической контрастности. Такие склоны расчленены ложбинами или осложнены останцами или грядами.

В противоположность сочетаниям наиболее простые ТЕ — фитоценозы — связаны с экотопами значительно менее расчлененными, соответствующими, как правило, только одному элементу мезорельефа (пологонаклонная равнина, терраса, плоская вершина горы). При этом часто возможен случай, когда граница между двумя фитоценозами проходит по однородному в ландшафтном отношении участку, например по слабонаклонной подгорной равнине. На местности такая граница выражена

очень неясно; она представляет собой экотонную полосу шириной в несколько десятков метров. Характерно, что в типологическом отношении такие два прилежащих в пространстве фитоценоза оказываются довольно близкими, они могут относиться к одному классу ассоциаций. На рис. 1 таким расплывчатым характером обладают границы между выделами ассоциаций зеленомошно-сфагново-ивнячково-влагалищнопушицевой (4) и ивнячково-ерничково-мохово-влагалищнопушицевой (1), относящихся к классу кустарничково-мохово-влагалищнопушицевых тундр, и границы между выделами ассоциаций ерничково-ивнячково-голубично-мохово-блестящеосоковой (5) и сетчатоивково-мохово-блестящеосоковой (6), относящихся к классу блестящеосоковых тундр. В целом на ключевом участке часто наблюдается такая ситуация, когда фитоценозы разных ассоциаций, относящихся к одному классу, примыкают друг к другу в пространстве, образуя континуум. Именно такой пространственно сопряженной совокупности синтаксономически близких фитоценозов наилучшим образом отвечает и ландшафтно-морфологическая единица ранга урочища — пологоувалистое водораздельное плато или подгорный шлейф.

Границы микропоясных экологических рядов (40, 45) совпадают с границами ландшафтно-морфологических единиц ранга урочищ или подурочищ (в смысле А. Г. Исаченко, 1965): поймы, части пойм, крутые склоны водораздельных плато. Контуры комплексов растительного покрова, как и фитоценозов, не всегда совпадают с контурами ландшафтных единиц. В пределах одного элемента мезорельефа, как правило, могут встречаться комплексы и фитоценозы. Так, на слабо увалистой равнине распространены сообщества ассоциаций класса кустарничково-мохово-влагалищнопушицевых и блестящеосоковых тундр (4—6) и комплекс петрофитноразнотравно-дриадовых и арктоусово-воронично-голубично-лишайниково-мохово-дриадовых сообществ (26). Комплекс связан с более высокими и выположенными участками с преимущественно элювиальным материалом (щебнем), а однородная растительность отмечена на полого наклонных участках с преимущественно делювиальным материалом (мелкий щебень, суглинок), сносимым с вышележащих плоских вершин. Это последнее обстоятельство позволяет рассматривать комплекс как звено экологического ряда ранга мезокомбинаций (сопряженная мезокомбинация по: Грибова, Исаченко, 1972).[2]

На приводимом фрагменте карты можно выделить несколько зон, отличающихся сложностью рисунка: а) зона сгущения контуров (правая верхняя часть), на которой нашла отражение растительность передового останца Анюйского нагорья — горы высотой 442 м; б) зона разрежения (правая нижняя и верхняя левая части), на которых отображена растительность водораздельных слабо увалистых равнин; в) переходная зона (остальная часть карты), отражающая растительность подгорных шлейфов, краевых частей водораздельных плато и речных долин.

В зонах сгущения контуров представлены наиболее сложные ТЕ: сочетания, микропоясные экологические ряды. В то же время зонам разрежения контуров соответствуют наиболее простые ТЕ — фитоценозы и комплексы фрагментов фитоценозов. При возрастании внутренней сложности ТЕ наблюдается уменьшение размеров соответствующих контуров, а при уменьшении сложности, наоборот, их увеличение. Распределение контуров по степени сложности прослеживается на рис. 1: зоне сгущения соответствуют сочетания (52, 53), серийные группировки (56), микропоясные экологические ряды ($47a_1$, $47a_2$), комплексы фитоценозов (30, 33), комплексы фрагментов фитоценозов (26, 27, 31) и фитоценозы (11, 13, 14).

---

[2] В данном и в ряде других случаев возможно совпадение границ комплексов и фитоценозов с ландшафтными единицами ранга фации (в понимании А. Г. Исаченко, 1965). Однако границы фаций во многом обусловливаются растительностью, что отражается и в определении этой наименьшей единицы ландшафтной иерархии; кроме того, не всегда на местности выявляется четкое совпадение границ фитоценозов с какой-либо литологической разностью, которая рассматривается как один из признаков фации.

Основную площадь зоны разрежения контуров занимают фитоценозы (1, 2, 4—6).

Обращают на себя внимание различия в величине разброса площадей контуров картируемых единиц различных типов структур: контуры сложных ТЕ типа сочетаний имеют в целом небольшие размеры, мало отклоняющиеся от средней. Наибольший разброс значений площади контуров наблюдается среди гомогенных выделов — фитоценозов.

Интересны показатели участия той или иной синтаксономической категории в гетерогенных ТЕ, т. е. соотношение в них фитоценомеров и фитоценохор. Основную площадь среди выделов гомогенной растительности занимают сообщества кустарничково-мохово-влагалищнопушицевых и блестящеосоковых тундр. Они присутствуют в составе микропоясных экологических рядов и почти отсутствуют в комплексах. Значительно меньшую площадь среди гомогенной растительности занимают сообщества гипоарктокустарничковых, кассиоповых, мохово-ерниковых и дриадовых тундр. В то же время эти сообщества активно участвуют в гетерогенных ТЕ: в составе комплексов — преимущественно гипоарктокустарничковые и дриадовые тундры и в составе микропоясных экологических рядов — кассиоповые и мохово-ерниковые тундры. Выявляется ряд синтаксонов, сообщества которых принимают участие только в гетерогенных ТЕ, например фитоценозы степной растительности, составляющие основу ТЕ типа неупорядоченных структур.

Отмеченные особенности можно объяснить следующим. Фитоценозы кустарничково-мохово-влагалищнопушицевых и блестящеосоковых ассоциаций обычно составляют крайние звенья экологических рядов, соответствующих максимальной напряженности экологического фактора увлажнения; тундровый же микрорельеф, определяющий комплексность растительности, представлен большей частью на сухих водораздельных плато, террасах и увалах. Гипоарктокустарничковые тундры характеризуются сильно развитой мозаичностью, причем связанной с биотическими (клоны, сильно разросшиеся особи) и абиотическими (нанорельеф, обусловленный мерзлотными процессами) причинами. Дриадовые тундры характеризуются в ряде случаев фрагментарностью дернины и некоторой вариабельностью флористического состава, чем объясняется образование ими небольших по площади фрагментов сообществ. В данном случае наблюдается «дробимость» (термин В. М. Фридланда, 1972) растительного покрова, что и создает предпосылки для активного «вхождения» фрагментов этих сообществ в комплексы. Кассиоповые и мохово-ерниковые тундры образуют ступени экологических рядов, где достигают максимума напряженности такие экологические факторы, как нивальность и увлажненность. Эти тундры занимают узкие присклоновые полоски и ложбины, т. е. те элементы микрорельефа, которые не повторяются многократно, поэтому названные типы тундр практически не участвуют в составе комплексов. Степные сообщества приурочены исключительно к склонам плато южных экспозиций, выходя в ряде случаев на краевые их части. Степные сообщества распределены по ксеротермным урочищам склонов крайне хаотично и небольшими участками, сменяясь при переходе к водораздельным плато и речным долинам с мезотермными условиями тундровыми кустарничковыми и кустарниковыми сообществами.

На фрагменте карты выделяются участки, где на некотором протяжении чередуются одни и те же выделы, например 3, 6, 8 — в правой части, 5, 26 — в нижней его части. Некоторая повторяемость контуров наблюдается в верхней части фрагмента, где различаются контуры полос, радиально отходящих от горы: 33, 5, 8, 24. В связи с этим при уменьшении масштаба карты в процессе генерализации изображения представляется возможным обобщение таких повторяющихся контуров в единицу более высокого ранга. По морфологии такие ТЕ (сочетания) несколько сходны с выделяемыми на низших уровнях сложности комплексами. Сходство проявляется в чередовании с некоторыми интервалами одних и тех же выделов. Однако есть и существенные отличия этих типов структур.

В указанных сочетаниях (условно их можно назвать макрокомплексами) выделы менее упорядочены с точки зрения площадных соотношений, чередование выделов не имеет строгой закономерности, в ряде случаев отсутствует генетическая преемственность между элементами такого макрокомплекса, наличие которой рассматривается как обязательный признак комплекса (Рачковская, 1963). В то же время в пределах таких сочетаний (макрокомплексов) ряд выделов представляют собой комплексы. Так, № 33 легенды — это комплекс мохово-лишайниково-багульниково-кассиоповых и ивнячково-ерничково-мохово-влагалищнопушицевых сообществ. Это дает основание видеть преемственность (повторяемость) морфологических типов структур на различных уровнях сложности растительного покрова, что в свое время было указано В. В. Мазингом (1973).

Отмеченные особенности позволяют интерпретировать структуру растительного покрова изученной территории следующим образом.

Растительный покров предстает не как совокупность простых элементарных выделов (фитоценозов), а как совокупность ТЕ, среди которых фитоценоз является частным случаем (гомогенная ТЕ). В пространстве друг к другу прилегают фитоценохоры различных уровней сложности. В каждой такой фитоценохоре связи внутри себя более тесные, чем с окружающими выделами. Гетерогенность растительного покрова проявляется и в ряде других признаков: в изменении степени фитоценотической контрастности при варьировании степени сложности той или иной ТЕ и связанном с этим изменении характера границ между ТЕ разных рангов; в преимущественном развитии в определенных типах фитоценохор определенных типов фитоценомеров; в формировании обширных по площади сочетаний из примыкающих друг к другу в пространстве типологически близких фитоценозов; в преимущественном развитии фрагментов фитоценозов в составе комплексов; в усложнении ТЕ при уменьшении их площади. Все это дает возможность предположить, что эти особенности структуры растительного покрова, выявленные на изученном ключевом участке, есть проявление связей и механизмов регуляции в растительном покрове.

Отметим, что во флористике свойство гетерогенности рассматривается как существенный связующий момент флористических систем (Юрцев, 1982). В соответствии с точкой зрения Б. А. Юрцева, увеличение ранга и размеров флористических систем при происходящем при этом увеличении степени гетерогенности способствует приобретению ими возможностей для перестройки экотопологической структуры популяций в направлении достижения соответствия изменившимся условиям (свойство буферности) или для возвращения в состояние, близкое к исходному (свойство устойчивости). По всей видимости, под тем же углом зрения можно рассматривать механизмы регуляции в растительном покрове, построенном из ТЕ: наиболее сильная внутренняя связь проявляется в комплексах, которые характеризуются наибольшей контрастностью элементов и геометрической упорядоченностью рисунка ячейки такой ТЕ. С возрастанием сложности ТЕ происходит нарушение рисунка упорядоченности, ТЕ характеризуются в целом меньшей фитоценотической контрастностью состава слагающих их элементов. Можно предположить, что такие территориальные единицы обладают повышенными свойствами устойчивости и буферности к внешним воздействиям (климатический тренд, антропогенный пресс).

Существенным системообразующим фактором в растительном покрове является повторение на различных уровнях сложности типов структур нижележащих уровней. При этом структуры с повторяющимися элементами (комплексы) составляют в свою очередь элементы ТЕ более высокого уровня сложности (сочетания, рассматриваемые как макрокомплексы). Такая повторяемость на различных уровнях сложности морфологически близких типов структур дает возможность рассматривать эту особенность растительного покрова как механизм регуляции, способствующий наибольшей устойчивости всей системы территориальных единиц.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1248—1259. — Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения. 29). — Востокова Е. А. Гидрогенные экологические ряды растительности пустынных областей // Землеведение. Нов. сер. 1967. Т. 7. С. 245—256. — Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137—331. — Гуричева Н. П. О растительности природниковых луговин // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1965. Вып. 17. С. 200—218. — Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 228 с. — Исаченко Т. И. О картографировании серийных и микропоясных рядов в долинах и озерных котловинах // Геоботаническое картографирование 1967. Л., 1967. С. 42—57. — Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М., 1973. С. 148—157. — Нешатаев Ю. Н. О комплексности растительного покрова и комплексах растительности Кара-Кумов // Учен. зап. ЛГУ. 1960. Т. 290. Сер. биол. наук. Вып. 48. С. 126—155. — Овчинников Н. Ф. Структура и симметрия // Системные исследования 1969. М., 1969. С. 111—121. — Прокопьев Е. П. К изучению структуры растительного покрова пойм (на примере поймы реки Иртыш) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 9. С. 1184—1194. — Рачковская Е. И. Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1963. Вып. 15. С. 159—173. — Сочава В. Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дал. Востока. 1968. Вып. 20. С. 12—22. — Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3—18. — Фридланд В. М. Структура почвенного покрова. М., 1972. 424 с. — Холод С. С. Опыт построения системы территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова (на примере тундр Западной Чукотки) // Тр. VII конф. молодых ученых Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, апрель 1984 г. Л., 1985. 13 с. Деп. в ВИНИТИ 10.09.85, № 6591-85 деп. — Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 945—964. — Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3—22.

Александрова В. Д. К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1248—1259.
Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения. 29).
Востокова Е. А. Гидрогенные экологические ряды растительности пустынных областей // Землеведение. Нов. сер. 1967. Т. 7. С. 245—256.
Грибова С. А., *Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137—331.
Гуричева Н. П. О растительности природниковых луговин //Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1965. Вып. 17. С. 200—218.
Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 228 с.
Исаченко Т. И. О картографировании серийных и микропоясных рядов в долинах и озерных котловинах // Геоботаническое картографирование 1967. Л., 1967. С. 42—57. https://doi.org/10.31111/geobotmap/1967.42
Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М., 1973. С. 148—157.
Нешатаев Ю. Н. О комплексности растительного покрова и комплексах растительности Кара-Кумов // Учен. зап. ЛГУ. 1960. Т. 290. Сер. биол. наук. Вып. 48. С. 126—155.
Овчинников Н. Ф. Структура и симметрия // Системные исследования 1969. М., 1969. С. 111—121.
Прокопьев Е. П. К изучению структуры растительного покрова пойм (на примере поймы реки Иртыш) //Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 9. С. 1184—1194.
Рачковская Е. И. Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация и Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1963. Вып. 15. С. 159—173.
Сочава В. Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дал. Востока. 1968. Вып. 20. С. 12—22.
Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3—18. https://doi.org/10.31111/geobotmap/1972.3
Фридланд В. М. Структура почвенного покрова. М., 1972. 424 с.
Холод С. С. Опыт построения системы территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова (на примере тундр Западной Чукотки) // Тр. VII конф. молодых ученых Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, апрель 1984 г. Л., 1985. 13 с. Деп. в ВИНИТИ 10.09.85, № 6591–85 деп.
Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 945—964.
Юрцев Б. А. Флора