

Санкт-Петербургский государственный университет

Институт наук о Земле

ЛАПИНА Анна Матвеевна

Выпускная квалификационная работа

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И СОСТАВ БУГРИСТЫХ КОМПЛЕКСОВ
НА ТЕРРИТОРИИ НЕНЕЦКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА**

Уровень образования: *магистратура*

Направление *05.04.02 «География»*

Основная образовательная программа: *ВМ.5778.2019 «Структура, динамика и охрана ландшафтов»*

Научный руководитель:

к.б.н., зав. кафедрой

Егоров Александр Анатольевич

Научный консультант:

к.б.н., с.н.с. БИН РАН

Лавриненко Ольга Васильевна

Рецензент:

д.б.н., в.н.с. БИН РАН

Матвеева Надежда Васильевна

Санкт-Петербург

2021

СОДЕРЖАНИЕ

СОДЕРЖАНИЕ	2
1. ВВЕДЕНИЕ.....	3
2. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ.....	5
2.1 Структура и целостность растительного покрова бугристых комплексов	5
2.2 Типы бугристых комплексов на территории Ненецкого автономного округа, их рельеф и происхождение	6
2.3 Изученность растительности бугристых комплексов и подходы к ее описанию и классификации	8
3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	10
4. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ	13
4.1 Рельеф и гидрология	13
4.2 Климат	14
4.3 Преобладающие типы почв.....	14
4.4 Растительный покров.....	15
5. ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ЧАСТЬ.....	16
5.2 Видовой состав и пространственное распределение растительных микрогруппировок в бугристых комплексах	23
5.3 Гетерогенность растительного покрова на разных элементах рельефа в бугристых комплексах.....	28
5.4 Взаимосвязь экологических факторов местообитаний и растительного покрова на разных элементах рельефа в бугристых комплексах.....	32
6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	41
7. СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	42
8. БЛАГОДАРНОСТИ	46
ПРИЛОЖЕНИЕ	47

1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение пространственной структуры является важной частью исследования растительного покрова, флористического состава фитоценозов, их морфологии, функциональных связей видов и их групп между собой и со средой их обитания (Матвеева, 2007). Исследования такого рода особенно актуальны в тундровой зоне, где криогенные процессы формируют различные повторяющиеся в пространстве элементы мезо- и микрорельефа и определяют таким образом структуру растительного покрова в виде мезо- и микрокомбинаций (Грибова, Исаченко, 1972). Актуальность изучения сообществ со сложной пространственной структурой обусловлена вопросами классификации растительности и ее картирования — как описывать и к каким синтаксонам относить неоднородные растительные сообщества, каким образом отображать их на картах разных масштабов. Эти вопросы, в свою очередь, необходимо решать для достижения практических целей, в частности, планирования хозяйственной деятельности, что особенно важно для восточноевропейских тундр, где развито домашнее оленеводство, разрабатываются десятки месторождений углеводородов и строится инфраструктура. При высоком научном интересе к изучению гетерогенности растительного покрова тундровой зоны, разработанной типологии пространственной структуры сообществ и подходов к их описанию и классификации (Матвеева, 1998; Холод, 2014), слабо изучен один из таких объектов исследования — это разные типы растительных сообществ, которым можно дать название «бугристые», «бугристо-западинные» или «бугристо-пятнистые» комплексы в тундрах (Матвеева, 2007) (мы в работе придерживаемся названия «бугристые») и бугристо-топяные комплексы в болотах (Пьявченко, 1956; Лавриненко, Лавриненко, 2015). Они представляют собой несколько повторяющихся в пространстве элементов микрорельефа — повышенные (бугры) и пониженные (межбугровые выровненные участки, пятна, топи) элементы, которые и определяют состав растительных микрогруппировок или сообществ в зависимости от факторов среды. Такие комплексы и сообщества со сложной пространственной структурой на территории Ненецкого автономного округа (далее — НАО) описаны в литературе, определен их синтаксономический состав (Андреев, 1932; Богдановская-Гиенэф, 1938; Лавриненко, Лавриненко, 2015, 2018; Лавриненко и др., 2016а, 2016б), однако на вопросах гетерогенности растительного покрова внимание не акцентировалось и специальных исследований пространственной, конституционной и функциональной структуры в таких фитоценозах не проводилось.

В связи с этим, цель настоящей работы — выявить особенности пространственной структуры, видового и синтаксономического состава растительности на разных элементах бугристых комплексов в подзоне типичных тундр на территории НАО и ответить на вопросы: почему исследователи воспринимают одни типы бугристых тундр как комплексы и описывают их как сигма-синтаксоны, а другие — как сообщества одного синтаксона со сложной пространственной структурой; чем обусловлена разница в подходе к их описанию и классификации, и подчиняется ли сложение растительного покрова в данных сообществах общей закономерности. Для решения цели были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать морфологию разных типов бугристых комплексов, рассмотреть вопросы их происхождения;
2. Определить синтаксономический статус растительности бугристых комплексов на основе полных геоботанических описаний, выполненных на пробных площадках;
3. Проанализировать степень гетерогенности растительного покрова на разных элементах микрорельефа бугристых комплексов методом рамочных описаний, выделить микрогруппировки растительности по сходству видового состава на поверхности бугров, их бортах и пониженных элементах;
4. Выявить взаимосвязь между составом микрогруппировок на разных элементах микрорельефа бугристых комплексов и основными факторами среды (кислотность почв, температура приземного слоя и относительная влажность воздуха) методами прямого измерения факторов; определить сходство-различие микрогруппировок методами факторного и кластерного анализов и прямой ординации с использованием экологических шкал Элленберга.

2. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

2.1 Структура и целостность растительного покрова бугристых комплексов

Растительность тундр характеризуется мозаичностью и мелкоконтурностью покрова, которая вызвана в первую очередь криогенными процессами в активном слое почвы, а также конкуренцией разных видов растений за ресурсы местообитаний (Григорьев, 1946). Согласно типологии сообществ по степени горизонтальной гетерогенности их покрова, тундровые фитоценозы в основном относятся к группе сообществ с контурной мозаичностью (Ярошенко, 1958, 1961). Это касается в первую очередь бугристых комплексов, где повышенные и пониженные элементы микрорельефа — бугры и межбугровые понижения (ложбины, пятна, западины, топи) визуально выделяются достаточно четко и растительный покров на них сложен различными по составу группами видов. Однако, они представляют собой сложный объект с точки зрения изучения структуры растительного покрова и последующей классификации растительности — нет точного ответа или соглашения, относить ли ее к комплексам разных сообществ или же единым фитоценозам с регулярно-циклической / бугристо-пятнистой (-западинной, -ложбинной) горизонтальной структурой. Под структурой, следуя Грибовой и Исаченко (1972), мы понимаем закономерные сочетания или комбинации фитоценозов в пространстве, которые определяются влиянием экологических факторов и взаиморасположением. В этой связи бугристые тундровые сообщества стоит отнести к категории микрокомбинаций растительности — закономерным сочетаниям фитоценозов или их фрагментов, которые распределены в пространстве согласно различным формам микрорельефа и отображаются на геоботанических планах на микроуровне (площади контуров не превышают 100 м²). Элементы растительного покрова, слагающие микрокомбинации, контрастны по видовому составу и экологии, тем не менее, тесно связаны между собой. Микрокомбинации, изученные в разных природных зонах, в частности в тундровой, подразделяются на несколько типов: комплексы, сочетания, ряды и серии (Исаченко, 1967; Гуричева и др., 1967). Рассматриваемые в этой работе бугристые комплексы относятся к первой категории как закономерно повторяющиеся комбинации на генетически однородной территории (Грибова, Исаченко, 1972). Элементы, слагающие растительный покров бугристых комплексов в пределах каждого элемента микрорельефа (бугров и межбугровых понижений) в данном случае мы рассматриваем как микрогруппировки растительности — минимальные по размерности неделимые структурные элементы фитоценозов, которые обладают определенной целостностью (Ярошенко, 1960) и тесно связаны с мерзлотными формами рельефа

(Холод, 2014). Поскольку каждый элемент комплекса представляет собой фитоценоз или его фрагмент, в отдельности оба они сложены совокупностью микрогруппировок как наименьших структурных единиц, обладающих внутренним единством строения.

2.2 Типы бугристых комплексов на территории Ненецкого автономного округа, их рельеф и происхождение

В данной работе рассмотрены три различных по сложению горизонтальной структуры типа бугристых комплексов.

Первый из них — бугристые комплексы на острове Долгий, расположенном в восточной части Баренцева моря. Подобные комплексы сложены тремя повторяющимися элементами: 1) довольно высокие (до 1 м) бугры с доминированием кустарничков, мхов и лишайников; 2) ложбины — выровненные межбугровые понижения; 3) открытые выровненные пятна суглинка с аккумулярованным на поверхности карбонатным щебнем, покрытые разреженным травяно-моховым покровом, которые располагаются в среднем на 15-20 см выше ложбин, но иногда встречаются и на вершинах бугров. Вопрос генезиса этих сообществ не имеет точного ответа. В отличие от торфяных бугров пальза, которые широко распространены на острове, в изученных комплексах бугры полностью супесчаные, лишь с оторфованной подстилкой на поверхности (0–8 см). Можно было бы отнести их к группе ледо-минеральных миграционных бугров («литальза») (Harris, 1993; Васильчук, 2011), однако объяснить образование бугров исключительно сегрегационными процессами льдообразования достаточно сложно, поскольку их признаков (выраженного мерзлого ядра или чередования ледяных шлиров с минеральным субстратом) в разрезах обнаружено не было. Другая возможная причина их происхождения — постепенное углубление и расширение уже существующих трещин и понижений на поверхности склона террасы осадками, замерзающей и талой водой.

Второй тип бугристых комплексов — это производные зональных пятнистых тундр с трехчленной регулярно-циклической горизонтальной структурой (пятно-валик-ложбина). Нанорельеф в этом типе бугристых тундр имеет криогенное происхождение: в ходе процессов, вызванных промерзанием и протаиванием активного слоя почвы (морозное пучение, морозное кипение и растрескивание) на дневную поверхность изливается грунт «пльвун», который разрывает мохово-лишайниковую дернину (Peterson, Krantz, 2003). В литературе этот тип растительности известен как «пятнистые» или «медальонные» тундры, или «фростбойлы» (Walker, 2004), которые занимают выположенные участки на плакорах (Матвеева, 1998; Лавриненко, 2010). Криогенные процессы, происходящие в почве пятен (протаивание и образование линз льда), плотный суглинистый субстрат и влияние ветра позволяют растениям развиваться только на

периферийных частях пятен, либо в трещинах на их поверхности. Закономерное зарастание открытого суглинка возможно лишь на небольших (менее 2 м в диам.) стабильных пятнах, где травяно-моховые микрогруппировки в ходе сукцессии занимают практически всю поверхность грунта. Подобные процессы зарастания пятен лишайниками и травами отмечены и в других районах, в том числе на п-ове Ямал (Эктова, 2008). В ходе конвекции частиц грунта в массиве активного слоя почвы вокруг пятен формируются валики. Особенность изученных нами комплексов на п-ове Болванский заключается в том, что в их образовании, по-видимому, участвуют склоновые солифлюкционные процессы, поскольку бугристые комплексы занимают не плакоры, а нижние части склонов сопки, где формируются повторяющиеся в пространстве пятна открытого суглинка, которые могут иметь размеры от менее 1 м в диам. (округлые) до 5–7 м дл. (вытянутые вдоль склона). Среди геоботаников слово «бугор» принято использовать для описания достаточно больших (более метра в высоту и в диаметре) форм микрорельефа, в то время как в пятнистых тундрах элементы рельефа по размерам невелики, поэтому их называют валиками или бугорками. Несмотря на это, в работе мы будем называть валики буграми для соблюдения единообразия текста. Бугры покрыты кустарничково-лишайниково-моховой дерниной с несомкнутым ярусом трав. Пространство между буграми соседних комплексов представляет собой выположенную поверхность, не подверженную явно выраженным современным криогенным процессам — это понижения, которые, по всей видимости, представляют собой заросшие и заполненные торфом или минеральной почвой трещины.

Третий тип бугристых комплексов представляет собой бугристые торфяные болота, где горизонтальная структура устроена несколько проще, чем в двух предыдущих случаях — она включает в себя бугры, покрытые кустарничково-лишайниковой дерниной, и осоково-сфагновые топи между ними. Логично предположить, что в процессе формирования подобных бугристо-топяных комплексов задействованы криогенные процессы выпучивания минеральной породы, подстилающей торф (Seppälä, 2006; Васильчук, 2011; Минаева и др., 2016), что позволило бы отнести их к группе миграционных бугров пучения (пальза). С другой стороны, в почвенных разрезах бугров на пробных площадках не было обнаружено мерзлого минерального ядра в массе торфа — ни шпиров льда, ни перемежающихся слоев минерального субстрата или торфа со слоями сегрегационного льда, которые считаются признаками миграционного образования подобных бугров (Glossary..., 1988; Васильчук, 2008). В разрезе бугры представляют собой плотную массу супесчаного субстрата, покрытую слоем торфа. Изученные комплексы на о-ве Ловецкий занимают склоны песчаных террас, возможно, их

образование связано с разрушением их периферийных частей, которое вызвано накоплением воды в имеющихся понижениях дневной поверхности и ее расширением при замерзании. Поскольку в торфяниках нет пятен суглинка, для единообразия все объекты исследования в данной работе мы называем бугристыми комплексами.

2.3 Изученность растительности бугристых комплексов и подходы к ее описанию и классификации

Сообщества со сложной пространственной структурой и комплексы различных фитоценозов в тундровой зоне описаны в ряде отечественных и зарубежных работ. Бугристые торфяные болота тундровой зоны изучены достаточно подробно начиная с геоботанических изысканий советского времени, в традициях как доминантной (Андреев, 1932; Дедов, 1940), так и флористической (Королева, 2014; Лавриненко, Лавриненко, 2015; Лавриненко и др., 2016) классификации. Несмотря на отсутствие детальных исследований структуры растительного покрова бугристых торфяников, геоботаники изначально классифицировали растительный покров на разных элементах микрорельефа по отдельности. На крупномасштабных картах торфяники отображают соответственно: как комплекс травяно-кустарничково-зеленомошных сообществ на буграх и осоково-сфагновых — в топях (Лошкарева, Королева, 2013).

Подходы к описанию и классификации других типов бугристых комплексов, в частности, зональных пятнистых тундр, сложились иначе. Среди отечественных геоботаников сформировалось представление о том, что это единые фитоценозы с регулярно-циклической пространственной структурой (Матвеева, 1998). В восточноевропейских тундрах зональные тундры с пятнами суглинка в традиции флористической классификации описаны как единый синтаксон — асс. *Dryado octopetalae-Hylocomietum splendidis*, объединяющая пятнистые тундры с разным составом микрогруппировок на поверхности пятен (Лавриненко, Лавриненко, 2018). Такой подход связывают с размерностью элементов микро- и нанорельефа: поскольку в пятнистых тундрах разница в высотах между повышенными и пониженными формами рельефа измеряется сантиметрами, а число модулей (совокупность элементов рельефа) на площадке довольно высокое, привычнее и проще описывать такие комплексы как одну синтаксономическую единицу (Матвеева, 2007). Однако, некоторые исследователи придерживались противоположной позиции и, несмотря на размерность, считали пятнистые тундры комплексом из двух фитоценозов, которые необходимо рассматривать как отдельные ассоциации (Норин, 1979). По этому же принципу некоторые авторы в других регионах тундровой зоны описывают растительные группировки пятен как самостоятельные синтаксоны — на севере Аляски (Kade et al., 2005) и в Канаде

(Vonlanthen et al., 2008) несколько типов сообществ описаны только для поверхности пятен суглинка, растительность пятен в этих работах учтена отдельно от растительности трещин и ложбин между пятнами. Таким образом, единой позиции относительно синтаксономического статуса пятнистых тундр в научном сообществе пока нет.

Бугристые комплексы на о-ве Долгий, и подобные им сообщества на территории восточноевропейских тундр встречаются редко и в литературе практически не описаны. В северной Европе и на Шпицбергене известны кустарничковые сообщества с доминированием *Dryas octopetalae* и *Cassiope tetragonae* (Hadač, 1946; Nordhagen, 1955; Rønning, 1965), однако не описаны сообщества, полностью совпадающие по видовому составу и пространственной структуре растительности с бугристыми тундрами на о-ве Долгий. На гетерогенность их растительного покрова на разных элементах рельефа обратила внимание Н.В. Матвеева (2007), отметив, что такие сообщества в силу больших размеров элементов микрорельефа интуитивно хочется описывать как комплекс и относить растительные микрогруппировки на буграх и пятнах к разным синтаксонам. Несмотря на это, бугристые комплексы на о-ве Долгий, как и пятнистые тундры, в системе флористической классификации описаны как единый синтаксон со сложной пространственной структурой и отнесены к асс. *Hedysaro arctici–Dryadetum octopetalae* (Лавриненко и др., 2014).

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые работы были проведены в трех районах восточноевропейских тундр НАО (Рис. 1) в июле-августе 2019 и 2020 гг. в ходе экспедиций Лаборатории динамики растительности Арктики Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.



Рис. 1. Карта районов исследований: 1 — о-в Долгий, 2 — 1, 3 — о-в Ловецкий.

В ходе полевых работ выполняли полные геоботанические описания по методике Браун-Бланке на площадках размером 25 м². Для положительных форм рельефа (бугров) и пониженных между ними (пятен суглинка, ложбин и топей) характерны микрогруппировки с разным видовым составом. В связи с этим на каждой площадке полные описания выполняли отдельно: первое — на поверхности бугров, включая их борта, второе — на поверхности пятен, ложбин или топей в зависимости от типа сообществ. В пределах пробных площадок выявляли полный видовой состав растений всех жизненных форм и лишайников, оценивали проективное покрытие в целом и покрытие растений по жизненным формам, каждому виду давали оценку обилия-встречаемости по шкале Браун-Бланке (Besking, 1957): r — единично; + — менее 1 %; 1 — 1–5 %; 2a — 6–12 %; 2b — 13–25 %; 3 — 26–50 %; 4 — 51–75 %; 5 — 76–100 %. При оценке обилия видов в каждом из описаний за 100 % принимали общую площадь каждого элемента микрорельефа, представленного на площадке. Для изучения микропооясности растительного покрова на бортах бугров и различий в видовом составе микрогруппировок на трех элементах рельефа (поверхности бугров, бортах бугров и поверхности пятен) помимо полных описаний в пределах каждой площадки выполняли рамочные описания. Рамку площадью 10×25 см закладывали в шестикратной повторности на каждом из трех

элементов рельефа. Внутри рамки учитывали все виды растений и лишайников и давали оценку покрытия каждого вида в процентах. Количество рамок на площадке варьировало в зависимости от количества элементов микрорельефа. Для характеристики экологических условий на четырех модельных площадках на п-ове Болванский использовали логгеры (PDF Datalogger), регистрирующие температуру и влажность приземных слоев воздуха. На каждой из трех модельных площадок закладывали по четыре логгера: на поверхности бугров, на бортах бугров северной и южной экспозиций, и на поверхности пятен. Для характеристики почвенного покрова на каждой площадке делали прикопки до 20 см глубиной, полные почвенные разрезы на площадках выполняла Шматова А.Г. (МГУ им. М. В. Ломоносова). Координаты каждой площадки регистрировали при помощи GPS-навигатора Garmin eTrex. В ходе полевых работ 2019 г. было выполнено 10 полных геоботанических описаний и 80 рамочных описаний на о-ве Долгий, в 2020 г. — 22 полных и 172 рамочных описаний на п-ове Болванский Нос, и 10 полных и 92 рамочных — на о-ве Ловецкий.

Синтаксономический анализ полных геоботанических описаний выполнен в традиции флористического подхода классификации растительности (Braun-Blanquet, 1932; Westhoff, Maarel, 1978). Экологические характеристики сосудистых растений в тексте приведены по сводке Н. А. Секретаревой (Sekretareva, 2004), номенклатура мохообразных — по Afonina, Czernyadyeva, 1995, лишайников — по Santesson et al., 2004. Названия синтаксонов приведены в соответствии с Международным Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Theurillat J.-P. et al., 2021), названия высших синтаксономических единиц — по сводке «Vegetation of Europe...» (Mucina et al., 2016). Обработка валовой таблицы как полных, так и рамочных геоботанических выполнена в Excel (Нешатаев, 1987) и при помощи пакетов TURBOVEG (Hennekens, Schaminée, 2001) и Juice 7.0 (Tichý, 2002). В таблицах полных и рамочных описаний приведены средние и суммарные баллы обилия, и константность видов по следующей шкале: 0–20 % — I, 21–40 % — II, 41–60 % — III, 61–80 % — IV, 81–100 % — V. Таблицы с рамочными описаниями в работе представлены в виде таблиц константности со средним обилием видов. Таблицы рамочных описаний обрабатывали вручную, микрогруппировки растительности выделяли по общему сходству видового состава. Таксоны, по которым даны названия групп, выбирали на основании их среднего и суммарного покрытия и константности в каждой группе рамочных описаний. Для сравнения видового состава выделенных микрогруппировок в программе STATISTICA выполнен кластерный анализ отдельно для бугров и понижений. Чтобы проследить взаимосвязи между видовым составом растительных микрогруппировок в полных описаниях с факторами

местообитаний, выполнен факторный анализ в ПО Statistica v. 12 на основе 40 полных описаний, выполненных на буграх и понижениях отдельно. Это метод многомерного анализа, который позволяет всесторонне описать взаимосвязи между переменными, чтобы в дальнейшем, после интерпретации расположения геоботанических описаний в ординационном пространстве, определить основные факторы, влияющие на растительный покров. Чтобы проанализировать положение растительных микрогруппировок бугров, бортов и понижений на осях конкретных, заранее определенных факторов, провели прямую ординацию рамочных описаний по факторам увлажнения, кислотности субстрата и богатства минеральными основаниями, на основе экологических значений Элленберга (Ellenberg et al., 1991). Для групп рамочных описаний, выполненных на буграх, бортах бугров и в понижениях (на пятнах суглинка, в ложбинах и топях) рассчитаны средние значения и диапазоны индикаторных значений на основе таких значений по всем видам в составе этой группы. В работе использованы три шкалы Элленберга: увлажнение, кислотность и богатство субстрата. Известно, что шкалы Элленберга составлены для территории Центральной Европы, что затрудняет их использование для растительности других регионов (Ниценко, 1957; Королук, 2007), однако полноценных региональных экологических шкал для территории восточноевропейских тундр не существует, к тому же некоторые авторы утверждают, что при определенных допущениях шкалы Элленберга вполне применимы к растительности вне пределов исходного региона (Ter Braak, Gremmen, 1987; Thompson et al., 1993; Van der Maarel, 1993).

4. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ключевые участки, в пределах которых проведены полевые работы, расположены на территории НАО в пределах типичной и южной подзон тундры. О-в Долгий — узкий, вытянутый в меридиональном направлении остров, с обрывистым западным берегом и пологими песчаными отмелями на восточном берегу, расположен в юго-восточной части Баренцева моря. П-ов Болванский расположен на правом берегу р. Печоры у самого ее устья, и вдается в Печорскую губу. О-в Ловецкий — небольшой песчаный остров в Печорской губе. Согласно физико-географическому районированию (Атлас, 1975) территории относятся к трем районам Печорской провинции зоны тундры и лесотундры: о-в Долгий — к Чернореченскому району, мыс Болванский Нос — к Нерутинскому району, о-в Ловецкий — к Устье-Печорскому пойменному району. Согласно геоботаническому районированию Большеземельской тундры (Лавриненко, 2012), исследуемая территория расположена в Восточноевропейской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции и относится: мыс Болванский Нос — к Болванскому району Западно-Большеземельского геоботанического округа, о-в Ловецкий к Усть-Печорскому району Нижнепечорского геоботанического округа, о-в Долгий не является частью Большеземельской тундры и не входит в схему её геоботанического районирования.

4.1 Рельеф и гидрология

На северной оконечности мыса Болванский Нос и на о-ве Долгом преобладают приморские террасированные ландшафты (волнистые и пологоволнистые дренированные равнины, и низкие морские террасы, соответственно) (Атлас, 1975). Равнины на мысе Болванский Нос сложены глинами, алевролитами и песками мелового периода (Атлас, 1975), четвертичные отложения представлены ледниковыми отложениями верхнего неоплейстоцена (Карта ..., 2014). Рельеф холмисто-равнинный с песчаными и суглинистыми сопками, абсолютные высоты составляют около 37 м н.у.м., сопки достигают 50–80 м н.у.м. О-в Долгий сложен нерасчлененными отложениями силурийской системы и породами верхнего отдела девона, поверх которых лежат голоценовые морские пески и галечники. Максимальная высотная отметка — 18.5 м н.у.м. Вдоль западного побережья острова простираются щебнистые гряды с разреженной растительностью, в нижней части ее восточного склона развиваются бугристые комплексы, сформированные сегрегационным льдообразованием в минеральной породе (Seppälä, 1988; Harris, 1993; Васильчук, 2008, 2018), либо за счет влияния талой и дождевой воды на поверхность склона. Для о-ва Ловецкий в целом характерны ровные

низкие террасы (3–7 м н.у.м.), сложенные отложениями нижнего отдела мелового периода с преобладанием глин, песков и алевритов, и перекрытые голоценовыми морскими отложениями (Карта ..., 2014) и аллювиальными песчаными отложениями (Атлас, 1975).

Согласно гидрологическому районированию (Атлас, 1975) мыс Болванский Нос и о-в Ловецкий расположены в Печорской области (гидрографическая сеть равнинного типа, средняя густота речной сети 0.37 км/км^2), Нерута-Адзвинской тундровой подобласти с интенсивным поверхностным стоком (до 400 мм/год), Приморском округе, Нижнепечорском районе. Районы исследования относятся к зоне островного распределения мерзлоты в виде миграционного льда в рыхлых отложениях. На о-ве Ловецкий присутствуют многолетнемерзлые породы (Розен, 1935), на мысе Болванский Нос мерзлота в августе обнаруживается на глубине около 1.2 м под суглинистыми пятнами и менее 1.0 м под буграми и ложбинами, покрытыми растительностью.

4.2 Климат

Климат территории арктический. По данным метеостанций Нарьян-Мар и Варандей (в районе дельты Печоры и на о-ве Долгий соответственно), положительные температуры держатся с июня по сентябрь, самый теплый месяц — июль со среднемесячными температурами $+13^\circ\text{C}$ (Нарьян-Мар) и $+10^\circ\text{C}$ (Варандей), самый холодный месяц — январь, среднемесячные температуры достигают -17°C . В среднем за год в районе станции Нарьян-Мар выпадает 460 мм осадков, максимальное их количество приходится на август (64 мм), минимальное — на февраль (20 мм), в то время как на Долгом среднегодовое количество осадков значительно меньше (288 мм), в течение года наибольшее количество выпадает также в августе (27 мм), а наименьшее — в апреле (8 мм) (www.pogodaiklimat.ru). Относительная влажность воздуха в июле в среднем — около 70 % в устье Печоры и 80 % на о-ве Долгий. Безморозный период в устье Печоры длится около 90 дней в год, на о-ве Долгом заморозки наблюдаются в течение всего лета, снежный покров лежит в течение 200–230 дней (Атлас, 1975).

4.3 Преобладающие типы почв

Согласно почвенно-экологическому районированию территории России район исследования относится к Европейской провинции полярно-тундровой зоны (Подробная карта почв ..., 1988). Для мыса Болванский Нос в целом характерны тундровые иллювиально-гумусовые в комплексе с тундровыми торфянистыми иллювиально-гумусовыми (Атлас, 1975) и подбуры темные тундровые супесчаные и песчаные (Подробная карта почв ..., 1988). В бугристых тундрах этого района развит почвенный комплекс, состоящий из суглинистых почв пятен и вмещающих их оторфованных

подбуров и подзолов глеевых и криотурбированных, которые развиты под буграми и ложбинами. Как правило, в выровненных ложбинах между буграми накапливается значительный объем минеральной части почв (около 30 см), окрашенной органическим веществом. Гранулометрический состав почв песчаный и супесчаный. Почвы о-ва Долгий — подзолы оторфованные и торфяные, мощность торфа на поверхности бугров в изученных сообществах — до 10 см. В центральной части небольших бугров (менее 1 м в диам.) почвы криогенные, обладают характерным вихревым рисунком потеков гумуса в минеральной массе почвы. Как под буграми и ложбинами, так и под пятнами, почвы супесчаные, на пятнах песчаный субстрат покрыт сверху тонким (около 1 см) слоем суглинистого материала, который был поднят на поверхность в ходе конвекции частиц грунта в пятне, а также на них аккумулярован щебень. Торфяные болота о-ва Ловецкий, сложенного песчаными породами, характеризуются оторфованными и торфяными подбурами и подзолами с песчаным гранулометрическим составом. Мощность слаборазложившегося торфа в разных сообществах — от <10 см до 30 см.

4.4 Растительный покров

Согласно ботанико-географическому делению изученные территории относятся к Арктической флористической области, о-в Долгий входит в состав Урало-Новоземельской подпровинции Европейско-Западносибирской провинции, п-ов Болванский и о-в Ловецкий — к Канино-Печорской (Юрцев и др., 1978). Мыс Болванский Нос в целом характеризуется ивово-мелкоерниковыми кустарничковыми зеленомошно-лишайниковыми сообществами южных тундр с мелкобугристым рельефом. Район исследования на северной оконечности мыса относится к подзоне южных тундр (Геоботаническое ..., 1989; Лавриненко, 2012).

5. ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ЧАСТЬ

5.1 Синтаксономический обзор растительности бугристых комплексов

На о-ве Долгий описана асс. *Hedysaro arctici–Dryadetum octopetalae* Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2016 субасс *bistortetosum majoris* Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2016 класса *Carici rupestris–Kobresietea bellardii* Ohba 1974 (Табл. 1) (Рис. 2).



Рис. 2. Сообщество асс. *Hedysaro arctici–Dryadetum octopetalae* субасс. *bistortetosum majoris* (Оп. № 1)

Состав. В диагностическую комбинацию видов ассоциации входят кустарнички *Cassiope tetragona* и *Vaccinium uliginosum*, которые произрастают на поверхности и бортах бугров, и травы *Armeria labradorica*, *Juncus biglumis*, *Pinguicula alpina* и *Tofieldia pusilla*, приуроченные к пятнам щебнистого суглинка и заросшим мхами ложбинам между буграми. Диагностические виды субассоциации — травы *Equisetum scirpoides*, *Bistorta major*, лишайники *Cladonia arbuscula*, *Sphaerophorus globosus*, *C. amaurocraea*, *C. rangiferina*, и мох *Hylocomium splendens*, редко встречаются *Betula nana*, *Equisetum arvense*, *Empetrum hermaphroditum*, *Alectoria ochroleuca*. Постоянны характерные виды союза *Caricion nardinae* — *Dryas octopetalae*, *Silene acaulis* и *Rhytidium rugosum*, а также характерные виды порядка *Kobresio–Dryadetalia* и класса *Carici rupestris–Kobresietea bellardii* — *Bistorta vivipara*, на пятнах и ложбинах также — *Pedicularis oederi*, *Saxifraga oppositifolia*, *Cladonia pocillum*. Из константных региональных видов союза для бугристых комплексов характерны *Cetraria islandica* и *Alectoria nigricans* (произрастают только на

поверхности бугров), *Salix reticulata*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnotia vermicularis*. Всего в сообществах отмечено 105 таксонов: сосудистых — 41 (в том числе кустарников — 2, кустарничков — 7, трав — 32), мохообразных — 28, лишайников — 35. Число таксонов в сообществах — 19–53 (в среднем 30). В полных описаниях на буграх встречено 30–53 видов (в среднем 39), на пятнах и ложбинах — 19–30 (в среднем 24).

Структура. Горизонтальная структура сообществ трехчленная, микрорельеф сформирован тремя повторяющимися элементами. Первый — бугры, округлые 0.5–1.0 м в диам., от 0.5 до 1.0 м выс., или вытянутые 1.5–3.0 м дл. и до 1 м шир. Бугры расположены на площадках хаотично по отдельности, либо объединены в цепочки 1–2 м шир., 2–4(до 10) м дл., которые ориентированы как параллельно, так и перпендикулярно склону, в последнем случае имеют форму полуколец. Вершины достаточно больших бугров (более 20 см в выс.) и сформированных ими гряд заняты плотной светлоокрашенной лишайниковой дерниной, где содоминируют *Cladonia arbuscula* и *Flavocetraria nivalis* (2а–2б) и достаточно обильны кустарнички *Dryas octopetala*, *Salix reticulata* и мхи *Hylocomium splendens* и *Ptilidium ciliare*. Борта бугров отличаются по видовому составу микрогруппировок: на них почти отсутствуют кустистые лишайники, обильны *Silene acaulis* и кустарнички, особенно *Cassiope tetragona* — вид, который приурочен только к бортам и подошвам бугров, или седловинам между соседними буграми. Ложбины между буграми являются вторым элементом микрорельефа и пространственной структуры растительного покрова. Они извилистые, достигают 0.5 м шир. и нескольких метров в длину и ориентированы параллельно склону гряд. Их поверхность в центральных частях полностью покрыта темными корками печеночников, мхами (*Bryum pseudotriquetrum*) и талломами накипных лишайников (*Cladonia pocillum*), а по краям, ближе к бортам бугров, растут *Silene acaulis* и кустарнички — *Empetrum hermaphroditum*, *Salix reticulata*. Последний элемент — пятна щебнистого суглинка, округлые или вытянутые (1.0–1.5×2.0 м), которые располагаются между буграми, но встречаются и на вершинах бугров. Пятна от ложбин отличаются высокой долей щебня на поверхности суглинка (20–50 %) и по высоте их расположения — первые в среднем находятся на 15–20 см выше вторых. Пятна в разных комплексах и даже в пределах одного находятся на разной стадии сукцессии, общее покрытие растительности на них варьирует от 20 % до 100 %.

Экология и местоположение. Бугристые комплексы на о-ве Долгий описаны на склонах щебнистых гряд юго-восточной экспозиции, спускающихся к внутренней части острова, с уклоном 1–3°.

На п-ове Болванский Нос исследованы зональные тундровые сообщества с растительным покровом, разорванным суглинистыми пятнами. Они отнесены к асс. *Dryado octopetalae–Hylocomietum splendidis* Andreev ex Lavrinenko et Lavrinenko субасс. *caricetosum capillaris* Lavrinenko et Lavrinenko 2018 класса *Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani* Matveyeva et Lavrinenko 2016 cl. prov. (Табл. 2) (Рис. 3).



Рис. 3. Сообщество асс. *Dryado octopetalae–Hylocomietum splendidis* субасс. *caricetosum capillaris* (Оп. № Б1).

Видовой состав. Дифференцирующая комбинация ассоциации: кустарнички *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*, *S. hastata* и травянистое растение *Equisetum scirpoides*. Дифференцирующие виды субассоциации — травы *Carex capillaris*, *Luzula nivalis*, *Pinguicula vulgaris*, *Tofieldia pusilla*, постоянно встречающиеся на пятнах суглинка. На валиках вокруг пятен и в ложбинах с высокой константностью встречаются характерные виды зонального класса *Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*: *Carex arctisibirica*, *Pedicularis lapponica*, *Salix glauca* и мхи *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*. Также в сообществах часты виды союза *Kobresio–Dryadion* и класса *Carici rupestris–Kobresietea bellardii*: *Bistorta vivipara*, *Pedicularis oederi*, *Rhytidium rugosum*, *Cladonia pocillum*. Постоянны и достаточно обильны (с баллами обилия 2а–3) диагностические виды союзов *Rubo chamaemori–Dicranion elongati* класса *Oxycocco–Sphagnetea* и союза *Loiseleurio–Arctostaphyilion* класса *Loiseleurio–Vaccinietea*:

мезофитные и мезоксерофитные кустарнички *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, кустарник *Betula nana*, и мох *Dicranum elongatum*, формирующий плотные дерновинки на поверхности валиков. Всего в сообществах отмечено 155 таксонов: сосудистых — 77 (в том числе кустарников — 4, кустарничков — 9, трав — 48), мохообразных — 43, лишайников — 47. Число таксонов в сообществах — 21–46 (в среднем 34), константных — 37 (23 %). В полных описаниях на буграх встречено 31–46 видов (в среднем 40), на пятнах — 21–43 (в среднем 27).

Структура. Горизонтальная структура сообществ регулярно-циклическая трехчленная, состоит из трех повторяющихся элементов: 1 – открытые пятна суглинка; 2 – валики вокруг пятен, которые окаймляют пятно целиком или «разорваны» и состоят из цепочки рядом стоящих бугорков; 3 – ровные участки между валиками, покрытые растительностью. Пятна округлой формы достигают размеров от 0.5×0.5 м до 2×2 м, а вытянутые пятна, ориентированные вдоль склона — от 0.5 до 1.5–3 м в ширину и до 4.5 м в длину. В пределах пробных площадок 25 м² модули (пятно-валик-ровные участки) повторяются от трех до шести раз. Поверхность пятен варьирует: гладкая, покрытая сетью трещин (2–3 см шир.) или с ноздреватым нанорельефом. Растительность на них даже в пределах одной пробной площадки находится на разных стадиях сукцессии. Она отсутствует, слабо развита (ОПП <5 %) и представлена фитогенными кочками, черными корками печеночников, травянистыми микрогруппировками (*Carex capillaris*, *Poa alpina*, *Tofieldia pusilla*) и ими же с кустарничками (*Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum*, по периферии — *Salix reticulata*) с ОПП 60–70 %. Бугры вокруг пятен от 0.3 м до 0.7 м в выс. и 1.0–1.5 м шир. В некоторых сообществах валики не сомкнуты вокруг пятен и имеют понижения («разорваны») в частях, расположенных ниже по склону. В таком случае вместо валики вытянуты как вдоль, так и поперек склона, до 5 м в длину. В сообществах, где пятна расположены менее чем в 30 см друг от друга, валики зачастую выглядят не как единая структура, а как два валика соседних пятен, сдвинутые вместе, и в середине их поверхности заметно понижение (менее 5 см глубиной), определяющее границу между ними. Участки между валиками — выровненные поверхности 0.3–1.0 м в шир., до 5–6 м в длину, покрытые сомкнутым растительным покровом, которые по всей видимости представляют собой заросшие и заполненные почвой трещины, и характеризуются приблизительно тем же видовым составом, что и валики. Вертикальная структура растительного покрова на валиках и ложбинах 3-ярусная: травяно-кустарниковый (*Salix glauca*, высокие травы) — 20–25 см выс.; травяно-кустарничковый — *Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, низкие травы — 5–10 см; лишайниково-

моховой — 3–4 см. На пятнах присутствует один ярус (1–3 см), совмещенный по жизненным формам, травы сомкнутого яруса не формируют.

Экология и местоположение. Сообщества описаны на северной оконечности п-ова Болванский, где занимают склоны разной экспозиции супесчаных и суглинистых гряд и сопок с уклоном 1–4°. На невысоких сопках пятнистые тундры развиты либо в средней части, либо в нижней трети склонов и имеют небольшие площади (от примерно 12×17 м до 35×13 м), и только на склоне одной сопки в окрестностях оз. Лягушка комплекс занимал всю нижнюю половину склона сопки площадью 75×30 м.

На о-ве Ловецкий описаны бугристые торфяники, которые представляют собой комплекс из двух фитоценозов, отнесенных к двум классам болотной растительности (Рис. 4). Поверхность и борта оторфованных песчаных бугров занимает лишайниково-моховая дернина асс. *Rubo chamaemori–Dicranetum elongati* Dedov ex Lavrinenko et Lavrinenko 2015 субасс. *caricetosum rariflorae* Lavrinenko et Lavrinenko 2015 класса *Oxycocco–Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 верховых олиготрофных болот, а переувлажненные топи — сообщества асс. *Carici rariflorae–Sphagnetum lindbergii* Andreev ex Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2016 вар. *Gymnocolea inflata* класса минеральных болот *Scheuchzerio caricetea nigrae* (Nordh. 1936) Tx. 1937 (Табл. 3).



Рис. 4. Бугристые торфяники на о-ве Ловецкий (Оп. №2)

Состав. В диагностическую группу видов асс. *Rubo chamaemori–Dicranetum elongati* и союза *Rubo chamaemori–Dicranion elongati* входят кустарнички *Empetrum*

hermaphroditum, *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium vitis-idaea*, и лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria islandica*. Эти виды формируют на поверхности бугров светлоокрашенную лишайниковую дернину с побегами кустарничков. Диагностический вид субассоциации — константный вид в изученных сообществах, гигрофит *Carex rariflora*. Сообщества в топях сформированы доминантом и характерным видом класса *Scheuchzerio caricetea* — *Sphagnum lindbergii*, также с низким обилием, но постоянно встречается печеночник *Gymnocolea inflata*, диагностический вид одноименного варианта. Всего в комплексе отмечен 71 таксон: сосудистых — 17 видов (в том числе кустарников — 1, кустарничков — 8, трав — 8), мохообразных — 24, лишайников — 31. Число таксонов в сообществах — 13–43 (в среднем 27), на буграх видовой состав богаче: 31–43 вида (в среднем 35), а в топях — 13–26 (в среднем 19).

Структура. Микрорельеф сформирован округлыми оторфованными песчаными бугорками 0.2–0.4 м выс. и 0.2–1.0 м в диам., реже вытянутыми, размером 0.7×1.0 м. Бугры расположены на площадках в трех вариантах: хаотично по отдельности, либо цепочкой, в виде гряд 1–6 м дл. и до 1 м шир., либо как единая структура размерами 0.2–0.4 м в выс. и до 2 м в диам., состоящая из нескольких бугорков, при этом в двух последних случаях каждый бугор в скоплении визуальнo отличим от соседних. Часть бугров покрыта мхами (дерновинками *Dicranum elongatum*, *Pleurozium schreberi*) и кустарничками с небольшой долей лишайников в покрове, но большинство бугров на площадках покрыты светлоокрашенной лишайниковой дерниной. Кустарники и кустарнички (*Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum decumbens*) произрастают на бортах бугров, в небольших (менее 5 см) понижениях на их вершинах, на низких буграх (до 20 см выс.) они занимают и поверхность. На пробных площадках располагалось до 10–15 бугров разных размеров. Как правило, на лишайниковых буграх более 20 см выс. проявляется определенная закономерность в размещении разных видов лишайников. Так, их вершину покрывает *Cladonia arbuscula* (с небольшим обилием в дернине встречается *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis* и *Cladonia rangiferina*), а ниже, по бортам, в виде пятен или широкой полосой доминирует *Cladonia rangiferina*, хорошо различимая по сероватой окраске. На более низких лишайниковых буграх (до 20 см выс.) такой закономерности не наблюдается, *Cladonia rangiferina* формирует сплошной покров на их поверхности, либо содоминирует с другими видами. На подошве большинства бугров вне зависимости от их высоты почти сплошной полосой произрастают *Sphagnum lindbergii* или *Sphagnum balticum* вместе с печеночными мхами, под ветвями кустарничков формирует небольшие отдельные куртинки *Cladonia stricta*, которую нельзя встретить на более высоких частях бугров. В топях доминирует

Sphagnum lindbergii, создающий сплошной моховой покров на большей их части на каждой пробной площадке, содоминант — небольшой печеночник *Gymnocolea inflata*, который в некоторых частях площадок образует сплошной покров в понижениях между соседними буграми.

Экология и местоположение. Сообщества занимают ровные заболоченные понижения на подошвах склонов песчаных террас и представляют собой, возможно, стадию разрушения их периферийных частей. Такие понижения образуются по берегам озер, где сразу за бугристыми комплексами до берега озера продолжают сообщества, целиком сформированные топями, занятыми ценозами асс. *Caricetum rariflorae-Sphagnetum lindbergii*, в которых бугры уже не встречаются (Лавриненко и др., 2016).

Изученные растительные сообщества отнесены к четырем ассоциациям четырем классам.

Продромус растительности бугристых комплексов восточноевропейских тундр

Класс *Carici arctisibiricae-Hylocomietea alaskani* Matveyeva et Lavrinenko 2016 cl. prov.

Порядок ?

Союз ?

Асс. *Dryado octopetalae-Hylocomietum splendidis* Andreev ex Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Субасс. *caricetosum capillaris* Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Класс *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* Ohba 1974

Порядок *Kobresio-Dryadetalia* (Br.-Bl. 1948) Ohba 1974

Союз *Caricion nardinae* Nordh. 1935

Асс. *Hedysaro arctici-Dryadetum octopetalae* Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2014

Субасс. *bistortetosum majoris* Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2014

Класс *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Порядок *Sphagnetalia magellanici* (Pawl. 1928) Kästn. et Flöss. 1933

Союз *Rubo chamaemori-Dicranion elongati* Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Асс. *Rubo chamaemori-Dicranetum elongati* Dedov ex Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Субасс. *caricetosum rariflorae* Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Класс *Scheuchzerio caricetea nigrae* (Nordh. 1936) Tx. 1937

Порядок *Scheuchzerietalia palustris* Nordh. 1936

Союз *Scheuchzerion palustris* Nordhagen ex Tx. 1937 (syn. *Sphagnion baltici* Kustova 1987 ex Lapshina 2010)

Асс. *Carici rariflorae-Sphagnetum lindbergii* Andreev ex Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2016

Вар. *Gymnocolea inflata*

5.2 Видовой состав и пространственное распределение растительных микрогруппировок в бугристых комплексах

Полные описания на пробных площадках, выполненные на разных элементах рельефа — буграх и понижениях — позволили выявить закономерности в пространственном распределении групп видов в бугристых комплексах.

О-в Долгий: ассоциация *Hedysaro arctici–Dryadetum octopetalae*, диагностические виды которой приурочены к разным положениям рельефа (Табл. 1). Кустарнички *Vaccinium uliginosum* и *Cassiope tetragona* с большей константностью встречены на буграх, причем последний приурочен даже не к поверхности бугров, а к их бортам, опоясывая их своими куртинами и придавая сообществу легко узнаваемый внешний вид. Остальные диагностические виды — травы, которые произрастают исключительно на пятнах и в ложбинах между буграми: *Armeria labradorica*, *Juncus biglumis*, *Hedysarum arcticum*, *Pinguicula alpina*, *Tofieldia pusilla*. Диагностические виды субассоциации *bistortetosum majoris* приурочены к буграм — это в первую очередь светлоокрашенные кустистые лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. amaurocraea*, *C. rangiferina* и *Sphaerophorus globosus*, которые произрастают зачастую с высоким обилием (1–2b) на оторфованной дернине. Региональные константные виды союза *Caricion nardinae* встречаются либо только на буграх (кустистые лишайники *Alectoria nigricans*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata* и *Bryocaulon divergens*), либо — на всех элементах микрорельефа (буграх, пятнах и ложбинах), но с большим обилием или константностью на буграх (лишайники *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* и кустарничек *Salix reticulata*). Из группы видов союза лишь два таксона приурочены к понижениям: накипной лишайник *Lecanora epybrion* — к поверхности пятен, и мох *Hypnum bambergi* — к ложбинам. Из видов, которые не отмечены авторами ассоциации как характерные для какого-либо синтаксона, можно выделить группу константных видов для мохово-лишайниковой дернины на буграх: это кустарнички *Salix polaris* и *Vaccinium vitis-idaea*, осока *Carex arctisibirica*, мхи *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Polytrichum hyperboreum*. Все эти виды встречаются, хоть и с низким обилием, исключительно на буграх. Группа константных видов пятен и ложбин включает гемикальцефитные травы *Carex capillaris* и *Draba pohlei*, гигрофитные мхи, формирующие плотные дерновинки — *Brachythecium mildeanum*, *Oncophorus wahlenbergii*, а также накипные лишайники, произрастающие на открытом грунте — *Bilimbia lobulata*, *Pertusaria oculata*. Отдельно можно выделить два таксона, которые отмечены только в ложбинах, либо встречаются там с наибольшим обилием: *Saxifraga aizoides* и *S. hirculus*. По вертикальной структуре

покров бугров и понижений (пятен и ложбин) отличается: на буграх сформирован напочвенный мохово-лишайниковый покров около 3 см выс. и ярус кустарничков — около 7-8 см выс., на понижениях ярус общий, смешанный по жизненным формам.

П-ов Болванский: группа диагностических видов асс. *Dryado octopetalae-Hylocomietum splendidis* — кустарнички *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*, *S. hastata*, встречается с одинаковой константностью как на буграх, так и на пятнах (Табл. 2). Виды субассоциации *caricetosum capillaris*, напротив, приурочены строго к поверхности пятен, где встречаются с высокими (III-V) константностью и средним обилием. Таксоны высших единиц — союзов *Rubo chamaemori-Dicranion elongati* и *Loiseleurio-Arctostaphylion*, а также классов *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* и *Carici arctisibiricae-Hylocomietea alaskani* распространены на обоих элементах рельефа, однако более высокие баллы константности (IV-V) имеют в микрогруппировке на буграх. Так же, как и в комплексах на о-ве Долгий, здесь выделены группы константных видов, приуроченных к разным элементам рельефа. На буграх (как правило, на их вершинах), произрастают кустистые лишайники, в большинстве своем светлоокрашенные — *Cladonia arbuscula*, *Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*, *Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria cucullata*, *Flavocetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, которые определяют внешний облик сообщества. С более низким обилием на буграх встречены мхи *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum strictum*, которые формируют плотную моховую дернину под талломами лишайников. Для микрогруппировок пятен характерен постоянный видовой состав, в который входят всего три вида травянистых растений — *Juncus biglumis*, *J. triglumis* и *Bartsia alpina*, мелкие мхи, занимающие обнаженный субстрат — доминант *Bryum rutilans*, *Gymnomitrium concinatum*, *Hypnum bambergeri*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Ortothecium strictum*, *Pellia neesiana*, а также лишайники *Cladonia chlorophaea*, *Bilimbia lobulata* и *Solorina soccata*.

О-в Ловецкий: комплексы торфяников значительно отличаются от двух вышеописанных комплексов по типу растительности, однако и в них растительный покров дифференцирован по видовому составу на буграх и в топях (Табл. 3). Виды диагностической комбинации асс. *Rubo chamaemori-Dicranetum elongati* встречаются как на буграх, так и в топях, но на дренированных положительных формах рельефа их константность и обилие выше, чем в понижениях — к этой группе относятся *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium vitis-idaea*, а также лишайники *Cladonia arbuscula* и *Cetraria islandica*, которые константны на поверхности бугров, но встречаются и в топях с крайне низким обилием (+). Другие диагностические виды лишайников — *Cladonia rangiferina*, *Cladonia stellaris* и *Flavocetraria nivalis*, а также мох *Dicranum*

elongatum, который не встречается в переувлажненных местообитаниях — произрастают исключительно на буграх. В этих комплексах есть всего один вид с высокой константностью на обоих элементах рельефа — осока *Carex rariflora* (диагностический вид одноименной субассоциации). Группы видов, приуроченных к элементам микрорельефа, распределены следующим образом: на дренированных торфяных буграх произрастают виды класса *Oxycocco-Sphagnetea* олиготрофных верховых болот — кустарник *Betula nana*, кустарнички *Andromeda polifolia*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, и *Sphagnum balticum*, который образует латки (до 20 см в диам.) на бортах бугров или в неглубоких выемках между соседними буграми. В топях эти виды тоже встречаются, но с гораздо меньшей константностью и низким (+, 1) обилием. Виды, приуроченные строго к топям, наоборот, для бугров не характерны даже в единичных экземплярах — это доминант *Sphagnum lindbergii*, осока *Carex rotundata* и мох *Polytrichum jensenii*, которые индицируют высшие синтаксоны растительности минеральных болот, а также *Gymnocolea inflata*.

Распределение микрогруппировок растительности во всех изученных комплексах подчиняется одной и той же закономерности: на буграх и на понижениях между ними (пятнах суглинка, ложбинах или топях) они значительно различаются по видовому составу. Значения индекса Серенсена-Чекановского, рассчитанные для групп на буграх и понижениях для каждого комплекса, во всех случаях не превышают 0.62, что говорит о невысоком видовом сходстве.

Наименьшее значение характерно для комплексов на о-ве Долгий — для бугров и понижений (щебнисто-суглинистых пятен и ложбин) оно составило 0.39. Поскольку в этих сообществах понижения относятся к двум типам, индекс для них был рассчитан по отдельности: для покрытых дерниной бугров и щебнисто-суглинистых пятен значение составило 0.35, бугры и ложбины между ними отличаются сильнее — 0.23.

Наиболее высокое значение сходства видового состава микрогруппировок характерно для сообществ на п-ове Болванский (0.62), что можно объяснить небольшим перепадом высот между элементами рельефа (в среднем 0.4 м), и тем, что на небольших бугорках на поверхности пятен поселяются типичные виды мохово-лишайниковой дернины бугров.

В торфяниках на о-ве Ловецкий значение сходства покрова бугров и топей близкое (0.58), поскольку многие виды произрастают как на буграх, так и в топях.

Исходя из низкой степени видового сходства между группировками на разных элементах рельефа, можно утверждать, что все три изученных типа растительности

действительно представляют собой комплексы, состоящие из двух не похожих между собой компонентов — сообществ бугров и межбугровых понижений.

Растительность на буграх во всех трех комплексах имеет ряд общих видов, в основном это широко распространенные тундровые таксоны (26 видов), которые произрастают в различных сообществах: *Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, виды рода *Cladonia*, *Cetraria islandica*, *Dicranum majus*, *Dicranum elongatum*. При этом, в каждом комплексе имеется набор уникальных видов: на буграх на о-ве Долгий — это *Cassiope tetragona*, *Silene acaulis*, *Carex redowskiana* и *Saxifraga oppositifolia*; на буграх в пятнистых тундрах на п-ове Болванский — *Arctous alpina*, *Salix hastata*, *Festuca ovina* и *Petasites frigidus*; на буграх торфяников о-ва Ловецкий — *Andromeda polifolia*, *Carex rariflora*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia subfurcata*, *Dicranum laevidens* и *Sphagnum compactum*.

Видовое сходство между растительностью бугров на о-ве Долгий и п-ове Болванский достаточно высокое (17 видов), в частности: *Dryas octopetala*, *Bistorta vivipara*, *Equisetum scirpoides*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*. Флористическое сходство между сообществами на буграх на о-ве Ловецкий и микрогруппировками на буграх на п-ове Болванский обеспечивают 8 видов, в том числе *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus* и *Cladonia stellaris*. Из-за большой разницы в экологических условиях на буграх торфяных болот и на буграх на о-ве Долгий общих видов нет, за исключением уже перечисленных широко распространенных таксонов.

Для микрогруппировок на пятнах суглинка и сообществ в топях торфяников общий вид всего один — *Vaccinium uliginosum*, который встречается там и там с большей константностью. В растительности каждого из пониженных элементов микрорельефа есть группа уникальных видов: для топей в торфяниках это — *Carex rariflora*, *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Cetrariella delisei* и *Sphagnum compactum*; на пятнах суглинка в зональных комплексах п-ова Болванский — *Carex capillaris*, *Juncus triglumis*, *Bryum rutilans*, *Gymnomitrium concinatum*, *Hylocomium splendens* и *Pohlia filum*. Микрогруппировки на щебнисто-суглинистых пятнах и в ложбинах на о-ве Долгий по флористическому составу различаются слабо — на обоих пониженных элементах рельефа растут одни и те же 9 видов: *Carex misandra*, *Saxifraga aizoides*, *Pertusaria oculata*, *Bilimbia lobulata*, *Brachythecium mildeanum* и др. На щебнисто-суглинистых пятнах помимо этой группы встречаются только *Flavocetraria nivalis* и *Silene acaulis*, которые заселяют открытый субстрат с мохово-лишайниковой дернины вокруг пятна, в межбугровых ложбинах — *Saxifraga hirculus* и *Bryum pseudotriquetrum*.

Общих видов между растительным покровом топей и суглинистых пятен в зональных комплексах всего десять, все они встречаются со средней константностью: *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex arctisibirica* и *Cladonia arbuscula*. Еще 13 видов произрастают на поверхности пятен в комплексах на п-ове Болванский и о-ве Долгий, и не встречаются в топях с торфяными почвами — это травы *Bistorta vivipara*, *Juncus biglumis*, *Tofieldia pusilla*, мхи *Hypnum bambergeri*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tomentypnum nitens* и накипной лишайник *Cladonia pocillum*. Общие таксоны в микрогруппировках на пятнах на п-ове Болванский и на о-ве Долгий — это по большей части виды, которые колонизируют открытый субстрат по трещинам в грунте или с периферийных частей пятен: *Dryas octopetala*, *Equisetum arvense*, *Thamnia vermicularis* и *Ochrolechia androgyna*. Характерный для микрогруппировок пятен лишайник *Lecanora epibryon* с большей константностью произрастает на пятнах на о-ве Долгий, а в зональных комплексах был встречен относительно редко.

Таким образом, сообщества и микрогруппировки на разных элементах рельефа во всех изученных комплексах обладают разной степенью сходства видовой сходства. На буграх оно обеспечено видами с широким распространением в тундровой зоне, растительность бугров в пятнистых тундрах на п-ове Болванский и тундрах на о-ве Долгий близок по видовому составу, в отличие от оторфованных бугров болотных комплексов. Микрогруппировки на суглинистом субстрате (пятнах и межбугровых понижениях) ожидаемо более схожи по видовому составу между собой, чем с осоково-сфагновыми сообществами топей болот. В видовом составе микрогруппировок на пятнах щебнистого суглинка и в ложбинах комплексов на о-ве Долгий значительной разницы не выявлено.

Стоит отметить, что с синтаксономической точки зрения комплексами считаются только торфяники на о-ве Ловецкий — растительные группировки на буграх и в топях изначально были описаны как две ассоциации, принадлежащие к двум разным классам растительности (Лавриненко, Лавриненко, 2015; Лавриненко и др., 2016). В свою очередь, бугристые комплексы как на о-ве Долгий, так и на п-ове Болванский описаны как единые синтаксоны. На о-ве Долгий — как асс. *Hedysaro arctici–Dryadetum octopetalae*, а субасс. *bistortetosum majoris* выделена для отражения двух особенностей: наличия бугров и высокого обилия *Cassiope tetragona* на их бортах. Разница в распределении видов по элементам микрорельефа отражена в составе диагностических видов ассоциации. Пятнистые тундры п-ова Болванский также принадлежат к одной ассоциации с суглинистыми пятнами и буграми вокруг них — *Dryado octopetalae–Hylocomietum splendidis*, а субасс. *caricetosum capillaris* выделена для сообществ на делювиальных

шлейфах в Малоземельской и Большеземельской тундре, где на пятнах суглинка преобладает микрогруппировка с *Carex capillaris*.

5.3 Гетерогенность растительного покрова на разных элементах рельефа в бугристых комплексах

Рамочные описания, выполненные на буграх, бортах бугров и понижениях, объединены в микрогруппировки по сходству видового состава и обилию-константности некоторых видов для того, чтобы оценить гетерогенность растительного покрова каждого из элементов микрорельефа в бугристых комплексах, а также для более подробного анализа распределения видов в сообществах.

Для покрова комплексов на о-ве Долгий всего выделено 15 микрогруппировок — 5 на поверхности бугров, 4 на бортах бугров, 3 на щебнисто-суглинистых пятнах и две — в межбугровых ложбинах (Табл. 4). Число видов, общих для всех элементов микрорельефа, невелико — это *Equisetum scirpoides*, *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*. Все микрогруппировки на поверхности бугров характеризуются схожим видовым составом и высоким обилием или константностью (III-V) лишайников и мхов. Выделен ряд видов, приуроченных к поверхности бугров, которые не встречаются в других частях комплексов: это *Bistorta major*, лишайники *Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens* и *Dactylina arctica*, мхи *Aulacomnium turgidum* и *Rhytidium rugosum*. Покров бортов разных экспозиций по составу отличается от горизонтальной поверхности бугров: здесь доминирует кустарничек *Cassiope tetragona*, который на этом элементе рельефа обладает наибольшим суммарным покрытием. На невысоких буграх, где борта не заняты зарослями кассиопеи, произрастают лишайники, «спускающиеся» с поверхности бугров. В растительном покрове пятен щебнистого суглинка микрогруппировки обладают устойчивым набором собственных видов: травы *Pinguicula alpina* и *Tofieldia pusilla*, *Saxifraga aizoides*, лишайники *Cladonia pocillum*, *Pertusaria oculata*, *Lecanora epibryon*, мхи *Cirriphyllum cirrosum*, *Gymnomitrium concinatum*, *Hypnum bambergeri*. К ложбинам между буграми приурочены травы *Carex misandra*, *Saxifraga oppositifolia*, мох *Brachythecium mildeanum*, которые практически не произрастают за их пределами и отличают их от группировок других элементов рельефа. Накипной лишайник *Bilimbia lobulata* не отмечен в рамочных описаниях за пределами межбугровых понижений, однако был встречен на щебнисто-суглинистых пятнах в пределах пробных площадок.

Схожей закономерности подчиняется распределение видов по элементам рельефа в комплексах на п-ове Болванский, но здесь высота бугров вокруг пятен недостаточно велика для того, чтобы на их бортах сформировались микрогруппировки, отличающиеся по составу от таковых на поверхности бугров. Видовой состав растительного покрова на

поверхности и бортах бугров сформирован в целом одним и тем же набором видов. Некоторые из них более константны и обильны на поверхности бугров, чем на их бортах, однако, встречаются на обоих элементах рельефа, например, кустарничек *Vaccinium vitis-idaea*, осока *Carex arctisibirica* лишайники *Cladonia amaurocraea*, *Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria nivalis*, и мох *Ptilidium ciliare*, для меньшего числа видов характерно обратное соотношение (кустарничек *Dryas octopetala* и мхи *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*). Также из-за небольшой разницы в размерах элементов рельефа пятна суглинка отличаются по составу от бугров, но не столь значительно, как в комплексах на о-ве Долгий. На пятнах произрастают виды, характерные для растительности бугров: *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Salix hastata*, осока *Carex arctisibirica*, они занимают небольшие (до 10 см в диам.) бугорки на поверхности зарастающих пятен, или торцы «ступеней» грунта на активных пятнах, где на поверхность недавно изливался суглинок. Выделение микрогруппировок растительности позволило разделить покровы пятен по стадиям сукцессии: от слабозаросших пятен, где преобладают мохообразные и накипные лишайники (Табл. 5, № 24, 26–28), до наиболее постоянной в изученных сообществах группы (Табл. 5, № 25) с полным составом видовой комбинации субасс. *D.o.–H.s. caricetosum capillaris* — *Carex capillaris*, *Pinguicula vulgaris*, *Salix reticulata* и *Tofieldia pusilla*.

В бугристых торфяниках на о-ве Ловецкий растительный покров на поверхности бугров достаточно однородный (выделено только три микрогруппировки) и ожидаемо сформирован кустарничками, лишайниками и мхами, типичными для растительности верховых олиготрофных болот (Табл. 6). На поверхности бугров нет константных видов, приуроченных только к этому элементу рельефа. К бортам (преимущественно к основаниям бугров) приурочены мхи: *Sphagnum balticum*, *Polytrichum jensenii*, *Warnstorfia exannulata*. В отличие от зональных бугристых комплексов, на бортах бугров в торфяниках есть микрогруппировки, как сходные по составу с покровом поверхности бугров, так и совершенно от них отличающиеся, хотя бугры здесь в среднем невысокие (0.3 м в выс.). Так, на некоторых бортах произрастают виды мохово-лишайниковой дернины с поверхности бугров (*Cladonia arbuscula*, *Cladonia rangiferina*, *Flavocetraria nivalis*, *Dicranum elongatum*), на других развивается покров из криофильных видов: *Cetrariella delisei*, *Gymnocolea inflata* и *Kiaeria glacialis*. Общих видов между поверхностью и бортами бугров достаточно много, в первую очередь это кустистые лишайники, которые плотной дерниной покрывают бугры вместе с бортами целиком, а также *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Pleurozium schreberi*. В большинстве микрогруппировок в топях между буграми доминирует *Sphagnum lindbergii*, высокой

константностью обладает *Gymnocolea inflata*, однако нельзя говорить о гомогенности их состава: по содоминантам сфагнума и другим константным видам выделено шесть групп (Табл. 6, № 39–44). На всех элементах рельефа константны только два вида — осока *Carex rariflora* и кустарничек *Empetrum hermaphroditum*.

Несмотря на то, что в составе всех изученных комплексов присутствуют общие виды, общих микрогруппировок на буграх и на пятнах между разными комплексами выделить не удалось (Рис. 5). Видовое сходство между микрогруппировками пятен и бугров в пределах каждого комплекса выше, чем между микрогруппировками покрова этих элементов рельефа в разных сообществах.

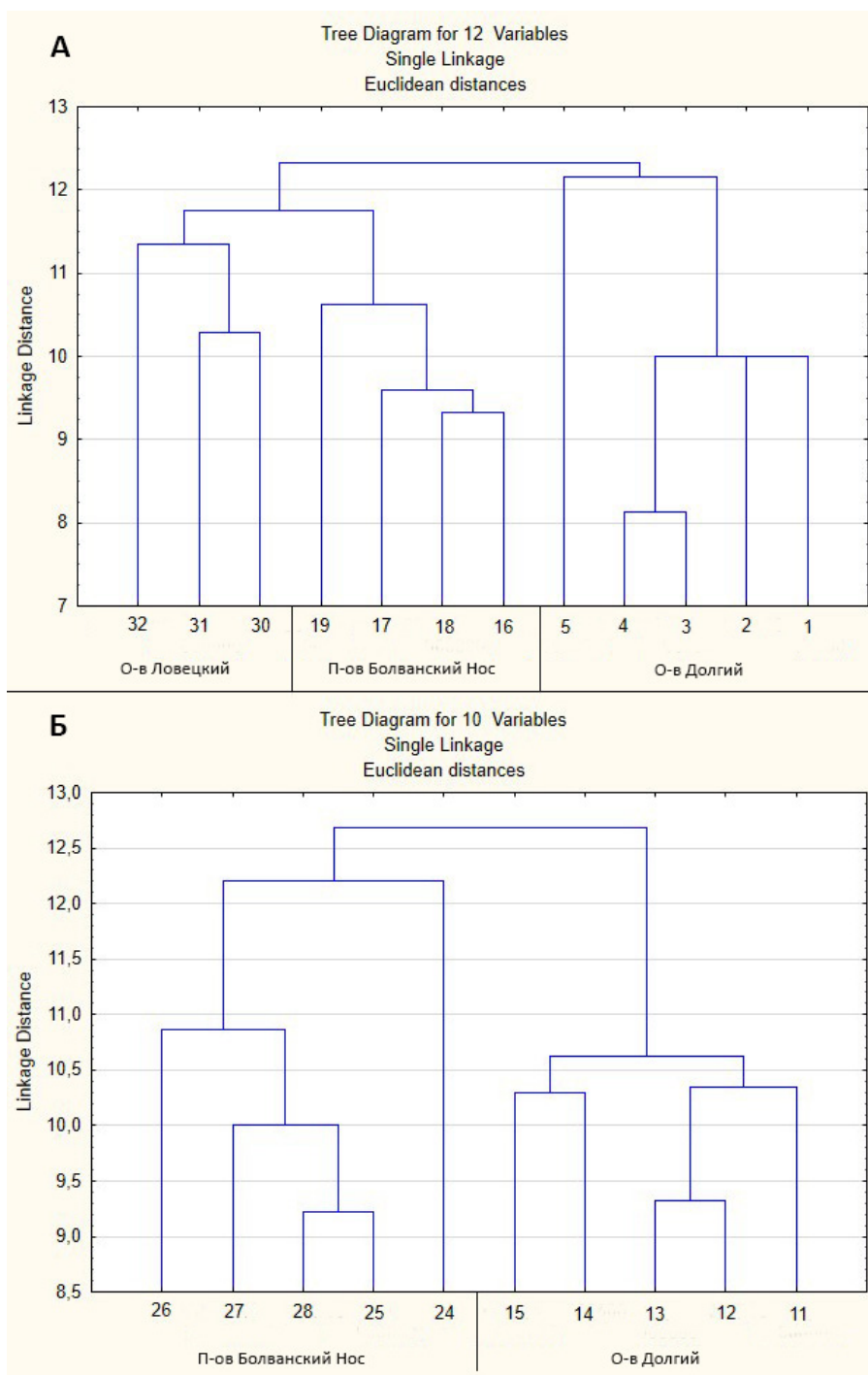


Рис. 5. Результат кластерного анализа, выполненного для группировок рамочных описаний на поверхности бугров (А) и пятен (Б) во всех изученных комплексах. Цифрами указаны номера группировок (см. Табл. 4, 5, 6)

5.4 Взаимосвязь экологических факторов местообитаний и растительного покрова на разных элементах рельефа в бугристых комплексах

Разница в видовом составе растительности бугров и межбугровых понижений (пятен, ложбин и топей) вызвана неодинаковым влиянием факторов среды на растительный покров на разных положениях рельефа. Для того, чтобы оценить взаимосвязи факторов местообитаний и микрогруппировок растительности, выполнили факторный анализ полных геоботанических описаний на буграх и понижениях во всех районах исследований (Рис. 6).

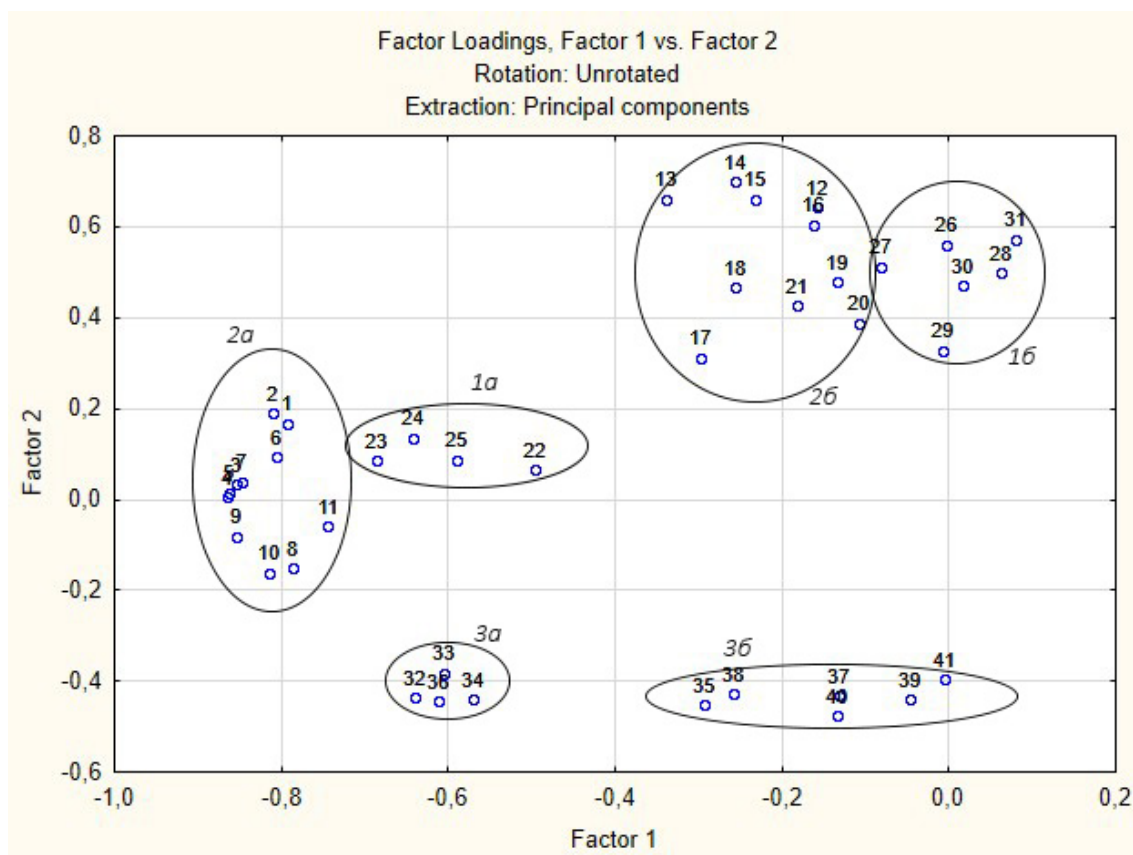


Рис. 6. Результат факторного анализа, выполненного на основе полных описаний на буграх и понижениях: 1а — бугры на п-ове Болванский, 1б — пятна там же; 2а — бугры на о-ве Долгий, 2б — пятна там же; 3а — бугры на о-ве Ловецкий, 3б — топи там же.

Описания на буграх и понижениях отличаются между собой по видовому составу, и, следовательно, по своему положению в ординационном пространстве. На горизонтальной оси, которая коррелирует с ведущим фактором среды, крайние значения занимают кластеры дренированных бугров на п-ове Болванский в левой части оси, в правой же части — микрогруппировки пятен на о-ве Долгий, где обильны некоторые гигрофитные виды мхов, в том числе *Oncophorus wahlenbergii*, и переувлажненных сфагновых топей в торфяниках. Можно предположить, что ведущий фактор, определяющий наибольшее разнообразие растительности — это увлажнение субстрата. Пятна суглинка, также, как и топи, являются более увлажненным элементом рельефа, чем

бугры, поскольку в холодный период именно в понижениях скапливается снег, а талая и дождевая вода обеспечивает дополнительное увлажнение субстрата. Вертикальная ось на графике обозначает второй по степени влияния фактор, которым, вероятно, является кислотность субстрата. По оси этого фактора группировки распределены от бугров и топей в торфяниках, где произрастают ацидофильные болотные виды, до группировок пятен на о-ве Долгий и п-ове Болванский с гемикальцефитными видами сосудистых растений.

Чтобы убедиться, что оси ординационного пространства действительно коррелируют с факторами увлажнения и кислотности субстрата, выполнена прямая ординация групп рамочных описаний на поверхности бугров, их бортах, и понижениях по этим же факторам с использованием индикаторных значений Элленберга.

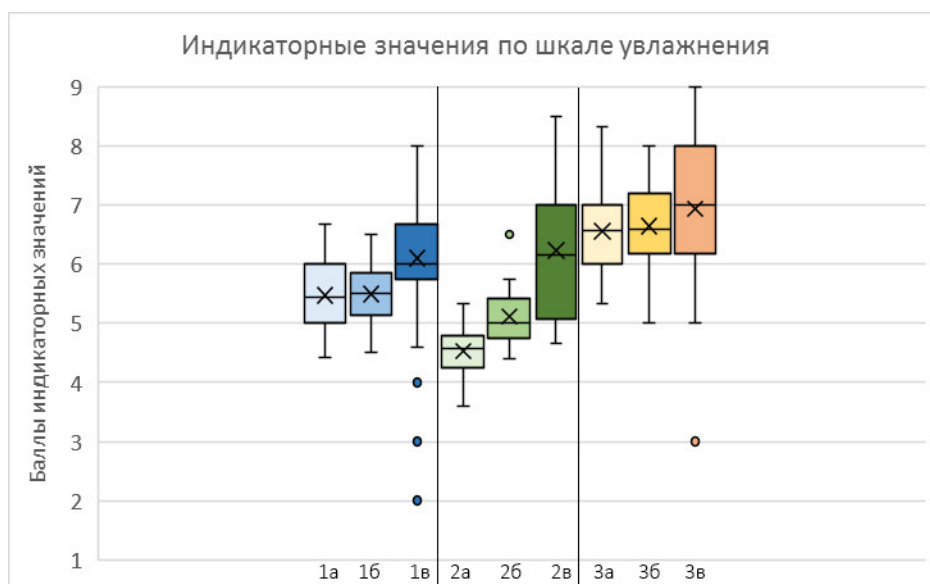


Рис. 7. Средние индикаторные значения для группировок по шкале увлажнения. Цифрами обозначены районы исследования: 1 — о-в Долгий, 2 — п-ов Болванский, 3 — о-в Ловецкий; буквами: 1 — поверхность бугров, 2 — борта, 3 — понижения (пятна или топи).

По медиане индикаторных значений увлажненности (Рис. 7) растительный покров всех изученных комплексов относится к категории индикаторов средневлажных («свежих») и влажных местообитаний (баллы по шкале увлажненности — 4–7). Наиболее низкие значения (среднее 4.5) характерны для поверхности бугров и бортов на п-ове Болванский, наиболее высокое — для группировок в топиях торфяников (среднее 7.0). Между группировками на разных положениях рельефа в пределах комплексов на о-ве Долгий и на о-ве Ловецкий разница составляет менее одной ступени по шкале увлажненности, даже в пределах торфяников, где переувлажненные топи соседствуют с относительно дренированными вершинами бугров. Значительная разница между

индикаторными баллами группировок бугров, бортов и пятен характерна только для зональных бугристых комплексов п-ова Болванский.

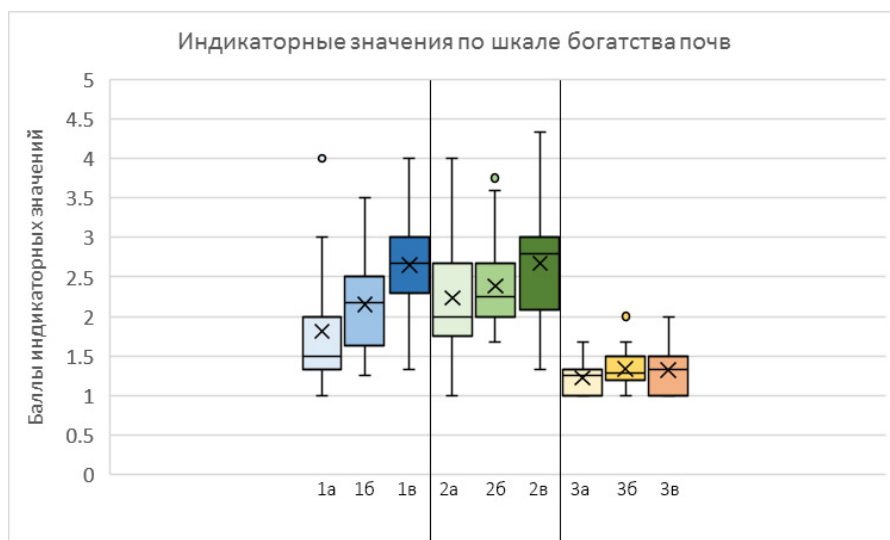


Рис. 8. Средние индикаторные значения для группировок по шкале богатства почвы. Цифрами обозначены районы исследования: 1 — о-в Долгий, 2 — п-ов Болванский, 3 — о-в Ловецкий; буквами: 1 — поверхность бугров, 2 — борта, 3 — понижения (пятна или топи).

По шкале богатства почвы азотом (Рис. 8) значительной разницы в средних индикаторных значениях не выявлено. Тундровые почвы бугристых комплексов в целом характеризуются как бедные и очень бедные. В целом группировки на пятнах индицируют несколько более богатые почвы, чем на буграх, в особенности в комплексах на о-ве Долгий. Органогенные почвы торфяников на буграх, бортах и в топях характеризуются как крайне бедные азотом, поскольку в торфяных почвах азот в доступной растениям форме практически отсутствует.

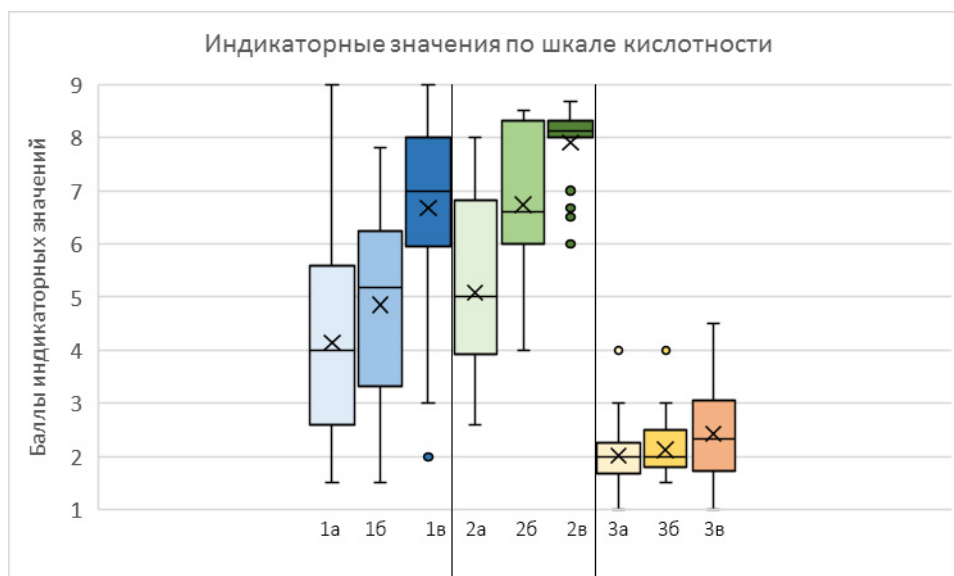


Рис. 9. Средние индикаторные значения для группировок по шкале кислотности субстрата. Цифрами обозначены районы исследования: 1 — о-в Долгий, 2 — п-ов Болванский, 3 — о-в Ловецкий; буквами: 1 — поверхность бугров, 2 — борта, 3 — понижения (пятна или топи).

По результатам расчета индикаторных значений для группировок по шкале кислотности грунта (Рис. 9) в комплексах на о-ве Долгий и п-ове Болванский растительные группировки на буграх относятся к индикаторам кислых и умеренно кислых почв (баллы по шкале Элленберга — 4 и 5, соответственно), а на пятнах суглинка — к слабощелочным на п-ове Болванский, и к слабокислым и слабощелочным почвам на о-ве Долгий, несмотря на выходы карбонатных пород на острове. В комплексах на о-ве Ловецкий все группировки индицируют сильнокислые почвы вне зависимости от положения в рельефе.

Стоит отметить, что группировки на буграх и на понижениях занимают краевые положения на шкале по своим средним индикаторным значениям, а группировки на бортах — промежуточное, что объясняется «выпадением» из их состава некоторых видов, приуроченных исключительно к поверхности бугров.

Поскольку индикаторные значения Элленберга все же не рекомендуется применять за пределами исходного региона (Центральной Европы) без корректировки или подтверждения полевыми данными (Ellenberg, 1991), приведены результаты измерений кислотности субстрата на пробных площадках о-ва Ловецкий и п-ова Болванский. В целом расчет средних индикаторных значений для группировок на разных элементах рельефа соотносится с данными, полученными в поле. В комплексах на о-ве Ловецкий почвы торфяные с сильнокислой реакцией — значение pH составило от 3.70 до 3.92 в топах и 4.27–4.43 — на буграх. Почвы суглинистых пятен на п-ове Болванский обладают в разной степени щелочной реакцией: значения кислотности варьировали от 7.25 до 8.48.

Некоторые абиотические факторы, которые оказывают влияние на растительный покров, не находят однозначного отражения в результатах ординации, в частности — температурный режим и относительная влажность атмосферного воздуха на поверхности растительного покрова. Стоит отметить, что данные о суточном ходе температуры и влажности, приведенные в работе, ориентировочные, поскольку не весь период измерений в обоих районах прошел при устойчивой ясной погоде. Такие метеоусловия значительно сглаживают колебания параметров воздуха (Дашко, 2005), тем не менее нам удалось выявить некоторые особенности температурного режима на разных положениях рельефа.

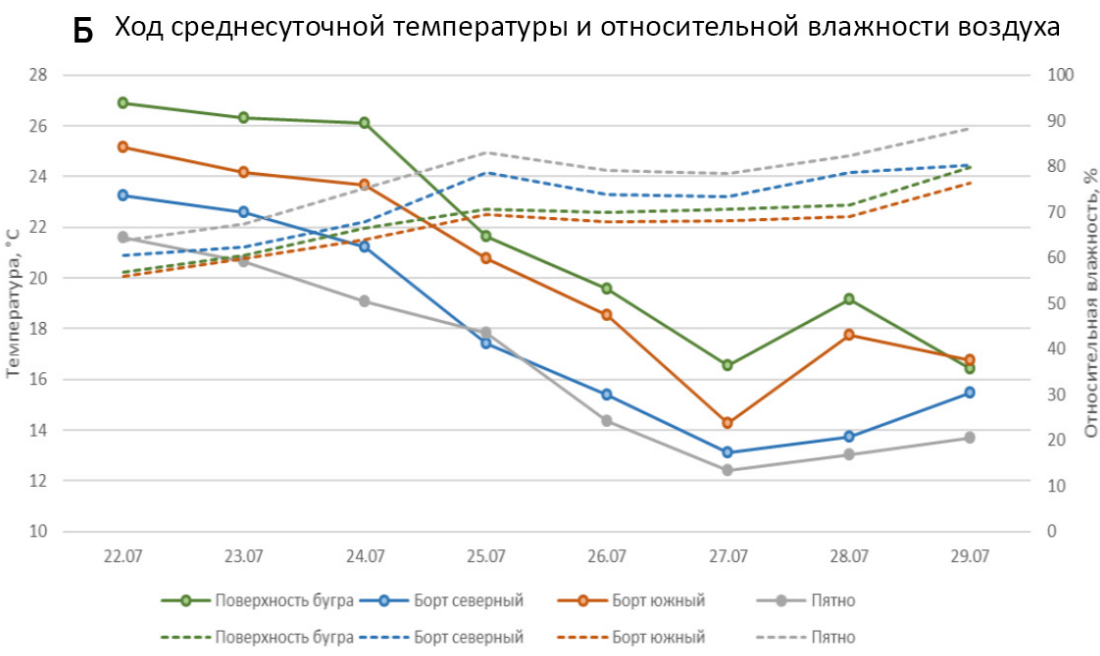
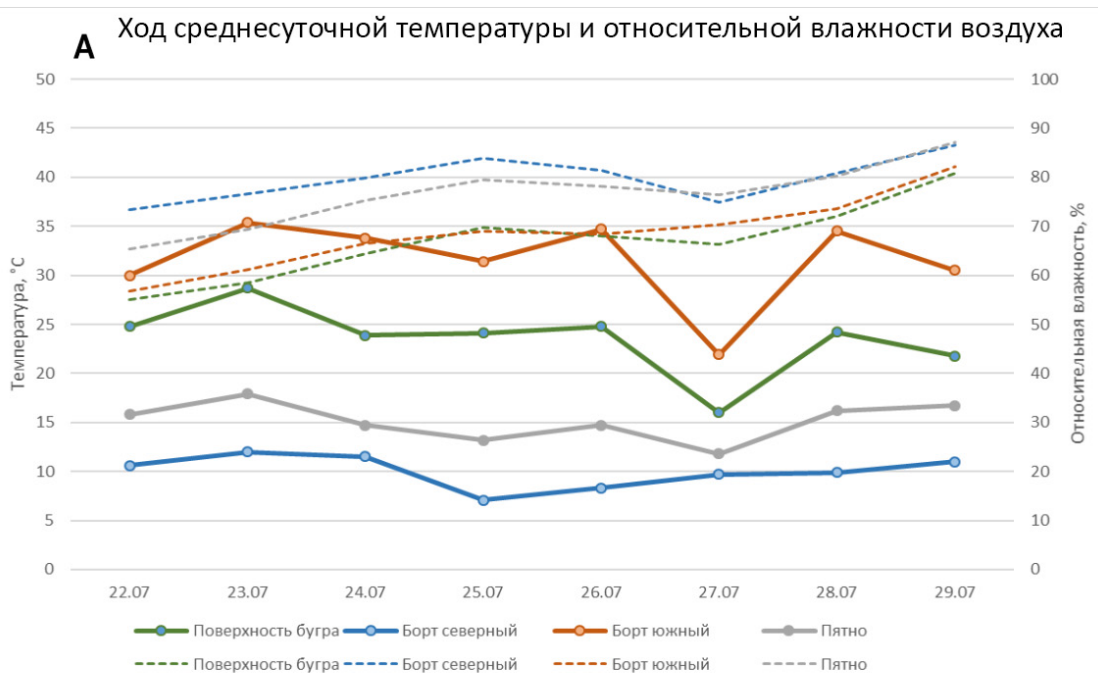


Рис. 9. Ход среднесуточной температуры и относительной влажности воздуха на пробных площадках на п-ове Болванский на примере оп. Б1 (А) и оп. Б2 (Б)

Температура воздуха в период наблюдений на п-ове Болванский (23.06.20–08.07.20) изменялась от 7.0–12.4 °С ночью до 26.9–35.4 °С днем (Рис. 9). Относительная влажность воздуха варьировала на п-ове Болванский от 14.5 % до 90.5 % (в среднем за весь период 69.8 %). На диаграммах хода среднесуточных температур на пробных площадках п-ова Болванский показано, что в ясную погоду более высокие температуры воздуха характерны для бортов южной экспозиции — в среднем температура составила 18–19 °С, максимум за период наблюдений равен 35.4 °С. На этом же положении зафиксирована наименьшая относительная влажность воздуха (в среднем около 75 %).

Напротив, понижения и борта северной экспозиции менее всего прогреваются в течение суток: средняя температура за период измерений составила 14.6 °С на обоих положениях, максимальная — 12.0 °С на северных бортиках и 17.9 °С на пятнах. Такая температура воздуха над поверхностью растительного покрова на северных бортах бугров объясняется их экспозицией, на пятнах — вероятно, относительно высоким альбедо обнаженного суглинка. Средняя влажность воздуха на этих положениях выше, чем на прогретых южных бортах (в среднем 87 %).

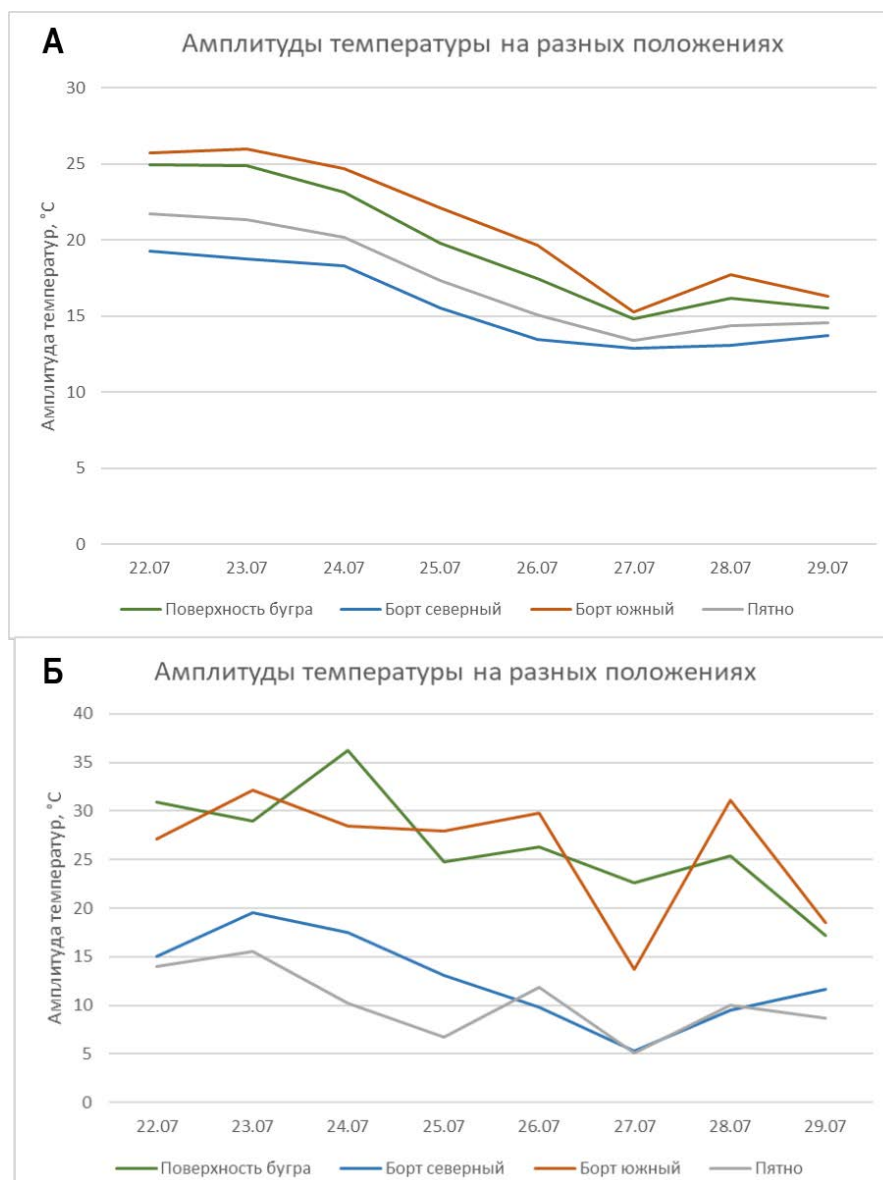


Рис. 10. Амплитуды суточных температур на пробных площадках на п-ове Болванский на примере оп. Б1 (А) и оп. Б2 (Б)

Поскольку склоны бугров южной экспозиции и поверхности бортов в зональных комплексах в течение дня прогреваются сильнее, амплитуды суточной температуры воздуха на этих положениях в среднем выше, чем на поверхности пятен и на северных бортах (Рис. 10)

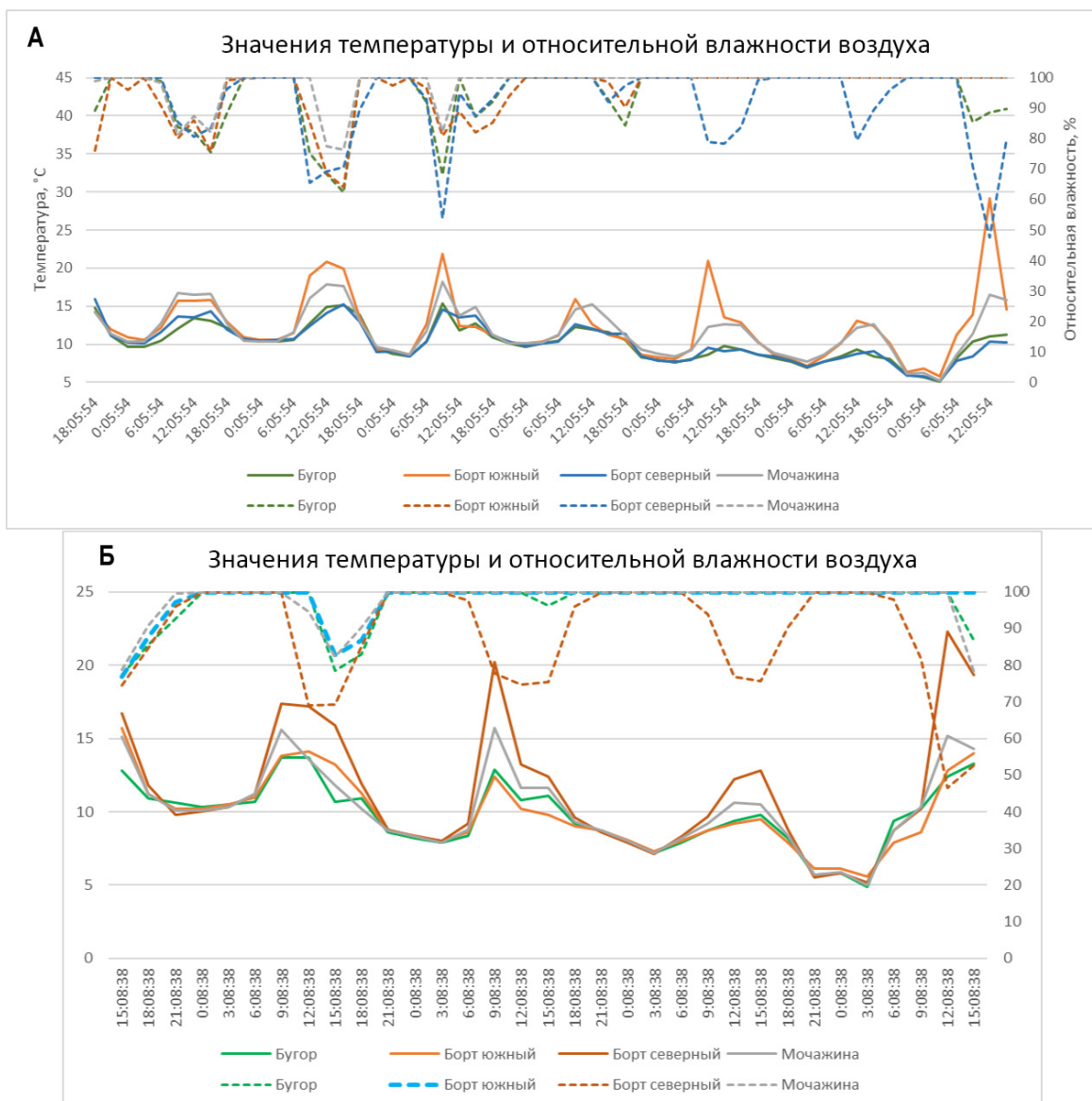


Рис. 11. Значения температуры и относительной влажности воздуха на пробных площадках на о-ве Ловецкий на примере оп. Л2 (А) и оп. Л4 (Б)

В торфяниках на о-ве Ловецкий за период измерений (09.08.20–13.08.20) температура воздуха варьировала от 4.9–5.1 °С ночью до 22.3–29.2 °С днем, относительная влажность — в пределах 47.7–100 % во время дождей (в среднем 95 %) (Рис. 11). соотношение среднесуточных температур на разных элементах рельефа очень сглажено из-за облачной и дождливой погоды, поэтому результаты измерений на этих площадках приведены в исходном виде. За период измерений наименьшая средняя и максимальная температура воздуха зафиксированы не только на бортах северной экспозиции, но и на поверхности лишайниковых бугров (на обоих положениях в среднем 9.7 °С, максимальная температура — 15.7 °С). Наибольшая среднесуточная температура характерна для бортов южной экспозиции: в среднем 11.3 °С, максимально — 22.0–29.2 °С. Для южных бортов характерна и наименьшая влажность воздуха (в среднем 93 %). В отличие от зональных комплексов, в торфяниках относительно сильно

прогреваются топи, где температура достигала 15.0–18.2 °С, что, по всей видимости, связано с низким альбедо развитого в них темноокрашенного печеночниково-мохового покрова и активным поглощением солнечной радиации.

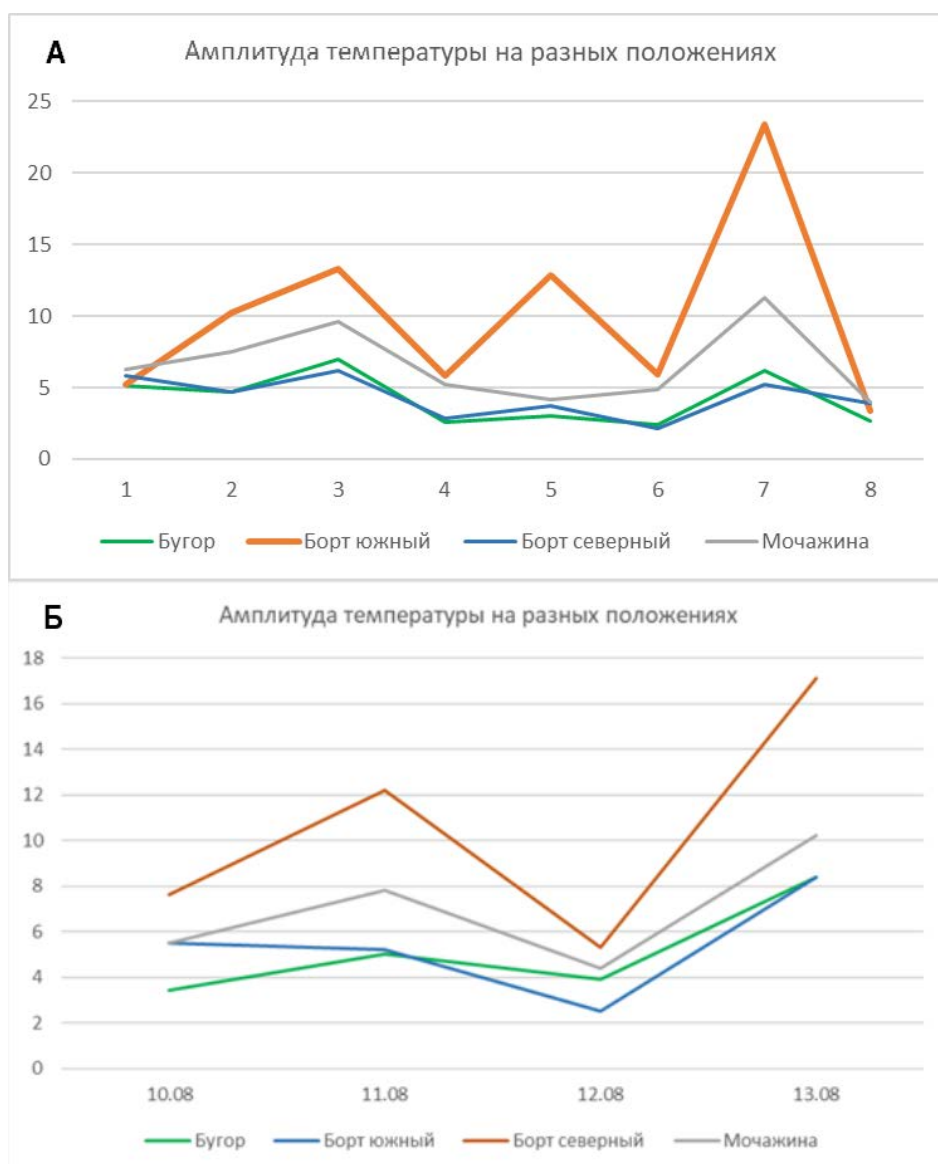


Рис. 12. Амплитуда температур на пробных площадках на о-ве Ловецкий на примере оп. Л2 (А) и оп. Л4 (Б)

Максимальные амплитуды температур в торфяниках наблюдаются в топях и на южных бортах (Рис. 12), хотя из-за высокой облачности в период измерений амплитуда температур на торфяниках в целом невысокая.

В изученных бугристых комплексах абиотические факторы, в первую очередь увлажнение и кислотность субстрата, оказывают прямое воздействие на растительный покров разных элементов рельефа и определяют видовой состав и внешний облик группировок на буграх и понижениях (топях, пятнах и ложбинах). Характеристики температурного режима и влажности воздуха различаются даже в комплексах с

относительно небольшими размерами и перепадами высот элементов рельефа, необходимо подробное дальнейшее изучение взаимосвязи этих факторов с растительными группировками повышенных и пониженных форм рельефа в бугристых комплексах.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изученных растительных сообществах и комплексах сложная пространственная структура обусловлена регулярным повторением в пространстве нескольких элементов рельефа, сформированных в ходе криогенных и склоновых процессов, или в результате разрушения песчаных террас. Во всех комплексах растительный покров на разных элементах рельефа имеет различный флористический состав и вертикальную структуру: на поверхности бугров преобладают кустарничково-мохово-лишайниковые микрогруппировки, индицирующие дренированный субстрат со слабокислой реакцией, на пятнах смешанный ярус сложен травами, мохообразными и накипными лишайниками, которые произрастают на увлажненном субстрате с щелочной реакцией, а в бугристых торфяниках переувлажненные топи занимают осоково-сфагновые сообщества. Таким образом, с точки зрения пространственной, функциональной и конституциональной структуры все изученные типы растительного покрова являются комплексами, состоящими из двух элементов, однако с синтаксономической точки зрения только торфяники описаны как комплекс из асс. *Rubo chamaemori–Dicranetum elongati* на буграх и асс. *Carici rariflorae–Sphagnetum lindbergii* в топях, а сообщества на о-ве Долгий (асс. *Hedysaro arctici–Dryadetum octopetalae* субасс. *bistortetosum majoris*) и п-ове Болванский (асс. *Dryado octopetalae–Hylocomietum splendidis* субасс. *caricetosum capillaris*) описаны как единые синтаксоны со сложной пространственной структурой. В этой связи можно говорить о том, что визуальное восприятие растительного покрова исследователем в большей степени, чем размерность элементов комплекса влияет на решение: отнести его к одному сообществу (и синтаксону) с гетерогенной пространственной структурой, сложенному разными микрогруппировками, или к двум-трем сообществам (синтаксонам), образующим комплекс (сигма-синтаксон). Бугристые тундры на о-ве Долгий, где бугры достигают 1 м в высоту и имеют разный видовой состав микрогруппировок на поверхности и бортах бугров, и зональные бугристые комплексы, в которых бугры вокруг пятен значительно ниже, описаны исследователями как единые растительные сообщества. Четко отграниченные от мохово-лишайниковой дернины пятна, которые регулярно повторяются в пространстве, исследователь воспринимает как один из элементов структуры сообщества, в то время как осоково-моховые топи в торфяниках, которые визуальны в равной степени соотносятся с лишайниковыми буграми, и к тому же, распространены как отдельное сообщество за пределами бугристых комплексов, воспринимается как относительно обособленный элемент растительного покрова комплексов бугристых болот.

7. СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические условия выпаса оленей на севере Коми АССР и в Ненецком автономном округе Архангельской области. 1986. Сыктывкар. 283 с.
2. Андреев В. Н. Типы тундр запада Большой Земли // Тр. Бот. музея. Т. XXV. Л. 1932. С. 121–268.
3. Атлас Архангельской области. 1975. — сост. и подгот. к печати Научно-редакционной картосоставительской частью ГУГК в 1975 г.; отв. ред. Н. А. Моргунова.
4. Васильчук Ю. К. и др. Выпуклые бугры пучения многолетнемёрзлых торфяных массивов. — Изд-во Московского университета, Москва. 2008. 571 с.
5. Васильчук Ю. К. Изотопные вариации во льду торфяных и ледо-минеральных бугров пучения-пальза и литальза // Арктика и Антарктика. — 2018. — №. 1. — С. 1–47.
6. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л. 64 с.
7. Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съёмочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука. — 1972. — Т. 4. — С. 137–308.
8. Григорьев А. А. Субарктика. – Л.: Изд-во АН СССР 1946. 171 с.
9. Гуричева Н.П., Карамышева З.В., Рачковская Е.И. Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в условиях пустынно-степной полосы Казахстана // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука. 1967. С. 57–67.
10. Дашко Н. А. Курс лекций по синоптической метеорологии — Владивосток: ДВГУ. 2005. 523 с.
11. Дедов А. А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. — Северная База АН СССР. Архангельск. 1940. 376 с. (Науч. фонды Коми НИЦ УрО РАН. Ф. 1. Оп. 2. Ед. хр. 81).
12. Карта четвертичных образований территории Российской Федерации. 2014. Масштаб 1:2 500 000 / ФГУП «ВСЕГЕИ»; отв. ред. А.С. Застрожных.
13. Королева Н. Е. К синтаксономии мелкобугристых болотных комплексов в лесотундре и тундре на севере Кольского полуострова // Растительность России. – 2014. – №. 25.
14. Королюк А. Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. — 2007. — Т. 3. — С. 176-197.
15. Лавриненко И. А. Картирование растительности оленьих пастбищ Югорского полуострова с использованием дистанционных методов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Сб. науч. статей. М. – 2010. – С. 246-253.
16. Лавриненко И. А. Геоботаническое районирование Большеземельской тундры и прилегающих территорий // Геоботаническое картографирование. – 2013. – №. 2013.
17. Лавриненко И.А. Использование дистанционных методов при геоботаническом районировании восточно-европейских тундр. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2012. — Т. 9. — № 3. — С. 269-276.

18. Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. Сообщества класса Охусоссо-Sphagnetea Br.-Bl. et R. Tx. 1943 в восточноевропейских тундрах // Растительность России. — 2015. — №. 26. — С. 55–84.
19. Лавриненко О. В., Матвеева Н. В., Лавриненко И. А. Сообщества класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordh. 1936) Tx. 1937 в восточноевропейских тундрах // Растительность России. — 2016a. — №. 28. — С. 55–88.
20. Лавриненко О. В., Матвеева Н. В., Лавриненко И. А. Предварительные итоги классификации растительности восточноевропейских тундр и новый класс для зональных местообитаний // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. — 2016б. — №143.
21. Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. Зональная растительность равнинных восточноевропейских тундр // Растительность России. — 2018. — №32. — С. 35–108.
22. Лошкарева А.Р., Королева Н.Е. Крупномасштабная карта растительности ключевого участка в лесотундре Кольского полуострова: методические особенности составления и анализ // Геоботаническое картографирование. — 2013. — №2013. — С. 112–124.
23. Матвеева Н. В. Гетерогенность растительного покрова в Арктике и подходы к ее типизации // «Актуальные проблемы геоботаники». III Всерос. школа-конференция. 24—29 сент. 2007 г. Лекции. — Петрозаводск. — 2007. — С. 212–224.
24. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб. 1998. 220 с.
25. Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. – ЛГУ.01987. 188 с.
26. Ниценко А.А. (рецензия) Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову // Ботанический журнал. — 1957. — Т. 42. — №7. — С. 1110-1114.
27. Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. – Наука. Ленингр. отд-ние, 1979.
28. Объяснительная записка к геокриологической карте СССР масштаба 1:2 500 000. 1991.
29. Подробная карта почв Российской Федерации (бывш. РСФСР). Масштаб: 1:2500000. 1988. — Академия сельскохозяйственных наук им. В.И.Ленина, Почвенный институт им. В.В. Докучаева. Главн. ред. В.М. Фридланд.
- Пьявченко Н. И. Опыт классификации заболоченных лесов //Академику ВН Сукачеву к. – 1956. – Т. 75. – С. 463-480.
30. Розен М.Ф. Наблюдения над распространением вечной мерзлоты в дельте р. Печоры. «Тр. комитета по изуч. вечн. мерзлоты». — Изд-во АН СССР, М. — 1935.— Т. 4.
- Холод С. С. Растительность и мерзлотные формы рельефа на острове Врангеля //Комаровские чтения. – 2014. – Т. 62. – С. 241-313.
31. Эктова С. Н. Лишайники в растительном покрове динамичных субстратов (на примере п-ова Ямал) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века — 2008. — С. 270.
32. Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое ограничение и разделение Арктики. Арктическая флористическая область. — Л. — 1978. — с. 9–104.

33. Ярошенко П.Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Ботанический журнал. — 1958. — Т. 43. — № 3. — С. 381–387.
34. Ярошенко П.Д. Геоботаника. — М.; Л. — 1961. — 474 с.
35. Ярошенко П.Д. Горизонтальное расчленение растительных сообществ // Вопросы ботаники. — 1960. — № 3. — С. 101–103.
36. Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // *Arctoa*. — 1995. — N 5. — P. 99–142
37. Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // *Bot. Rev.* — 1957. — Vol. 23. — N 7. — P. 411–488
38. Braun-Blanquet J. Plant sociology; the study of plant communities. — New York; London. — 1932. — 439 p.
39. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica*. — Verlag Erich Goltze KG, Gottingen — 1991. — V. 18.
40. Glossary of permafrost and related ground-ice terms. — Associate Committee on Geotechnical Research, National Research Council of Canada, Ottawa. — 1988. — 156 p.
41. Hadač E. The Plant-communities of Sassen Quarter, Vestspitbergen. — *Societatis Botanicae Cechoslovacaе*. — 1946.
42. Harris S. A. Palsa-like mounds developed in a mineral substrate, Fox Lake, Yukon Territory // *Proceedings of the 6th International Conference on Permafrost*. — 1993. — P. 238–243.
43. Hennekens S. M., Schaminée J. H. J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data // *Journal of vegetation science*. — 2001. — T. 12. — №. 4. — С. 589–591.
44. Kade, A., Walker, D. A. & Raynolds, M. K. Plant communities and soils in cryoturbated tundra along a bioclimate gradient in the Low Arctic, Alaska // *Phytocoenologia*. — 2005. — № 35. — P. 761–820
45. Mucina L. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Applied Vegetation Science*. — 2016. — T. 19. — С. 3–264.
46. Nordhagen R. Kobresieto-Dryadion in Northern Scandinavia. — *Sv. Bot. Tidsskr.* — 1955. — 49: 63–87.
47. Rønning O. I. Studies in dryadion of Svalbard. — 1965. — 52 p.
48. Santesson R. et al. Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscand. — Museum of Evolution, Uppsala University. — 2004.
49. Seppälä M. Palsa mires in Finland // *The finnish environment*. — 2006. — T. 23. — С. 155–162.
50. Ter Braak C. J. F., Gremmen N. J. M. Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture // *Theory and models in vegetation science*. — Springer, Dordrecht. — 1987. — С. 79–87.

51. Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. <https://doi.org/10.1111/AVSC.12491>
52. Thompson, K., Hodgson, J.G., Grime, J. P., Rorison, I. H., Band, S. R., Spencer, R. E. Phytocoenologia Band — 1993. — Vol. 23. — p. 277–289
53. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // Journal of vegetation science. — 2002. — T. 13. — №. 3. — С. 451–453.
54. Peterson R. A., Krantz W. B. A mechanism for differential frost heave and its implications for patterned-ground formation // Journal of Glaciology. — 2003. — T. 49. — №. 164. — С. 69-80.
55. Van der Maarel E. Relations between sociological-ecological species groups and Ellenberg indicator values // Phytocoenologia. — 1993. — T. 23. — С. 343–362.
56. Vonlanthen C. M. et al. Patterned-ground plant communities along a bioclimate gradient in the High Arctic, Canada // Phytocoenologia. — 2008. — С. 23-63.
57. Walker . M. D., Walker D. A. Auerbach N. A. Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brook Range foothills, Alaska // J. Veg. Sci. — 1994. — Vol. 5. — № 6. — P. 843–866.
58. Westhoff V., Maarel van der E. The Braun-Blanquet approach. — In: Classification of plant communities. — The Hague. — 1978. — P. 287–399.
59. www.pogodaiklimat.ru (по состоянию на 30.04.21)

8. БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю заведующего Лабораторией динамики растительного покрова Арктики Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (далее – БИН) Лавриненко И.А. и директора Государственного природного заповедника «Ненецкий» С.А. Золотого за организацию экспедиционных работ. Выражаю глубокую благодарность коллегам Ивановой К.В., Родионовой А.А. (БИН) и Шматовой А.Г. (МГУ им. М. В. Ломоносова) за помощь в сборе и обработке материала, а также Лавриненко О. В. и Лавриненко И. А. (БИН) за неоценимую помощь при выполнении и обработке геоботанических описаний, и ценные советы по обработке материала и подготовке данной рукописи.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1.

Ассоциация *Hedysaro arctici-Dryadetum octopetalae* Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2014 субасс. *bistortetosum majoris* Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2014 на о-ве Долгий

Элемент рельефа	Бугры (1)				Щебнисто-суглинистые пятна (2)				Ложбины (3)		Константность и среднее обилие
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Проективное покрытие, %:											
общее	100	100	100	100	10	15	5	95	45	70	
кустарники	1	1	<1	5				1			
кустарнички	30	40	40	25	5	5	<1	15	5	20	
травы	10	10	1	1	3	1	1	20	10	20	
мохообразные	30	30	20	10	1	5	1	30	25	20	
лишайники	50	60	50	60	1	3	3	25	5	10	
открытый грунт					90	30	95	5			
щебень					30	50	50		5	10	
Дата	09.08.2019	11.08.2019	11.08.2019	11.08.2019	11.08.2019	11.08.2019	11.08.2019	09.08.2019	11.08.2019	11.08.2019	
Полевой номер описания	Дол1Б	Тр2Б	Тр1Б	Тр3Б	Тр2П	Тр3П	Тр1П	Дол1П	Тр3/3	Тр2/3	
Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1 2 3
Д. в. асс. <i>Hedysaro arctici-Dryadetum octopetalae</i>											
Cassiope tetragona	2a	2b	2b	2a				1			4/2b 1/1
Vaccinium uliginosum subsp. microphyllum		1	+	+				r	+		3/+ 1/r 1/+
Tofieldia pusilla					1	r	+	1	1	1	4/+ 2/1
Armeria labradorica					r	r	r		r	+	3/r 2/+
Juncus biglumis					r	r	+		r	+	3/r 2/+
Pinguicula alpina					r		+	1		1	3/+ 1/1
Hedysarum arcticum	1							1			1/1 1/1
Carex rupestris										+	1/+
Д. в. субасс <i>H.a.-D.o.</i> subass <i>bistortetosum majoris</i>											
Equisetum scirpoides		1	+	+	+	+	+	+	+	1	3/+ 4/+ 2/1
Cladonia arbuscula	2b	2b	2a	2b							4/2b
Bistorta major	+	2a	r	+				+			4/+ 1/+
Sphaerophorus globosus	+	1	+	+							4/+
Cladonia amaurocraea	+	1	+	+							4/+
Cladonia rangiferina		2b	2a	+							3/2a
Hylocomium splendens		2a	2a								2/2a
Betula nana	+	+						+			2/+ 1/+
Х.в. союза <i>Caricion nardinae</i>											
Dryas octopetala s. l.	2a	2a	2b	2a	+	1		1			4/2a 3/1
Rhytidium rugosum	+	2a	2a								3/1
Silene acaulis	1	+	1					2a			3/1 1/2a
Х.в. порядка <i>Kobresio-Dryadetalia</i> и класса <i>Carici rupestris-Kobresietea bellardii</i>											
Bistorta vivipara	+	+	+	+	+	+	+		+	1	4/+ 3/+ 2/1
Saxifraga oppositifolia	r	r	r		1	1	+	+	r		3/r 4/1 1/r
Cladonia pocillum					+	r	+		1	2a	3/+ 2/2a
Pedicularis oederi	r				r	+			r	r	1/r 2/+ 2/r
Константные виды союза <i>Caricion nardinae</i> в восточноевропейских тундрах											
Cetraria islandica subsp. crispiformis	2a	+	+	1							4/1
Salix reticulata	1	2a	1	+	1	+	+	2a	+	2b	4/1 4/1 2/2a
Ochrolechia frigida		+	r	+	+	+		+			3/+ 3/+
Thamnia vermicularis	+	1	2a	1	+	+	r				4/1 3/+
Flavocetraria nivalis	2a	2a	2a	2b	+	+					4/2a 2/+
Alectoria nigricans	+	+	+	+							4/+
Flavocetraria cucullata	1	+		r							3/+
Lecanora epibryon					r	r	+	+			4/r
Hypnum bambergeri							+		2b	2a	1/+ 2/2b

Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3
Виды асс. субасс <i>H.a.-D.o.</i> субасс <i>bistortetosum majoris</i> на буграх													
<i>Salix polaris</i>	1	+	1	+					+		4/1		1/+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> subsp. <i>minus</i>	+	1	+	1							4/1		
<i>Ptilidium ciliare</i>	2a	+	+	+							4/1		
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+	1	1								3/1		
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	+	r	r								3/r		
<i>Dactylina arctica</i>	+	+		r							3/+		
<i>Cladonia chlorophaea</i>		r	r	r							3/r		
<i>Carex arctisibirica</i>		+	+	+							3/+		
<i>Carex redowskiana</i>		+	+	+	1			1	r	1	3/+	2/1	2/+
<i>Stellaria peduncularis</i>		+	+	r							3/+		
<i>Racomitrium lanuginosum</i>		+	+								2/+		
<i>Psoroma hypnorum</i>		r	r								2/r		
<i>Cladonia coccifera</i>		r		r							2/r		
<i>Cladonia uncialis</i>		+	+								2/+		
<i>Dicranum elongatum</i>		1	+								2/1		
<i>Salix myrsinites</i>		+		1							2/1		
<i>Dicranum majus</i>		1	+								2/1		
Виды асс. <i>H.a.-D.o.</i> субасс <i>bistortetosum majoris</i> на пятнах и западинах													
<i>Draba pohlei</i>					+	+						2/+	
<i>Ochrolechia androgyna</i>		+			+	+	1				1/+	3/+	
<i>Saxifraga aizoides</i>					+	+		1	2a	2a		3/+	2/2a
<i>Pertusaria oculata</i>					+	r		1	+	1		3/+	2/1
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>					+		1	+		2a		3/+	1/2a
<i>Bilimbia lobulata</i>					+	r	+			1		3/+	1/1
<i>Fulgensia bracteata</i>					r		r			r		2/r	1/r
<i>Brachythecium mildeanum</i>					+	+		+	+	+		3/+	2/+
<i>Ceratodon purpureus</i>					+			+	+	+		1/+	1/+
<i>Sagina intermedia</i>					r	r			r			2/r	1/r
<i>Carex misandra</i>					1	1			+	+		2/1	2/+
<i>Pellia neesiana</i>					r			+		r		2/+	1/r
Виды асс. <i>H.a.-D.o.</i> субасс <i>bistortetosum majoris</i> в ложбинах													
<i>Saxifraga hirculus</i>									r	+		1/+	2/+
<i>Eritrichium villosum</i>	+							+		r	1/+	1/+	1/r
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>										+			1/+
<i>Gymnomitrium concinnum</i>										2b			1/2b
<i>Solorina bispora</i>										+			1/+
<i>Juncus triglumis</i>										r			1/r
<i>Poa alpina</i>	r			r						r	2/r		1/r
<i>Cirriphyllum cirrosum</i>					+					+		1/+	1/+
Прочие виды													
<i>Sanionia uncinata</i>	+							+			1/+	1/+	
<i>Cetrariella delisei</i>	r										1/r		
<i>Cladonia gracilis</i> subsp. <i>elongata</i>		+	+								2/+		
<i>Tomentypnum nitens</i>	+		+				+	1		1	2/+	2/1	1/1
<i>Empetrum hermaphroditum</i>		+									1/+		
<i>Alectoria ochroleuca</i>			+								1/+		
<i>Pohlia cruda</i>						+			+			1/+	1/+
<i>Festuca richardsonii</i>	+										1/+		
<i>Peltigera membranacea</i>		r									1/r		
<i>Bryoria nitidula</i>			+								1/+		
<i>Peltigera apthosa</i>				r							1/r		
<i>Pleurozium schreberi</i>	+										1/+		
<i>Cladonia macroceras</i>		1									1/1		
<i>Pedicularis lapponica</i>							r					1/r	
<i>Solorina spongiosa</i>							r					1/r	
<i>Gymnomitrium concinnum</i>								+				1/+	

Таблица 2.

Ассоциация *Dryado octopetalae-Hylocomietum splendidis* Andreev ex Lavrinenko et Lavrinenko 2018 субасс. *caricetosum capillaris* Lavrinenko et Lavrinenko 2018 на п-ове Болванский

Элемент рельефа	Бугры (1)											Пятна (2)										Константность и среднее обилие		
Проективное покрытие, %:																								
общее	85	95	100	95	100	100	100	100	100	100	100	70	100	55	80	95	95	70	65	85	50			
кустарники	4	1	10	5	10	5	15	10	5	10	10	1				5	10	1	1	15	1			
кустарнички	30	30	30	10	30	30	30	30	15	30	30	10	30	10	10	10	10	10	10	5	10			
травы	10	5	10	10	40	10	10	5	10	15	20	20	40	15	15	20	30	20	25	25	20			
мохообразные	30	50	30	20	30	60	50	50	20	20	20	30	60	20	50	20	5	30	25	40	15			
лишайники	10	10	50	50	40	15	20	10	60	60	50	10	5	10	5	40	40	10	5		5			
Дата	22.07.20	23.07.20	28.07.20	29.07.20	03.08.20	30.07.20	01.08.20	25.07.20	30.07.20	02.08.20	27.07.20	23.07.20	03.08.20	30.07.20	01.08.20	28.07.20	27.07.20	25.07.20	22.07.20	02.08.20	30.07.20			
Полевой номер описания	Б1/	Б2/	Б6/	Б7/	Б9/	БП2/	БП3/	Б4/	БП1/	Б8/	Б5/	Б2/	Б9/	БП2/	БП3/	Б6/	Б5/	Б4/	Б1/	Б8/	БП1/	I	2	
Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21			
Д.в. асс <i>Dryado octopetalae-Hylocomietum splendidis</i>																								
<i>Dryas octopetala</i>	2a	1	1	+	+	2b	1					1	2b	2a	2a	2a	r		1			IV/1	IV/1	
<i>Salix reticulata</i>	1	2a		+	1	1	2a					2a	2a	2a	1							III/1	II/2a	
<i>Salix hastata</i>	2b		1	2a	1				+								1		2a	2b		III/1	II/2a	
<i>Equisetum scirpoides</i>	1	1										+							1			I/1	I/1	
Д.в. субасс <i>D.o.-H.s. caricetosum capillaris</i>																								
<i>Carex capillaris</i>		1										2a	3	2a	1	1	+	2a	2a	1	1	I/1	V/2a	
<i>Pinguicula vulgaris</i>												2a	1	1	1	2a		2b	1	2a	2a		V/2a	
<i>Tofieldia pusilla</i>	1		+									1	2a	1	1	2a	1					I/1	III/1	
<i>Luzula nivalis</i>	r	r										+										I/r	I/+	
Х.в. союза <i>Kobresio-Dryadion</i> и класса <i>Carici rupestris-Kobresietea bellardii</i>, константные в зональных синтаксонах																								
<i>Bistorta vivipara</i>	+	1	+	+		+					+	1	1	1	+	+		1		+	III/+	IV/1		
<i>Pedicularis oederi</i>		1	1	+	+	+	+					+	2a	+		+		1			III/+	III/1		
<i>Cladonia pocillum</i>										r		+	+	1		2a		1		1	I/r	III/1		
<i>Rhytidium rugosum</i>	1		1		+	1	2a											2a				III/1	I/2a	
Виды, входящие в д.к. союзов <i>Rubo chamaemori-Dicranion elongati</i> и <i>Loiseleurio-Arctostaphyion</i>																								
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	2a	2b	2b	1	2a	2a	2a	2b	2b	2a	3	+	1	1	1		+	2a		1	1	V/2a	IV/1	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2a	2a	2a	2a	2b	2b	2b	1	1	2b	2a	1	1			+	1	+		r	V/2a	IV/+		
<i>Betula nana</i>	2a		2a	1	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2a		+			1	2a		1		V/2a	II/1		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1	1	+	+	+	1	+	2a	+	1	1				+	+	1		1	V/1	III/1		
<i>Ledum decumbens</i>			1	+	+	1		2a	+	1	2a	+		1	+		+	+		1	IV/1	III/+		
<i>Arctous alpina</i>	1	1	1	2a	1	1	+	1	1	2a	1		+				+				V/1	I/+		
<i>Dicranum elongatum</i>	2a	1	2a	2b	+	2b	2a	+	2a	2a	1											V/2a		
Д.к.в. высших синтаксонов зональной растительности в восточноевропейских тундрах																								
<i>Carex arctisibirica</i>	2a	1	2a	2a	2b	+	2a	2a	2a	2a	2a						1	2b	1		2a	2a	V/2a	III/2a
<i>Aulacomnium turgidum</i>	2a	+	+	+	1	2a	1	+	2a	+	+	+	1	+	1		+						V/1	III/+
<i>Hylocomium splendens</i>	3	1	2b	1	2b	3	3	1	1	2a	2a	+	1	+	2a		+	+					V/2a	III/1
<i>Ptilidium ciliare</i>	2a	2a		2a	2a	2b	2a		1	2a	1		+										V/2a	I/+
<i>Salix glauca</i>				+	1	1	1	1		1	1												IV/1	
<i>Pedicularis lapponica</i>				+	+	+	+			+	+	+						+		1			IV/+	I/1
<i>Bistorta major</i>	1		+	+	+	1	+																III/+	
<i>Tomentypnum nitens</i>	2a	+	+			1						+	2b	1	2a	2a							II/1	III/2a
<i>Petasites frigidus</i>					+					+	+	1									+		II/+	I/1

Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	I	2	
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	2a	+	2b	+	2a	1	+	+		1	2a	+	+	1		+	1	+		V/1	IV/1	
<i>Festuca ovina</i>	1		1	1	+	2a	1		+	1	+		1	1	+	1		1	2a	1		V/1	IV/1	
Константные виды бугров																								
<i>Flavocetraria nivalis</i>	+	2a	2a	+	1	+	2a	+	2a	2a												V/1		
<i>Thamnolia vermicularis</i>	1	1		1	1	1	+	1	1	1			+									V/1	I/+	
<i>Cetraria islandica</i>	1	1	1	1	1	1	2a	1	1	1				+								V/1	I/+	
<i>Sphaerophorus globosus</i>	+	+	+	1		1	1	+	+	+												V/+		
<i>Flavocetraria cucullata</i>	1	1	1	1	+	1	+	+	1	1		+										V/1	I/+	
<i>Bryocaulon divergens</i>	1	1	2a	2a	1	1	1	2a	2a	1												V/1		
<i>Cladonia rangiferina</i>	1	1	2a	2a	2b	1	1	2a	2a	2b	2a	+	+									V/2a	I/+	
<i>Cladonia gracilis</i>	1	+	1	+	1	+	+	+	1	+	1											V/+		
<i>Cladonia amaurocraea</i>	1	1	1	1	1	1	+		2a	1	+											V/1		
<i>Cladonia arbuscula</i>	2a	1	3	3	3	2a	2b	3	3	3	2b	+							r			V/2b	I/+	
<i>Pleurozium schreberi</i>		1	1	+	1	1	+	2a	+	1	2a	+	+					+				V/1	I/+	
<i>Alectoria ochroleuca</i>	+	+	+	+	1			+	+	1												IV/+		
<i>Cladonia uncialis</i>	1							+	1	+	1											III/1		
<i>Alectoria nigricans</i>					+	1	1		+	1	+											III/1		
<i>Salix lanata</i>	r		+			+			1	+	+					r	r					III/+	I/r	
<i>Peltigera aphthosa</i>	1		1		+				1	+	1											III/1		
<i>Polytrichum strictum</i>	+	+	+	+					+	+	+											IV/+		
Константные виды пятен																								
<i>Bryum rutilans</i>		+							+				2a	2a	2b	2b	2b		2b	2a		2b	I/+	IV/2b
<i>Gymnomitron concinnum</i>												1	1	1	1	+	1	1	1	1	1		V/1	
<i>Hypnum bambergeri</i>												+	1		+	+	+	+	+	+	+		IV/+	
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>												+	1	+	+		+		+	+	+		IV/+	
<i>Ortothecium strictum</i>												1	1	+	+		1		1	+	+		IV/1	
<i>Juncus biglumis</i>												1	+	+	+	1	1	+	+	+	+		V/+	
<i>Pellia neesiana</i>												+			+	+	+	+	+	+	+		IV/+	
<i>Dicranella subulata</i>												1	1		+		+	2a		+			III/1	
<i>Cladonia chlorophaea</i>												+	+		+	+	+	+	+	+			III/+	
<i>Juncus triglumis</i>												+	+	+	+	+	+	+	+				IV/+	
<i>Ochrolechia androgyna</i>	r												+	1		1		1		+	1		I/r	III/1
<i>Bartsia alpina</i>		+			+		1					1	+		+		+						II/+	II/+
<i>Pohlia filum</i>	1														2a	2b					3		I/1	II/2b
<i>Epilobium davuricum</i>													+	+		+							II/+	
<i>Myxobilimbia lobulata</i>												1	1	+	+	+		1		1	1		IV/1	
<i>Solorina soccata</i>																		+					I/+	
<i>Flexitrichum flexicaule</i>													+		+	1				1	2a	2a	III/1	
Прочие виды																								
<i>Brachythecium turgidum</i>													+											I/+
<i>Dicranum bonjeanii</i>											+							+					I/+	I/+
<i>Bryum rutilans</i>												+								+	+		II/+	
<i>Polytrichum commune</i>											+												I/+	
<i>Scorpidium revolvens</i>																+		+						I/+
<i>Dicranella subulata</i>																			+					I/+
<i>Pohlia crudoides</i>																			+		+			I/+
<i>Dicranum spadiceum</i>																	+							I/+

Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	I	2	
Dicranum flexicaule								+															I/+	
Solorina crocea																		+						I/+
Cladonia pleurota																		+						I/+
Peltigera lepidophora				+		+																	I/+	
Peltigera leucophlebia				+																			I/+	

Таблица 3.

Комплекс асс. *Rubo chamaemori-Dicranetum elongati* Dedov ex Lavrinenko et Lavrinenko 2015 и асс. *Carici rariflorae-Sphagnetum lindbergii* Andreev ex Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2016 на о-ве Ловецкий

Элемент рельефа	Бугры (1)					Тоши (2)					Константность и среднее обилие													
Ассоциация	<i>Rubo chamaemori-Dicranetum elongati</i>					<i>Carici rariflorae-Sphagnetum lindbergii</i>																		
Субассоциация	<i>Caricetosum rariflorae</i>																							
Вариант	<i>typicum</i>					<i>Gymnocolea inflata</i>																		
Проективное покрытие, %:																								
общее	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
кустарники	1			10	20	5																		5
кустарнички	10	20	30	30	30	5	10	5	5	5														5
травы	10	15	10	40	20	40	20	30	20	60														60
мохообразные	30	60	70	80	90	90	80	100	100	100														100
лишайники	70	30	50	15	70	10	10	10	5	1														1
Дата	06.08.2020	09.08.2020	10.08.2020	11.08.2020	13.08.2020	06.08.2020	09.08.2020	10.08.2020	13.08.2020	11.08.2020														
Полевой номер описания	Л2-Б	Л4-Б	Л5-Б	Л6-Б	Л7-Б	Л2-М	Л4-М	Л5-М	Л7-М	Л6-М														
Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10														
Д.к. асс. <i>Rubo chamaemori-Dicranetum elongati</i> и союза <i>Rubo chamaemori-Dicranion elongati</i>																								
Rubus chamaemorus	2a	1	1	1	2b	+	+	1	1		V/2a	IV/1												
Cladonia arbuscula	3	3	3	+	3		+		+		V/2b	II/+												
Cetraria islandica subsp. crispiformis	1	2a	2b	1	2a	1	1				V/2a	II/1												
Empetrum hermaphroditum	1	2b	2a	2b	2b	+	2a	+	+		V/2a	IV/1												
Cetrariella delisei		+	1	+	+	1	+	2b		+	IV/+	IV/2a												
Vaccinium vitis-idaea	+	+	1	+	1	+		+			V/+	II/+												
Dicranum elongatum	2b	2b	2a	2b	3						IV/2b													
Flavocetraria nivalis	2b	2a			2a						III/2a													
Cladonia rangiferina	2b	2b	2a	+	2b						V/2a													
Д.в. субасс. <i>R.ch.-D.e.</i> субасс <i>caricetosum rariflorae</i> и асс. <i>Carici rariflorae-Sphagnetum lindbergii</i>																								
Carex rariflora K	1	2b	2a	3	2a	1	2b	2a	2b	4	V/2a	V/2b												
Д. вид асс. <i>Carici rariflorae-Sphagnetum lindbergii</i>, вар. <i>Gymnocolea inflata</i>																								
Gymnocolea inflata						1	2a	+	1	+		V/+												
Х.в. подсоюза <i>Caricenion rariflorae</i>																								
Carex rotundata						3	+	2b	+	1		V/2a												
Polytrichum jensenii						1	1	1	2a			IV/1												
Х.в. класса <i>Scheuchzerio-Caricetea nigrae</i> и порядка <i>Scheuchzerietalia palustris</i>																								
Sphagnum lindbergii						3	4	4	4	3		V/4												
Х.в. союза <i>Oxycocco-Empetrium hermaphroditi</i>																								
Oxycoccus microcarpus		1			r	+	1		+		II/+	III/+												

Табличный номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2
Cladonia chlorophaea			+								I/+	
Stereocaulon alpinum				+							I/+	
Peltigera membranacea			+								I/+	
Alectoria nigricans	1										I/1	
Sphagnum fimbriatum				+							I/+	
Cetrariella fastigiata						+						I/+
Dicranum bonjeanii						+						I/+
Straminergon stramineum							+	+				II/+
Warnstorfia fluitans								+				I/+
Polytrichum alpinum										+		I/+
Sphagnum angustifolium								+				I/+
Warnstorfia sarmentosa								+		+		II/+
Scorpidium revolvens										+		I/+

Таблица 4.

Микрогруппировки растительности на разных элементах рельефа в сообществах на о-ве Долгий

Элемент рельефа	Поверхность бугров (1)					Борта (2)				Щебнисто-суглинистые пятна (3)			Ложбины (4)		Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП
	1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12	13	14	15								
Микрогруппировка	Hylocomium splendens-Dicranum elongatum-Cladonia arbuscula-Dicranum elongatum-Flavocetraria cucullata-Ptilidium ciliare-Cladonia arbuscula-Flavocetraria nivalis-Cladonia arbuscula-Hylocomium	Cladonia arbuscula-Cladonia macroceras-Cassiope tetragona-Cladonia arbuscula-Cassiope tetragona-Tomentypnum	Cassiope tetragona-Silene acaulis-Hedysarum arcticum-Gymnomitrium-Oncophorus wahlenbergii-Saxifraga aizoides-Oncophorus wahlenbergii	Carex misandra-Brachythecium mildeanum-Saxifraga oppositifolia-Bilimbia lobulata	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП	Константность, среднее ПП	Суммарное ПП								
Номер	1 2 3 4 5	7 8 9 10	11 12 13	14 15	1	2	3	4														
Количество описаний	4 2 7 8 5	5 5 6 6	4 4 4	13 7																		
Hylocomium splendens	IV/5 1/10 III/4 II/5 V/29	I/30 II/13 V/10			IV/18 246	II/13 103																
Dicranum elongatum	III/1 5 2/15 II/14 II/28				II/19 113																	
Ptilidium ciliare	IV/3 2/4 V/22 II/3	I/8 I/2			III/14 177	I/5 10																
Flavocetraria cucullata	IV/2 1/1 V/2 I/r I/1	IV/8 I/5 I/1 I/2			III/2 23	II/5 23																
Flavocetraria nivalis	II/1 V/19 IV/5	I/1 I/1 II/11 II/2			I/13 II/3 III/12 170	II/5 27				I/8 30												
Cladonia macroceras		II/4 I/25			I/11 32																	
Cladonia arbuscula	IV/2 8 2/38 III/20 V/19 V/17	IV/8 V/15 II/8 I/10			IV/20 381	III/11 126																
Cassiope tetragona	III/13 III/23 IV/1 6 III/14	V/52 V/31 V/33	1/10		III/17 201	IV/38 645	I/10 10	I/2 3														
Tomentypnum nitens	II/1	V/15	3/6 1/2 2/7	I/2	I/1 1	II/15 73	III/5 32	I/2 2														
Silene acaulis	I/10 I/25	V/32	4/16 1/5	I/15	I/18 35	II/32 190	III/14 70	I/15 15														
Hedysarum arcticum	II/10 1/10 I/10 I/5 I/10	IV/6 I/3	4/5		I/9 35	II/5 26	II/5 18															
Gymnomitrium concinnum			4/23				II/23 90															
Oncophorus wahlenbergii			4/6 4/10	I/1 II/6			IV/8 65	I/4 12														
Saxifraga aizoides		I/2 I/5	4/8 4/13	I/4 III/4		I/4 7	IV/11 66	II/4 19														
Brachythecium mildeanum	I/5 I/5	I/5	2/48	V/13 III/8	I/4 12	I/5 5	I/48 95	IV/12 179														
Carex misandra				III/5				II/5 30														
Saxifraga oppositifolia			I/r	I/r	I/8 V/11	I/r	I/r	II/11 87														
Bilimbia lobulata					II/8			I/8 16														

Таблица 5.

Микрогруппировки растительности на разных элементах рельефа в сообществах на п-ове Болванский

Элемент рельефа	Поверхность бугров (1)				Борта (2)			Транзит	Пятна (3)					Константность и среднее покрытие		
	Bryocaulon divergens	Dicranum elongatum-Ptilidium ciliare	Ptilidium ciliare-Empetrum hermaphroditum	Hylocomium splendens	Empetrum hermaphroditum-Arctous alpina	Ledum decumbens-Aulacomnium turgidum	Dryas octopetala-Hylocomium splendens		Tofieldia-Hyppnum	Carex arctisibirica-Hyppnum	Salix reticulata-Pinguicula vulgaris	Carex capillaris-Rhytidium rugosum	Carex capillaris-Festuca			
Номер	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	1	2	3
Количество описаний	30	10	4	15	25	3	24	9	3	30	7	3	3			
Bryocaulon divergens	V/14		III/5	I/6	II/3		I/5							III/34	I/11	
Dicranum elongatum	III/18	IV/17		IV/15	II/9	II/11	I/7							IV/34	I/12	
Ptilidium ciliare	I/7	IV/10	V/12	IV/12	IV/12		I/10							III/27	II/16	
Empetrum hermaphroditum	III/10	IV/11	V/10	I/9	V/21	II/32	III/20	IV/4	II/1	II/3	IV/6	II/3	II/2	IV/32	III/27	II/20
Arctous alpina	III/8		V/11	III/13	IV/19	V/10	II/5			I/5				III/24	III/29	I/1
Ledum decumbens	III/5	II/9	IV/6	I/6	III/11	V/8	I/2			I/2			IV/1	II/22	II/19	I/3
Aulacomnium turgidum	I/3	II/13	III/5	I/8	II/16	V/24	IV/13	I/2	II/3	I/2		II/1		II/14	III/22	I/5
Dryas octopetala	I/3	I/25		II/15	II/8		V/19	IV/5		III/6	I/1			II/12	III/20	II/19
Hylocomium splendens	I/2	I/8		V/33	III/21	V/30	IV/35	II/4		I/2		II/3		II/19	VI/27	I/7
Hyppnum bambergeri			II/15	I/15	I/5			V/23	V/52					I/2	I/1	I/10
Tofieldia pusilla				I/1	I/8	II/4	I/1	V/3		III/4				I/1	I/4	II/20
Salix reticulata	I/1		II/10	II/17	I/8		V/15	V/8		IV/16		II/7		I/7	II/13	III/24
Pinguicula vulgaris								V/6	II/5	IV/6	V/5		IV/6			VI/41
Rhytidium rugosum				II/13			I/20			I/7	IV/5			I/6	I/1	I/5
Carex capillaris	I/3						I/1	V/11		IV/9	V/5	V/15	II/2	I/6	I/1	VI/36
Racomitrium lanuginosum	I/3												IV/9	I/1		I/1
Bilimbia lobulata								I/10		I/6	II/4		V/70			I/6
Pohlia filum								II/18		II/18		II/10				II/14
Bryum rutilans	I/7				I/15			II/43		III/15	I/2			I/2	I/1	II/18
Sphaerophorus globosus	III/3	II/9		I/13							I/1			II/21		I/1
Stereocaulon pashale	I/1	I/1					I/10							I/2	I/3	
Peltigera aphthosa		I/2		I/4	I/10	IV/12	II/11							I/5	II/11	
Flavocetraria nivalis	III/9	I/9	IV/5	I/3	II/2		II/10			I/3				III/24	II/10	I/2
Cladonia amaurocraea	V/7	V/6	IV/5	II/5	III/2		II/3	I/7						IV/44	II/15	I/1
Cladonia gracilis ssp. elongata	III/1	V/5	III/4	II/4	II/2	IV/3	I/4							III/31	I/13	
Vaccinium vitis-idaea	V/6	IV/6	V/5	IV/6	IV/4	V/10	IV/5			I/2	IV/4	II/1	IV/2	V/49	III/32	I/8
Cladonia rangiferina	V/6	V/5	V/5	II/4	V/6	V/8	III/3	II/3						V/49	III/29	I/3
Cladonia arbuscula	V/25	V/19	V/16	III/13	V/16	V/17	IV/11	I/2		I/1				V/52	VI/36	I/3
Vaccinium uliginosum	V/8	V/11	V/11	V/14	V/18	V/19	V/13			I/3		II/10	II/1	V/56	VI/36	I/7
Cetraria islandica	IV/3	IV/4	IV/4	III/4	III/3	II/9	III/3			I/3				IV/44	III/24	I/2
Thamnolia vermicularis	V/3	III/3	V/2	I/2	IV/2	V/6	III/2			I/2	II/1			IV/41	III/24	I/4
Flavocetraria cucullata	IV/2	III/2	V/2	II/3	IV/2	II/6	III/2	I/1						IV/37	II/24	I/1
Carex arctisibirica	III/3	V/6	IV/3	III/3	IV/2	IV/9	III/2		V/5	I/15	I/10	II/5	IV/4	IV/37	III/21	I/6
Sphenolobus minutis	I/3	I/1			I/3	II/11	I/1							I/3	I/4	
Tomentypnum nitens	I/1			II/22	I/13		II/12	IV/7		I/18	I/1	II/1		I/6	I/5	II/11

Номер	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	1	2	3
<i>Betula nana</i>	I/7	II/6	II/5	II/8	II/8	IV/8	II/5	II/4	IV/1	I/4				II/14	II/17	I/4
<i>Equisetum pratense</i>	I/2	II/3	II/2	III/3	I/4		III/5	II/2		II/4	IV/2	IV/2		II/17	II/11	II/13
<i>Festuca ovina</i>	II/2	I/2		II/3	II/1		III/2	I/5		III/4		V/6		II/16	II/15	II/14
<i>Salix hastata</i>	I/20	I/13	I/10	IV/10	II/7	II/20	II/26	II/2	V/5	II/5	I/1	IV/3		II/14	II/12	II/12
<i>Bistorta vivipara</i>	I/0			I/1	I/2		II/2	IV/1	IV/2	II/3	I/1	IV/2	II/1	I/6	I/7	II/16
<i>Pleurozium schreberi</i>	I/3	III/13	II/10	II/6	III/4	IV/6	I/3				I/1			II/16	II/17	I/1
Прочие виды																
<i>Alectoria ochroleuca</i>	II/2		II/3		I/2		I/0	I/2						II/13	I/5	I/1
<i>Pedicularis oederi</i>	I/5				I/3		II/4	II/2		I/4				I/2	I/6	I/7
<i>Bartsia alpina</i>					I/1		I/4			I/2					I/3	I/3
<i>Petasites frigidus</i>				I/17	I/2		I/3	I/3						I/2	I/1	I/1
<i>Ochrolechia androgyna</i>					I/1			I/10		I/20	IV/1		II/3		I/1	I/7
<i>Juncus castaneus</i>									IV/11	I/3						I/3
<i>Pedicularis lapponica</i>	I/7		II/2	I/2	I/2		I/2			I/2				I/6	I/3	I/3
<i>Equisetum scirpoides</i>	I/1			I/1	I/0		II/2			I/1				I/8	I/3	I/1
<i>Peltigera polydactylon</i>		I/4		I/3			I/6			I/10			II/2	I/4	I/3	I/1
<i>Polytrichum juniperinum</i>					I/5	II/1				I/6	I/3				I/4	I/3
<i>Alectoria nigricans</i>	II/7	I/0												I/11		
<i>Cladonia stellaris</i>	II/4	I/14	III/18		II/10	IV/1								I/11	I/9	
<i>Cladonia uncialis</i>	I/3		III/4	I/4										I/9		
<i>Polytrichum strictum</i>	I/4	I/0			I/4		I/1							I/5	I/4	
<i>Salix glauca</i>	I/8	I/19		I/1	I/8									I/6	I/1	
<i>Calamagrostis lapponica</i>	I/2		II/2	I/1			I/1							I/6	I/1	
<i>Cladonia pocillum</i>					I/1					I/2	II/2		II/1		I/1	I/5
<i>Ochrolechia frigida</i>							I/1			I/9					I/1	I/3
<i>Eriophorum brachyantherum</i>	I/1		III/20		I/1	II/2								I/3	I/2	
<i>Stellaria peduncularis</i>	I/1			I/+	I/2			I/1		I/2				I/2	I/1	I/2
<i>Bistorta major</i>				I/4	I/3									I/3	I/1	
<i>Cirriphyllum cirrosum</i>									II/15	I/2	I/1					I/2
<i>Equisetum arvense s.l.</i>					I/1			II/2							I/1	I/3
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>								II/6								I/4
<i>Rubus chamaemorus</i>	I/3	I/1			I/10									I/2	I/2	
<i>Stereocaulon alpinum</i>				I/1			I/1							I/1	I/1	
<i>Pellia neesiana</i>								II/4								I/3
<i>Cladonia stygia</i>	I/2													I/3		
<i>Polytrichum piliferum</i>	I/1									I/5			II/1	I/1		I/1
<i>Cladonia chlorophaea</i>											I/2					I/2
<i>Nephroma arcticum</i>				I/2	I/4									I/1	I/1	
<i>Psoroma hypnorum</i>							I/1						II/1		I/1	I/1

Таблица 6.

Сообщества и микрогруппировки на разных элементах рельефа в комплексах на о-ве Ловецкий

Элемент рельефа	Поверхность бугров (1)			Борта (2)					Топи (3)				Константность и среднее покрытие				
	Охуцoccus microcarpus-Ledum	Ledum decumbens-Flavocetraria nivalis	Polytrichum hyperboreum	Dicranum elongatum-Flavocetraria nivalis	Dicranum elongatum-Cladonia arbuscula	Gymnocola inflata-Cladonia rangiferina	Kiaeria glacialis-Sphagnum balticum	Kiaeria glacialis	Warnstorfia exannulata-Sanionia	Sanionia uncinata-Cetrariella delisei	Sphagnum lindbergii-Ledum decumbens-Sphagnum lindbergii	Sphagnum lindbergii-Sphagnum lindbergii-Carex rariflora					
Номер	30	31	32	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44			
Число описаний	6	11	8	4	4	9	5	9	5	5	6	6	5	2	1	2	3
Охуцoccus microcarpus	IV/1	I/2				I/1		I/1			IV/2	I/2		1/2	II/1	I/3	II/2
Ledum decumbens	IV/6	V/6		4/8	1/5	I/6						V/3			III/6	II/7	II/3
Flavocetraria nivalis	I/40	IV/32		4/11		I/3									II/33	II/8	
Dicranum elongatum	III/17	III/28	II/30	4/12	4/30										III/24	II/25	
Cladonia arbuscula	V/47	V/39	IV/41	4/18	4/28	V/13	IV/9				II/6				IV/42	IV/16	I/6
Polytrichum hyperboreum		V/8	IV/10				IV/6								III/7	I/6	
Cladonia rangiferina	IV/1	V/7	IV/9	3/22	4/10	V/27	III/28	I/3							IV/8	IV/23	
Gymnocola inflata						IV/3	II/2		II/4	III/2	V/10	III/2	V/5	2/2		III/5	IV/5
Cetrariella delisei	I/3					I/3	V/10			IV/15					I/2	II/9	I/15
Sphagnum balticum	I/2		I/20	1/20	2/10	II/21	V/30	II/4			I/30				I/9	V/16	I/30
Kiaeria glacialis							IV/35	V/17	I/1						II/21	II/21	I/1
Salix glauca									II/4						I/5	I/5	I/4
Sanionia uncinata						II/2			IV/8	V/32				1/5		I/2	II/18
Warnstorfia exannulata				1/30	III/8	III/3	IV/33		V/34	III/53	V/12		V/18		I/13	III/19	IV/27
Sphagnum lindbergii										V/30	V/65	V/92	V/92	2/100			V/73
Empetrum hermaphroditum	II/5	III/8	IV/14	3/18	4/6	V/9	III/17	V/23	II/9		V/6	III/3	I/3		IV/16	V/11	III/5
Polytrichum jensenii				3/8	1/5	V/12		II/5	I/5	III/2	IV/5	V/4		1/5		III/10	III/4
Carex rotundata		I/1	II/2			II/1	II/1		II/2	V/8		IV/7	V/6		I/2	I/1	III/7
Carex rariflora	V/5	V/2	V/5	1/3	3/11	IV/3	IV/6	V/24	IV/36	V/8	V/11	V/5	V/7	2/10	V/8	IV/8	V/12
Andromeda polifolia	III/3	III/4	V/8	1/2	2/6	IV/6	III/4	V/11	V/6	III/7	IV/3		IV/3	1/3	IV/7	III/6	III/5
Cetraria islandica	V/6	V/12	V/15	4/16	3/7	V/5	V/14				II/10				IV/11	V/9	I/10
Cladonia amaurocraea	V/12	IV/6	II/3	2/3	3/4	II/4	I/1				I/7				III/7	II/3	I/7
Cladonia graciliselongata	IV/4	III/4	V/4	1/5		IV/8	III/7				I/5				IV/4	II/7	I/5
Pleurozium schreberi		III/15	V/22			IV/8	I/3	III/22		I/5		III/1			III/21	III/8	I/2
Rubus chamaemorus	II/4	V/12	V/5	2/9	1/10	V/10		II/3			III/1	III/2	II/9		IV/8	III/9	II/3
Betula nana	I/1	I/2	IV/6		1/1		V/10	IV/4	IV/3						II/4	II/7	I/3
Cladonia uncialis		III/6	III/9	2/5	1/5	II/9									II/7	II/7	
Sphenobolus minutis		II/3	II/7	3/1	2/5	II/4		I/10							II/6	II/3	
Thamnia vermicularis	I/1	I/1													I/1		
Comarum palustre								I/1							I/5		
Arctocetraria andreevi			I/2												I/5		
Bryocaulon divergens		I/7													I/1		
Flavocetraria cucullata	I/10	I/2		2/3		I/1									I/4	I/2	
Pinguicula villosa		I/1			1/1	I/1									I/1	I/1	
Cladonia maxima		I/3		1/5		I/30									I/3	I/18	
Cladonia crispata		I/5		1/3											I/5	I/3	
Alectoria ochroleuca				1/10		I/7										I/9	
Cladonia stellaris				1/30											I/30		

Продолжение Таблицы 6.

Наименование	30	31	32	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	1	2	3
Sphagnum compactum									II/8								I/8
Carex arctisibirica									I/2								I/2
Vaccinium uliginosum	IV/5	I/7	V/11	4/15	2/15	III/8	IV/3			II/11	I/2	I/2			III/9	III/18	I/7
Vaccinium vitis-idaea	V/6	V/5	V/4	4/5	3/7	III/5	II/10	III/7	I/2				I/3	1/2	V/6	III/6	I/2
Ochrolechia frigida			I/5		1/3	I/5	II/4			III/1				1/8	I/5	I/4	I/11
Cladonia subfurcata				2/4	2/43	II/35	II/4					I/15				II/21	I/15
Ptilidium ciliare	I/1		II/3		1/3	I/2								1/3	I/3	I/3	I/3
Dicranum laevidens	I/5	I/8				II/7				I/3					I/7	I/7	I/3
Aulacomnium turgidum			III/4					II/3							II/3	I/3	I/3
Sphaerophorus globosus		I/1													I/1		