

Высокогорная растительность Северной Азии: дриадовые тундры

В. П. СЕДЕЛЬНИКОВ

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: Sedelnikovvp@gmail.com

Статья поступила 10.09.2014

Принята к печати 28.11.2014

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены основные закономерности распространения дриадовых тундр в высокогорьях Северной Азии, где они формируют крупную криофильную флороценотическую систему. Ценофлора дриадовых тундр насчитывает 286 видов высших сосудистых растений, среди которых хорошо выделяются группы видов-маркеров, индицирующие как в целом дриадовые тундры, так и их региональные особенности, а также флористические связи с другими фитоценотическими системами, образующими единый горно-тундровый комплекс.

Ключевые слова: Северная Азия, высокогорья, дриадовые тундры, ценофлора, структура.

Криогенные ландшафты и экосистемы широко распространены в северном полушарии, особенно в Северной Азии, где они в равнинной Арктике и горных системах бореальной и суббореальной зон занимают значительные площади.

Основными элементами высокогорной растительности являются фитоценосистемы с доминированием представителей рода *Dryas* L., широко представленных практически во всех горных системах Северной Азии. Как отмечал Б. А. Юрцев [1984], род *Dryas* играет выдающуюся роль в растительном покрове высокогорий и Арктики, является их эмблемой. Это относится не только к современному этапу значимости дриадовых сообществ в структуре растительного покрова. Представители рода *Dryas* (*D. octopetala* – в Евра-

зии, *D. integrifolia* – в Северной Америке) имели огромное значение во время плейстоценовых оледенений, господствуя в приледниковых флорах, получивших название “дриасовые флоры” [Дорофеев, 1963; Толмачев, 1986]. Как отмечал А. Н. Криштофович [1957], дриасовые флоры описаны в Англии, Дании, Германии, Швейцарии, Сибири.

Исходя из вышесказанного, дриадовые тундры следует рассматривать как крупную криофильную флороценотическую систему субпланетарной размерности, играющую существенную роль в структуре растительного покрова высокогорий. Данное криофильное направление высокогорной растительности сформировалось в плиоцене, но его истоки прослеживаются уже в начале миоцена [Толмачев, 1958; Синицин, 1962; Ясаманов,

1985; Величко, 1999; Короковский и др., 2006; Гамалей, 2011, 2013].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящее время для Северной Азии приводятся различные мнения по поводу числа видов *Dryas*. Так, в работе И. Ю. Коропачинского и Т. Н. Встовской [2012] – 10 видов, в “Конспекте флоры Азиатской России” [2012] – 12, вместе с подвидами – 13. Это связано с тем, что часть из них до настоящего времени трактуются как подвиды *D. octopetala* L. Например, в некоторых работах основные ценозообразователи-эдификаторы высокогорных дриадовых сообществ *D. punctata* Juz., *D. ajanensis* Juz. и *D. oxyodonta* Juz. рассматриваются как подвиды (расы) *D. octopetala* [Hulten, 1968; Красноборов, 1976]. Во “Флоре Китая” [Flora of China, 2003] *D. ajanensis* рассматривается как синоним *D. octopetala* var. *asiatica* Nakai. Подобная систематическая близость видов, по сути их географическая замещаемость, служит аргументом для объединения дриадовых сообществ с доминированием близких видов в единую флороценотическую систему, которая занимает пологие вершины, верхние части привершинных склонов, гольцовые террасы, формируя верхнюю, наиболее криофильную, высотную полосу гольцово-тундрового пояса. Экотопы дриадовых тундр, как правило, хорошо дренированы, со слабо выраженным снежным покровом, результатом чего является формирование “сухой” мерзлоты, быстро оттаивающей весной. Дриадовые сообщества начинают вегетировать раньше, чем другие типы высокогорной растительности.

Информация по дриадовым сообществам (обычно в ранге формаций) приведена в работах В. А. Шелудяковой [1938], В. Б. Сочавы, Б. Н. Городкова [1956], В. Б. Сочавы [1956, 1980], А. В. Куминовой [1960], К. В. Станюковича [1960], Б. А. Юрцева [1964, 1968], Л. И. Мальшева [1965а, б], Б. А. Быкова [1965], В. Н. Сипливинского [1965, 1972], И. М. Красноборова [1976], Л. Н. Тюлиной [1976], В. П. Седельникова [1979, 1988], В. Б. Куваева [1980], Г. А. Пешковой [1985], В. М. Ханминчуна [1986], И. В. Чернядьевой [1986], С. Д. Шлотгауэр [1990], А. Н. Киселева, Е. П. Кудрявцевой, [1992], Е. А. Волковой [1994], Н. В. Седельниковой

[2001], С. В. Осипова [2002], В. Ю. Нешатаевой [2009], С. В. Прокопенко [2011] и др.

По нашим и литературным данным, в высокогорьях Северной Азии основными ценозообразователями являются следующие виды *Dryas*:

Dryas punctata Juz. – арктоальпийский вид, имеющий наиболее обширный ценоотический ареал. В пределах Северной Азии он охватывает Камчатку, хр. Черского, Верхоянский хребет (включая Сунтар-Хаята), Буреинское и Становое нагорья, Баргузинский хребет, Восточный Саян, Путорана и далее Урал. Как отмечают Г. А. Пешкова [1985] и В. Н. Сипливинский [1965], в высокогорьях Станового нагорья и Баргузинского хребта данные дриадовые тундры занимают значительные площади в верхней полосе горно-тундрового пояса.

Dryas oxyodonta Juz. – вид, у которого ценоотический ареал в большей степени совпадает с видовым. Он охватывает всю Алтае-Саянскую горную область, а также Байкальскую горную страну [Эндемичные высокогорные растения..., 1974; Конспект флоры сосудистых растений..., 2005; Аненхонов, Пыхалева, 2010; Конспект флоры Азиатской России, 2012], изолированные местонахождения вида указаны для Алданского нагорья [Конспект флоры Якутии, 2012]. Ценоотический ареал охватывает в основном высокогорья Алтае-Саянской горной области [Куминова, 1960; Мальшев, 1965а; Красноборов, 1976; Седельников, 1979, 1988; Ханминчун, 1986; Ревякина, 1996], включая горы Северной Монголии [Волкова, 1994]. По данным В. Н. Сипливинского [1965], на Баргузинском хребте по куполообразным вершинам также встречаются значительные площади дриадовых тундр с *D. oxyodonta*. Очевидно, здесь зарегистрирована восточная граница распространения сообществ данного типа. По величине ценоотического ареала *D. oxyodonta* уступает только сообществам с *D. punctata*.

Dryas ajanensis Juz. – это аркто-альпийский восточно-азиатско-дальневосточно-североамериканский вид с обширным ареалом. Б. А. Юрцев [1984] относит его к древнегольцовому элементу Беренгийского сектора Арктики. Его западная граница распространения проходит по хребтам Кадар, Удокан, Токинский становик [Мальшев, Пешкова, 1984; Пешкова, 1985; Конспект флоры Якутии,

2012; Конспект флоры Азиатской России, 2012]. Несмотря на обширный ареал, вид образует сообщества на незначительной площади в субокеанических высокогорьях Сихотэ-Алиня, Джугджура и некоторых других хребтов [Станюкович, 1960; Колесников, 1969; Шлотгауэр, 1990; Сосудистые растения Буреинского заповедника, 2000; Осипов, 2002; Крестов, Верхолат, 2003].

Dryas octopetala L. В узкой трактовке это аркто-альпийский европейский вид, заходящий в Сибирь (плато Путорана). Сообщества с доминированием *D. octopetala* для высокогорий Путорана приведены Н. С. Водопьяновой [1976], В. Б. Куваевым [1980], И. В. Чернядьевой [1986], и на близлежащей территории Урала описаны К. Н. Игошиной [1964] и П. Л. Горчаковским [1975].

Dryas crenulata Juz. – восточносибирский гипоарктоальпийский вид, характеризуется практически меридиональным распространением от высокогорий Южной Сибири до Субарктики. Как отмечает Л. И. Малышев [1965], данный вид занимает наиболее криофильные местообитания. Сведений о сообществах с доминированием *D. crenulata* мало [Станюкович, 1960; Малышев, 1965а; Петроченко и др., 1972; Водопьянова, 1976], при этом все авторы отмечают незначительные площади, занятые данными дриадовыми сообществами.

Dryas sumneviczii Serg. – восточно-сибирский монотантный эндем [Эндемичные высокогорные растения..., 1974; Малышев, Пешкова, 1984]. По данным Г. А. Пешковой [1985], сообщества с господством *D. sumneviczii* встречаются на Становом нагорье, где занимают незначительные площади.

На основании собственных и литературных данных выявлен состав ценофлоры дриадовых тундр с господством перечисленных видов. По экспертной оценке ценофлора охватывает не менее 90 % всего видового разнообразия и может быть основой для выявления закономерностей структурной организации данного типа тундр на видовом и ценоотическом уровнях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ценофлора дриадовых тундр Северной Азии насчитывает 286 видов высших сосудистых растений (табл. 1), относящихся к 35

семействам и 115 родам. На долю 10 ведущих семейств приходится 73,4 % всех видов (показатель весьма высокий), родов – 36,7 %. Семейственный спектр ценофлоры соответствует бореальной области [Толмачев, 1986], ранговый коэффициент корреляции равен 0,62, что указывает на единый исторический процесс формирования равнинных и горных флор бореальной области. Горный характер флоры подчеркивает наличие в головном списке сем. Saxifragaceae и более высокие места семейств Cruciferae и Salicaceae, а также присутствие в верхней части родового спектра таких родов, как *Draba*, *Saussurea*, *Saxifraga*, *Dryas*, большинство представителей которых являются криофитами.

Структуры семейственных и родовых спектров характеризуют исторический процесс формирования флор, но практически не отражают их ценоотической значимости; последнюю хорошо определяет такой показатель, как наличие в семействе доминирующих и активных видов. Первое место в семейственном спектре занимает сем. Rosaceae, включающее восемь видов доминирующих *Dryas*, высокоактивные на всем ареале дриадовых тундр *Potentilla gelida* и *Sibbaldia procumbens*, активный в части ареала *Potentilla nivea*. Второе место принадлежит сем. Cyperaceae с содоминирующим и высокоактивным *Kobresia myosuroides*, активными *Carex ledebouriana* и *C. atrofusca*. Третье – сем. Poaceae с региональными содоминантами *Festuca sphagnicola* и *F. kryloviana* и активными на всем ареале дриадовых тундр *Hierochloa alpina*, *Trisetum spicatum*, *Festuca brachyphylla*, *Poa glauca*. На четвертом месте стоит сем. Ericaceae с группой региональных содоминантов – *Cassiope ericoides*, *C. redowskii*, *Phyllodoce caerulea*, *Rhododendron redowskianum* и высокоактивным по всему ареалу *Vaccinium vitis-idaea*. Далее – сем. Salicaceae с региональными высокоактивными, иногда содоминирующими *Salix turczaninowii*, *S. nummularia*, *S. rectijulis*. Далее идут семейства, имеющие один-два обычно регионально активных вида. В целом спектр семейств по их ценоотической значимости хорошо отражает вклад каждого семейства в структурную организацию дриадовых сообществ.

Существенными показателями любой флоры являются закономерности ее структурной

Т а б л и ц а 1
Ценофлора дриадовых тундр

Вид	I	II	Вид	I	II
1	2	3	4	5	6
<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.	1	АБМ	<i>Parocolpodium altaicum</i> (Trin.) Tzvel.	9	А
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	1	АА	<i>Phleum alpinum</i> L.	1	АА
<i>Lycopodium selago</i> L.	1	БМ	<i>Poa alpigena</i> (Blytt) Lindm.	1	ГАМ
<i>Selaginella rupestris</i> (L.) Spring.	13	АБМ	<i>P. alpina</i> L.	1	АА
<i>Juniperus pseudosabina</i> Fisch. et Mayer	7	А	<i>P. altaica</i> Trin.	7	А
<i>Agrostis kudoii</i> Honda	13	М	<i>P. arctica</i> R.Br.	1	АА
<i>A. trinii</i> Turcz.	12	М	<i>P. attenuate</i> Trin.	7	М
<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlenb.) C. Hartm.	1	ГАМ	<i>P. glauca</i> Vahl.	1	ГАМ
<i>C. purpurascens</i> R. Br.	13	ГАМ	<i>P. pseudoabbreviata</i> Roshev.	13	АА
<i>C. sugawarae</i> Ohwi (= <i>C. arundinacea</i> ssp. <i>sugawarae</i> (Ohwi) Tzwel.)	15	М	<i>P. paucispicula</i> Schribn. et Merr.	13	АА
<i>Elymus nevskii</i> Tzvel.	8	М	<i>Ptilagrostis alpina</i> (Fr. Schmidt) Sipl.	4	А
<i>Festuca auriculata</i> Drob.	3	АА	<i>P. junatovii</i> Grub.	17	А
<i>F. brachyphylla</i> Schult. et Schult. ful.	1	АА	<i>P. mongolica</i> (Turcz. ex Trin.) Griseb.	4	М
<i>F. blepharogyna</i> (Ohwi) Ohwi	15	М	<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	1	АА
<i>F. chionobia</i> Egor. et Sipl. (<i>F. auriculata</i> ssp. <i>chinobia</i> (Egor. et Sipl.) Tzvel.)	11	А	<i>Baeothryon uniflorum</i> (Trautv.) Egor.	5	А
<i>F. hubsugulica</i> Krivot.	17	А	<i>Scirpus maximowiczii</i> Clarke	12	АА
<i>F. kolymensis</i> Drob.	10	М	<i>Eriophorum russeolum</i> Fries	1	АБМ
<i>F. kryloviana</i> Reverd.	8	А	<i>E. scheuchzeri</i> Hoppe	1	ГАМ
<i>F. lenensis</i> Drob.	13	М	<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori et Pool.	1	АА
<i>F. sibirica</i> Hack. ex Boiss.	11	М	<i>K. simpliciuscula</i> (Walenb.) Mackenz.	1	АА
<i>F. sphagnicola</i> B. Keller (= <i>F. ovina</i> ssp. <i>sphagnicola</i> (B. Keller) Tzvel.)	8		<i>K. smirnovii</i> Ivanova	8	А
<i>Helictotrichon mongolicum</i> (Roshev.) Henr.	7	А	<i>Carex alticola</i> Popl. ex Sukatchov (= <i>C. argunensis</i> ssp. <i>alticola</i> (Popl. ex Sukachov) Malyshev	12	М
<i>Hierochloe alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult. (Nevski) Tzvel.)	1	АА	<i>C. altaica</i> Gorodk. (= <i>C. orbicularis</i> ssp. <i>altaica</i> (Gorodk.) Egor.	17	А
<i>Koeleria altaica</i> (Domin) Krylov	17	М	<i>C. atrofusca</i> Schkuhr	1	АА
<i>K. atroviolacea</i> Domin	17	А	<i>C. ensifolia</i> Turche ex V. Kresz (<i>C. bigelowii</i> ssp. <i>ensifolia</i> (Gorodk.) Holub	2	А
<i>C. fuscidula</i> V. Kresz. ex Egor.	3	ГАМ	<i>Salix jurtzevii</i> A. Skvorts.	11	А
<i>C. glacialis</i> Mackenz.	1	АА	<i>S. nummularia</i> Anderss.	2	АА
<i>C. ktausipali</i> Meinsh.	11	М	<i>S. polaris</i> Wahlenb.	1	АА
<i>C. ledebouriana</i> C. A. Mey. ex Trev.	2	АА	<i>S. rectijulis</i> Ledeb. ex Trautv.	17	А
<i>C. macrogyna</i> Turcz. ex Steud.	5	А	<i>S. recurvigemmis</i> A.Skvorts.	2	АА
<i>C. melanocarpa</i> Cham. ex Trautv.	11	ГАМ	<i>S. reticulaa</i> L.	1	АА
<i>C. petricosa</i> Dew.	16	ГАМ	<i>S. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb.	11	ГАМ
<i>C. rigidioides</i> (Gorodk.) V. Kresz. (= <i>C. bi-</i> <i>gilowii</i> ssp. <i>rigid</i> (Gorodk.) Egor.)	11	ГАМ	<i>S. turczaninowii</i> Laksch.	7	А

1	2	3	4	5	6
<i>C. rishirensis</i> Franch.	15	A	<i>Betula exilis</i> Sukacz.	13	M
<i>C. rotundata</i> Wachlenb.	1	ГAM	<i>Thesium repens</i> Ledeb.	11	ГAM
<i>C. rupestris</i> All.	1	AA	<i>Aconogonon ajanense</i> (Regel et Til.) Hara	2	AA
<i>C. sabynensis</i> Less. ex Kunth	2	ГAM	<i>Bistorta elliptica</i> (Willd. ex Spreng.) Kom.	2	AA
<i>C. stenocarpa</i> Turcz. ex V. Krecz. (= <i>C. Tristis</i> ssp. <i>stenocarpa</i> (Turcz. ex V. Krecz.) Egor.)	7	A	<i>B. major</i> S. F. Gray	2	BM
<i>C. tenuiformis</i> Levl. et Vaniot (= <i>C. lede- bouriana</i> ssp. <i>tenuiformis</i> (Levl. et Va- niot) Egor.	15	A	<i>B. subauriculata</i> Kom.	15	BM
<i>C. trautvetteriana</i> Kom.	11	A	<i>B. vivipara</i> (L.) S. F. Grey	1	ГAM
<i>C. vanheurckii</i> Muell. Arg.	15	A	<i>Rumex alpestris</i> (Jacq.) Löve	2	A
<i>Juncus trihglumis</i> L.	1	AA	<i>Arenaria redowskii</i> Cham. et Schlecht.	11	A
<i>Luzula beringensis</i> Tolm.	16	ГAM	<i>Cerastium pusilum</i> Serg.	17	M
<i>L. cofusa</i> Lindeb.	1	AA	<i>Dianthus repens</i> Willd.	1	ГAM
<i>L. melanocarpa</i> (Michx.) Desv.	16	ГAM	<i>Dichodon cerastoides</i> (L.) Reichenb.	1	AA
<i>L. nivalis</i> (Laest.) Spreng.	1	AA	<i>Eremogone capillaris</i> (Poir.) Fenzl.	3	AA
<i>L. sibirica</i> V. Krecz.	5	ГAM	<i>E. formosa</i> (Fisch. ex Ser.) Fenzl.	5	M
<i>L. tundricola</i> Gorodk. ex V. Vassil.	3	ABM	<i>E. mongholica</i> (Schischk.) Ikonn.	18	A
<i>Lloydia seronina</i> (L.) Reichenb.	1	AA	<i>E. tschuktschorum</i> (Regel) Ikonn.	14	M
<i>Allium amphibolum</i> Ledeb.	17	A	<i>Gastrolychnis apetala</i> (L.) Tolm. et Kolzhanczikov	1	AA
<i>A. gubanovii</i> R. Kam.	10	A	<i>Gypsophila cephalotes</i> (Schrenk) Kom.	9	A
<i>A. monadelphum</i> Less. ex Kar. et Kir.	7	A	<i>Mesostemma martjanovii</i> (Kryl.) Ikonn.	18	A
<i>A. tythocephalum</i> Schultes et Schultes fil.	17	A	<i>Minuartia arctica</i> (Stev. ex Ser.) Graebn.	3	AA
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.	1	BM	<i>M. jacutica</i> Schischk.	10	A
<i>Salix alata</i> Kar. et Kir. ex Stschegl.	9	A	<i>Minuartia macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.	3	AA
<i>S. arctica</i> Pall.	1	AA	<i>M. verna</i> (L.) Hiern.	2	ГAM
<i>S. berberifolia</i> Pallas	5	AA	<i>Silene chamarensis</i> Turcz.	17	A
<i>Silene. graminifolia</i> Otth	9	A	<i>Draba cinerea</i> Adams	1	ГAM
<i>S. stenophylla</i> Ledeb.	11	ABM	<i>D. fladnizensis</i> Wulf	1	AA
<i>Stellaria altimontana</i> N. S Pavlova	12	A	<i>D. mongolica</i> Turzc.	17	A
<i>S. amblyosepala</i> Schrenk	9	BM	<i>D. nivalis</i> Liljebl.	1	ГAM
<i>S. edwardsii</i> R. Br.	1	AA	<i>D. oreades</i> Schrenk	9	A
<i>S. jacutica</i> Schischk.	11	ABM	<i>D. pygmaea</i> Turcz. ex N. Busch	17	A
<i>S. peduncularis</i> Bunge	5	ГAM	<i>D. subamplexicaulis</i> C.A. Mey.	9	M
<i>Aconitum pascoi</i> Worosch.	18	A	<i>D. turczaninovii</i> Pohle et N. Busch	17	A
<i>Anemone sibirica</i> L.	3	AA	<i>Erysimum flavum</i> (Georgi) Bobr.	17	BM
<i>Aquilegia amurensis</i> Kom.	11	M	<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.	1	AA
<i>Oxygraphis glacialis</i> (Fisch.) Bunge	4	AA	<i>Leiospora excapa</i> (C. A. Mey.) Dvorak	17	A
<i>Paraquilegia microphylla</i> (Royle) J. Drumm. et Hutch.	4	A	<i>Thlaspi cochleariforme</i> DS.	4	M
<i>Pulsatilla ajanensis</i> Regel et Til.	11	M	<i>Torulularia humilis</i> (C. A. Mey.) O. E. Schulz	3	AM
<i>P. bungeana</i> C. A. Mey.	8	M	<i>Smelowskia bifurcata</i> (Ledeb.) Botsch.	9	A

1	2	3	4	5	6
<i>Ranunculus affinus</i> R. Br.	1	AA	<i>S. calycina</i> (Steph.) C. A. Mey.	5	A
<i>R. akkemensis</i> Polozh. et Revyak.	17	A	<i>S. pectinata</i> (Bunge) E. Veliczk.	18	A
<i>R. grayi</i> Britt.	13	AA	<i>S. porsildii</i> (Drury et Rollins) Jurtz.	16	A
<i>Trollius membranoclylis</i> Hult.	11	M	<i>Stevenia cheiranthoides</i> DC.	9	BM
<i>Thalictrum alpinum</i> L.	1	AA	<i>Taphrospermum altaicum</i> C. A. Mey.	9	A
<i>Papaver canescens</i> Tolm.	9	A	<i>Rhodiola coccinea</i> (Royle) Boriss.	8	A
<i>P. croceum</i> Ledeb.	7	A	<i>R. quadrifida</i> (Pall.) Fisch. et C. A. Mey.	5	A
<i>P. nivale</i> Tolm.	11	M	<i>Saxifraga astilbeoides</i> Losinsk.	14	M
<i>P. pseudocanescens</i> M. Popov	18	A	<i>S. bronchialis</i> L.	5	ГAM
<i>P. tianschanicum</i> M. Popov	8	A	<i>S. flagellaris</i> Willd. ex Sternb.	3	AA
<i>P. udocanicum</i> (Peschkova) Peschkova	10	A	<i>S. funstonii</i> (Small) Fedde	3	AA
<i>Corydalis inconspicua</i> Bunge	17	A	<i>S. macrocalyx</i> Tolm.	9	A
<i>Borodinia tilengii</i> (Regel) Berkutenko	12	A	<i>S. oppositifolia</i> L.	1	AA
<i>Braya rosea</i> Bunge	4	A	<i>S. serpyllifolia</i> Purch	3	AM
<i>B. siliquosa</i> Bunge	5	A	<i>S. spinulosa</i> Adams	5	ГAM
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	1	AA	<i>S. terekensis</i> Bunge	18	A
<i>Chorispora bungeana</i> Fisch. et C. A. Mey.	9	A	<i>Novosieversia glacialis</i> (Adam.) F. Bolle.	3	AA
<i>Draba alpina</i> L.	1	AA	<i>Dryas ajanensis</i> Juz.	12	A
<i>D. altaica</i> (C. A. Mey.) Bunge	4	A	<i>D. crenulata</i> Juz.	6	A
<i>D. cana</i> Rydb. (= <i>D. lanceolata</i> Rogle)	4	BM	<i>D. incisa</i> Juz.	13	AA
<i>D. integrifolia</i> Vahl.	16	AM	<i>Euphorbia alpina</i> Ledeb.	18	A
<i>D. octopetala</i> L.	2	AA	<i>Empetrum nigrum</i> L.	1	ABM
<i>D. oxydonta</i> Juz.	18	A	<i>Viola altaica</i> Ker-Gawl.	7	A
<i>D. punctata</i> Juz.	1	AA	<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.	4	BM
<i>D. sumnevicii</i> Serg.	10	M	<i>Bupleurum triradiatum</i> Adams ex Hoffm	3	A
<i>Potentilla adenotricha</i> Vodopjanova	10	A	<i>Kitagawia eryngifolia</i> (Kom.) M. Pi- men.	14	A
<i>P. elegans</i> Cham. et Schlecht	13	AA	<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	2	AA
<i>P. evestita</i> Th. Wolf.	9	M	<i>Phlojodicarpus villosus</i> (Turcz. ex Fischer et C. A. Mey.) Ledeb.	5	ГAM
<i>P. gelida</i> C. A. Mey.	2	AA	<i>Sajanella monstrosa</i> (Willd. ex Spreng.) Sojak	17	A
<i>P. kryloviana</i> Th. Wolf	17	A	<i>Schultzia crinita</i> (Pall.) Spreng.	9	A
<i>P. nivea</i> L.	3	AA	<i>Arctous alpina</i> (L.) Niedenzu	1	ГAM
<i>P. sajanensis</i> Polozh.	18	A	<i>Cassiope ericoides</i> (Pall.) D. Don	11	AA
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	1	AA	<i>C. redowskii</i> (Cham. et Schlecht.) G. Don fil.	14	A
<i>Sieversia pussila</i> (Gaerth.) Hulten	11	M	<i>C. tetragona</i> (L.) D. Don	1	AA
<i>Spiraea alpina</i> Pall.	4	A	<i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Bab.	1	AA
<i>Astragalus alpinus</i> L.	1	AA	<i>Rhododendron aureum</i> Georgi	12	M
<i>A. kolymensis</i> Jurtz.	11	ГAM	<i>Rh. redowskianum</i> Maxim.	11	A
<i>A. politovii</i> Kryl.	18	A	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	2	ГAM
<i>A. pseudoaustralis</i> Fisch. et C. A. Mey	18	A	<i>Androsace bungeanf</i> Schischk. et Bobrov	3	AA
<i>A. umbellatus</i> Bunge	3	AA	<i>A. fedtschenkoi</i> Ovcz.	9	A
<i>Oxytropis alpicola</i> Turcz.	10	A	<i>Primula farinosa</i> L.	2	BM

1	2	3	4	5	6
<i>O. alpina</i> Bunge	9	A	<i>Gentiana algida</i> Pall.	3	AA
<i>O. altaica</i> (Pall.) Pers.	17	A	<i>G. grandiflora</i> Laxm.	9	A
<i>O. eriocarpa</i> Bunge	18	A	<i>Comastoma falcatum</i> (Turcz.) Toyokuni	4	A
<i>O. jurtzevii</i> Malyshev	17	A	<i>Polemonium boreale</i> Adams.	1	AA
<i>O. kuznetzovii</i> Krylov et Steinb.	17	A	<i>P. caeruleum</i> L.	2	БМ
<i>O. macrosema</i> Bunge	18	БМ	<i>P. pulchellum</i> Bunge	17	A
<i>O. pauciflora</i> Bunge	7	A	<i>Eritrichium pulviniforme</i> M. Pop.	18	A
<i>O. physocarpa</i> Ledeb.	18	A	<i>E. subrupestre</i> M. Pop.	18	A
<i>O. subnutans</i> Jurtz.	18	A	<i>E. villosum</i> (Ledeb.) Bunge	4	AA
<i>O. tshujae</i> Bunge	18	A	<i>Myosotis austrosibirica</i> O. Nikif.	17	A
<i>Thermopsis alpine</i> (Pall.) Ledeb.	8	A	<i>Dracocephalum imberbe</i> Bunge	9	A
<i>Trifolium eximium</i> Steph. ex DC.	17	A	<i>D. stellerianum</i> Hiltrebr.	11	М
<i>Thymus altaicus</i> Klokov et Shost.	17	М	<i>C. polytricha</i> (Ledeb.) Turcz.	17	A
<i>Euphrasia altaica</i> Serg.	18	М	<i>Pyretrum pulchrum</i> Ledeb.	9	A
<i>Pedicularis amoena</i> Adams ex Stev.	5	AA	<i>Saussurea congesta</i> Turcz.	18	A
<i>P. oederi</i> Vahl	1	AA	<i>S. leucophylla</i> Schrenk.	7	A
<i>Patrinia sibirica</i> (L.) Juss.	2	М	<i>S. pseudosquarrosa</i> M. Pop. et Lipsch.	18	A
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link.	3	AA	<i>S. schanginiana</i> (Wydł.) Fisch. ex Herd.	5	ГAM
<i>V. martjanovii</i> Kryl.	9	A	<i>S. squarrosa</i> Turcz.	18	A
<i>V. petrophila</i> Bunge	18	М	<i>S. subacaulis</i> (Ledeb.) Serg.	17	A
<i>Campanula dasyantha</i> Bieb.	3	A	<i>S. tomentosella</i> Khokhr.	11	A
<i>C. rotundifolia</i> L.	1	БМ	<i>Scorzonera radiata</i> Fisch	5	М
<i>C. uniflora</i> L.	1	AA	<i>Solidago gebleri</i> Juz.	5	A
<i>Artemisia furcata</i> Bieb.	13	AA	<i>Tephrosieris atropurpurea</i> (Ledeb.) Holub	5	AA
<i>A. glomerata</i> Ledeb.	13	AM	<i>Th. heterophylla</i> (Fisch.) Konechuaaja	3	AA
<i>A. lagocephala</i> (Fisch. ex Bess.) DC.	5	A	<i>T. praticola</i> (Schischk. et Serg.) Holub	17	A
<i>Aster alpinus</i> L.	3	АБМ	<i>T. pricei</i> (Simp.) Holub	9	A
<i>Crepis burejensis</i> Fr. Schmidt	3	A	<i>T. tundricola</i> (Tolm.) Holub	3	AA
<i>C. chrysantha</i> (Ledeb.) Turcz.	2	AA	<i>T. turczaninonii</i> (DC.) Holub	9	A
<i>Erigeron altaicus</i> M. Pop.	9	A	<i>Taraxacum krylovii</i> Krasnikov et V. Khan.	18	A
<i>E. eriocalyx</i> (Ledeb.) Vierh.	2	AA	<i>T. lyratum</i> (Ledeb.) DC.	18	A

Примечание. Столбец I – типы ареалов: 1–18 (1 – Голарктический, 2 – Евроазиатский, 3 – Америко-азиатский, 4 – Общеазиатский, 5 – Североазиатский, 6 – Сибирский, 7 – Центральноазиатско-Южносибирский, 8 – Центральноазиатско-Алтаесаянский, 9 – Среднеазиатско-Алтаесаянский, 10 – Восточносибирский, 11 – Восточносибирско-Дальневосточный, 12 – Восточносибирско-Восточноазиатский, 13 – Восточносибирско-Североамериканский, 14 – Дальневосточный, 15 – Дальневосточно-Восточноазиатский, 16 – Дальневосточно-Североамериканский, 17 – Южносибирский, 18 – Алтае-Саянский). Столбец II – поясню-зональные группы: названия приведены в тексте.

организации по зонально-поясным и ареалогическим комплексам видов. В данном сообщении приняты следующие зонально-поясные и ареалогические группы видов: AA – аркто-альпийская группа видов, произраста-

ющих в арктической зоне и на южных высокогорьях, вплоть до Гималаев; АБМ – аркто-бореально-монтанные виды, встречаются в Арктике, бореальной зоне и практически во всех высотных поясах горных систем бо-

реальной и суббореальной зон; ГАМ – гипоаркто-монтанная группа видов, распространение которых связано с гипоарктикой и более южными горными системами; БМ – бореально-монтанные виды (равнинно-горные), распространены в равнинной части бореальной зоны и в горных системах Азиатской России, Средней и Центральной Азии; М – монтанные виды (общепоясные), встречаются практически во всех высотных поясах гор Северной Азии и более южных горных системах; А – альпийские виды, строго приурочены к высокогорному поясу (их следовало бы более правильно называть горно-тундровыми, так как не только с Альпами, но и в целом с рельефом альпийского типа у них практически нет связей).

Вышедшие в последние годы “Сосудистые растения Советского Дальнего Востока”, “Флора Сибири”, “Арктическая флора СССР”, “Флора Северной Америки”, “Флора Европы”, “Флора Китая” и ряд других региональных определителей позволили достаточно точно выделить ареалы видов, слагающих ценофлору дриадовых тундр Северной Азии. Всего отмечено 18 типов ареала, объединенных в семь групп, отражающих основные пространственные закономерности и пути формирования ценофлоры.

Голарктическая группа представлена одним типом ареала – голарктическим – и объединяет виды, распространенные циркумполярно в пределах Голарктики.

Евроазиатская группа представлена одним типом ареала – евроазиатским, объединяющим виды, встречающиеся как в Европе, так и в Азии. По объему евроазиатская группа соответствует Палеарктике.

Американо-азиатская группа ареалов включила виды с собственно американо-азиатским, восточносибирско-североамериканским и дальневосточно-североамериканским типами ареалов.

Азиатская группа представлена двумя типами ареала: североазиатским (Дальний Восток + Сибирь) и сибирским (только Сибирь).

Группа ареалов центральноазиатской ориентации объединила виды с общеазиатским, центральноазиатско-южносибирским, центральноазиатско-алтае-саянским и среднеазиатско-алтае-саянским типами ареалов.

Группа в основном соответствует центрально-палеоарктическим видам.

Восточноазиатская группа ареалов включила виды с восточно-сибирско-дальневосточным, восточно-сибирско-восточноазиатским, дальневосточным и дальневосточно-восточноазиатским распространением. Группа соответствует восточнопалеоарктическим видам.

Виды гор южной Сибири. Группа объединяет два типа ареалов – это собственно южносибирский, охватывающий Алтае-Саянскую и Байкало-Даурскую горные системы, и алтае-саянский, виды которого распространены только в пределах Алтае-Саянской горной области.

Еще раз хочется подчеркнуть, что выделенные группы ареалов индицируют основные флористические потоки и являются более информативными, чем отдельные типы ареалов, на это указывал и А. И. Толмачев [1958, 1974].

Одной из основных характеристик ценофлоры является ее пространственная организация по таким признакам, как отношение видов к определенным ареалогическим и зонально-поясным группам, что позволяет выявить основные флористические комплексы и определить их роль в структурной организации дриадовых тундр (табл. 2).

Основу флоры (69,3 %) формируют альпийские (или горно-тундровые) (42,7 %) и аркто-альпийские (26,6 %) виды, являющиеся по сути эукриофитами и по К. В. Станюковичу [1960] формирующие эукриофитную ступень (пояс) высокогорной растительности. Монтанные виды составляют всего 14,1 %, в то время как в высокогорных флорах в целом этот показатель достигает или превышает 30 % [Мальшев, 1965а; Красноборов, 1976; Ревушкин, 1988; Шлотгауэр, 1990]. Данный фактор является одним из характерных признаков (маркером) дриадовых тундр на всем протяжении их ареала, т. е. несет не только флористическую, но и фитоценотическую информацию.

Более полную картину о структуре ценофлоры дриадовых тундр, ее общих и региональных закономерностях формирования дает распределение зонально-поясных групп по ареалогическим группам (см. табл. 2). Так, группа аркто-альпийских видов на 77,7 %

Пространственно-структурная организация ценофлоры дриадовых тундр

		Ареалогические группы							
		1	2	3	4	5	6	7	Σ
Поясно-зональные группы	АА	38 (13,3)	9	21 (7,4)	3	2	3		76 (26,6)
	АБМ	3		8	1		2		14
	ГАМ	9	2	5	6		4		26
	БМ	3	2			2	1		8
	М		1	3	3	9	17	7	40 (14,1)
	А		2	4	8	43 (15,1)	19 (6,7)	46 (16,1)	122 (42,7)
	Σ	53 (18,6)	16	41 (14,4)	21	56 (19,6)	46 (16,1)	53 (18,6)	286

П р и м е ч а н и е. Названия ареалогических и поясно-зональных групп видов приведены в тексте. Указано число видов; в скобках – процент от всей ценофлоры.

представлена двумя ареалогическими группами – голарктической и американо-азиатской. В составе первой наиболее активными, распространенными практически во всех сообществах дриадовых тундр, являются *Hierochloa alpina*, *Trisetum spicatum*, *Kobresia myosuroides*, *Festuca brachyphylla*, *Carex atrofusca*, *Lloydia serotina*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga oppositifolia*, *Sibbaldia procumbens*, *Pedicularis oederi*. Среди американо-азиатских видов активностью выделяются *Menuartia arctica*, *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla nivea*, *Androsace bungeana*, *Gentiana algida*. Все перечисленные виды характеризуются широкими разорванными ареалами от Гималаев и Тибета до равнинной Арктики и Северной Америки. Как отмечают А. Н. Криштофович [1957] и В. Н. Сипливинский [1972], столь обширные ареалы были характерны для видов неогеновой флоры.

Очевидно, этот криофильный флороценотический комплекс начал формироваться в связи с неогеновым орогенезом и начавшимся глобальным похолоданием. Именно с этим временем (миоценом) связывают формирование криофитона [Синицын, 1962, 1965; Мальшев, 1965б, Ясаманов, 1985; Величко, 1999; Гамалей, 2011, 2013], при этом приоритет отдается горному происхождению криофитов.

Данная группа аркто-альпийских видов может рассматриваться как диагностическая,

как маркер всей фитоценотической системы дриадовых тундр Северной Азии.

Группу альпийских видов (см. табл. 2) на 88,6 % составляют три ареалогические группы – виды гор юга Сибири (37,7 %), виды центрально-азиатской ориентации (35,3 %) и восточноазиатская группа видов (15,6 %). Если аркто-альпийские виды являются маркером всего ценоценотического ареала дриадовых тундр, то альпийцы – диагностическими видами для его отдельных частей: западной, восточной и центральной. Являясь диагностическими видами определенных типов дриадовых тундр, они в то же время хорошо отражают историю их формирования.

Группа видов гор юга Сибири является наиболее крупной в ценофлоре (см. табл. 2), по сути это эндемичные виды как всей горной системы юга Сибири (24 вида), так и только Алтае-Саянской горной области (21 вид). В первом случае наиболее активны *Allium amphibolum*, *Salix rectijulis*, *Silene chamarensis*, *Draba turczaninovi*, *Leiospora exapa*, *Oxytropis kuznetzovii*, *Trifolium eximium*, *Sajanella monstrosa*, *Myosotis austrosibirica*, *Tephrosia praticola*; во втором – *Aconitum pascoi*, *Papaver pseudocanencens*, *Smelowskia pectinata*, *Saxifraga terekensis*, *Dryas oxyodonta*, *Oxytropis eriocarpa*, *O. macrosema*, *Eritrichium pulviniforme*, *Euphrasia altaica*, *Valeriana petrophila*, *Saussurea congesta*. Данная группа видов формирует

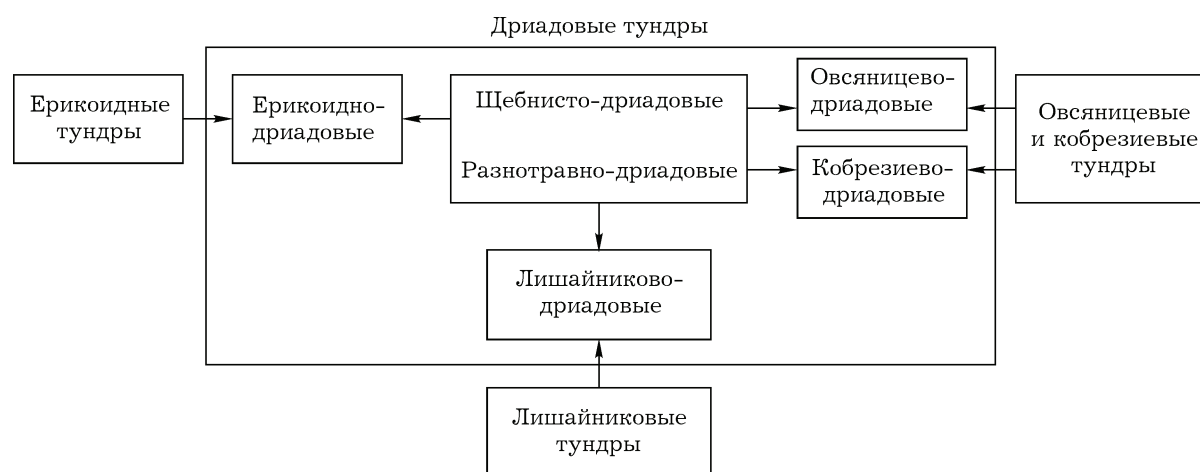
диагностическое ядро травянистых дриадовых тундр в пределах Алтае-Саянской и Байкало-Даурской горных систем. Все ее представители являются светолюбивыми петрофитами и, по-видимому, как флороценотический комплекс (за исключением *Dryas oxyodonta*) сформировались в доледниковое время по открытым каменистым местообитаниям верхних ярусов горных систем юга Сибири.

Следующая группа альпийских видов отражает связь ценофлоры с горными системами Средней и Центральной Азии, вплоть до Гималаев. Основу ее составляют такие виды, как *Festuca kryloviana*, *Paracolpodium altaicum*, *Poa altaica*, *Ptilagrostis mongholica*, *Carex stenocarpa*, *Salix turczaninowii*, *Braya rosea*, *Smelowskia calicina*, *Rhodiola coccinea*, *Oxytropis alpina*, *Thermopsis alpina*, *Schultzia crinita*, *Gentiana grandiflora*, *Dracocephalum imberbe*, *Saussurea leucophylla*, *Tephrosia pricei*, *T. turczaninowii*. Большинство этих видов активны в пределах Алтае-Саянской горной области, в Байкало-Даурии их активность снижается, или они вообще отсутствуют (*Festuca kryloviana*, *Oxytropis alpina*, *Thermopsis alpina*, *Schultzia crenita* и др.). Часть видов (*Ptilagrostis mongholica*, *Smelowskia bifurcata*, *Rhodiola coccinea*, *Braya rosea* и др.) распространены от Гималаев до горных систем Сибири.

В целом виды центрально-азиатской ориентации являются диагностическими для западных горных систем Северной Азии, для дриадовых тундр с доминированием *Dryas oxyodonta*.

Группа альпийцев восточной ориентации представлена 19 видами (см. табл. 2), среди которых доминирует *Dryas ajanensis*. Наиболее активными являются *Carex rishirensis*, *C. vanheurckii*, *Allium gubanovii*, *Arenaria redowskii*, *Minuartia jacutica*, *Borodinia tilengii*, *Oxytropis alpicola*, *Cassiope redowskii*, *Rhododendron redowskianum*. Ввиду того, что с запада на восток общая площадь высокогорий и их абсолютные высоты уменьшаются, убывают и площади дриадовых тундр и, соответственно, снижается разнообразие альпийских видов.

Рассматривая дриадовые тундры с доминированием близких видов *Dryas* как единую ценоценотическую систему, возникает проблема определения ее основных элементов, отвечающих как за внутриценоценотическую структуру, так и за связь с другими граничащими ценоценотическими системами. Сама структура дриадовых тундр на протяжении всего ареала зависит от их контакта с другими фитоценоценотическими системами, формирующими наиболее криофитную ступень горно-тундрового (альпийского) пояса. В различных частях своего ареала дриадовые тундры контактируют с лишайниковыми, ерикоидными, овсяницевыми и кобрезиевыми сообществами, формируя единый высокопоясный комплекс. В результате в структуру дриадовых тундр внедряются в качестве содоминантов элементы, возможно, в ранге синузид, контактирующих фитоценоценоцистов. Данный процесс можно представить на следующей схеме (см. рисунок).



Структурная организация дриадовых тундр в пределах Северной Азии

К центральному ядру всего комплекса дриадовых тундр следует отнести щербистые и разнотравно-дриадовые сообщества, распространенные во всех горных системах Северной Азии и за ее пределами. Они формируют сукцессионный ряд от мелкощербистых биотопов с несомкнутыми куртинами *Dryas* до сомкнутых разнотравно-дриадовых фитоценозов с проективным покрытием до 80 %. Вне зависимости от вида доминирующей *Dryas* диагностическими видами на всем протяжении их ареала является группа аркто-альпийских видов *Hierochloa alpina*, *Thalictrum alpinum*, *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *Sibbaldia procumbens* и ряд других видов, приведенных выше. Региональную их специфику отражают альпийские виды с ареалами в пределах гор юга Сибири, центрально-азиатской и восточноазиатской ориентации (см. табл. 2). Данные сообщества описаны А. В. Куминовой [1960], Б. А. Юрцевым [1964], Л. И. Малышевым [1965], В. П. Седельниковым [1978, 1988], В. Н. Ханминчуном [1986], С. Д. Шлотгауэр [1990], С. В. Осиповым [2002], упоминается рядом других исследователей.

Столь же широко в высокогорьях Северной Азии представлены лишайниково-дриадовые тундры с доминированием всех указанных выше представителей рода *Dryas*. Как правило, такие сообщества формируются в зоне контакта разнотравных дриадовых и лишайниковых тундр. Фитоценологическую независимость лишайниковых синузид и экологические условия их повышенной активности хорошо охарактеризовали Н. А. Миняев [1963] и Б. А. Юрцев [1968].

В результате увеличения мощности снегового покрова и увлажнения почв содоминирующая роль от (в основном петрофитного комплекса) травянистых видов переходит к синузидам кустистых напочвенных (ягельных) лишайников. При этом формируются два варианта лишайниково-дриадовых тундр, различных по экологии. Более щербистые наветренные местообитания занимают лишайниково-дриадовые фитоценозы с содоминированием *Alectoria ochroleuca* и *A. nigricans*.

По мелкощербистым экотопам подветренных пологих привершинных склонов распространены лишайниково-дриадовые тундры с содоминированием синузиды ягельных лишайников – *Cladina stellaris*, *Cl. arbuscula*, *Cladonia*

amaurocraea, *Cetraria cucullata*. Данный тип лишайниково-дриадовых тундр наиболее широко представлен в высокогорных системах Северной Азии.

Диагностическими видами для обоих вариантов лишайниково-ерниковых тундр являются в первую очередь представители рода *Dryas*, а также на протяжении всего ареала – аркто-альпийские виды с голарктическим и американо-азиатским типами ареалов – *Festuca brachyphylla*, *Pedicularis oederi*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Thalictrum alpinum*, *Draba flandnizensis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Novosieversia glacialis* и др.

Для центральной части их ареала (Байкало-Даурская и Алтае-Саянская горная страна) к диагностическим видам относятся *Festuca hubsugulica*, *Koeleria atroviolacea*, *Ptilagrostis junatovii*, *Allium amphibolium*, *A. tyttosephalum*, *Draba turczaninonii*, *Trifolium eximium*, *Sajanella monstrosa*, *Silene chamarensis* и др.

Для лишайниково-дриадовых сообществ западной части Алтае-Саянской горной области (прежде всего Алтая, горного массива Монгун-Тайга, хр. Цаган-Шибету), флористически тесно связанных с высокогорными флорами Центральной Азии, к диагностическим видам относятся *Festuca kryloviana*, *Paracolpodium altaicum*, *Ptilagrostis mongholica*, *Carex stenocarpa*, *Chorispora bungeana*, *Thermopsis alpina*, *Saussurea leucophylla*.

Для восточной части ареала (Восточная Сибирь, Дальний Восток) в качестве региональных диагностических видов следует отметить *Carex rishirensis*, *C. vanheurckii*, *Stellaria altimontana*, *Borodinia baicalensis*, *Cassiope ericoides*, *C. redowskii*, *Saussurea tomentosella*.

Лишайниково-дриадовые тундры приведены для Сихотэ-Алиня [Колесников, 1969], Камчатки [Нешатаева, 2009], субконтинентальных высокогорий Дальнего Востока [Шлотгауэр, 1990; Осипов, 2002], континентальных высокогорий Восточной Сибири [Шелудякова, 1938; Юрцев, 1964; Синельникова, 2009; Николин, 2013], Байкало-Даурской горной страны [Сипливинский, 1965, 1972; Петроченко и др., 1972; Тюлина, 1976; Пешкова, 1985], Алтае-Саянской горной страны [Куминова, 1960; Малышев, 1965; Красноборов, 1976; Ханминчун, 1986; Седельников, 1979, 1988; Волкова, 1994; Седельникова,

2001]; плато Путорана [Водопьянова, 1976; Куваев, 1980; Чернядьева, 1986].

В западной субаридной части Алтае-Саянской горной области широко распространены сообщества с доминированием *Dryas oxyodonta* и содоминированием синузид дерновинных *Festuca kryloviana* и *Kobresia mysuroides*. Подобные дриадовые тундры занимают значительные площади в Юго-Восточном Алтае, горном массиве Монгун-Тайга, нагорье Сангилен, где они формируют верхнюю полосу горно-тундрового пояса. Региональными диагностическими видами являются *Parocolpodium altaicum*, *Rhodiola coccinea*, *Thermopsis alpina*, *Silene graminifolia*, *Papaver canescens*, *Oxytropis alpina*, их ареал тесно связан с высокогорьями Средней и Центральной Азии, вплоть до Гималаев. Овсяницево-кобрезиевые дриадовые тундры описаны А. В. Куминовой [1960], Г. Н. Огуреевой [1980]; В. Н. Ханминчуном [1986], В. П. Седельниковым [1988], Е. А. Волковой [1994].

В высокогорьях Восточной Сибири и Дальнего Востока обычны дриадовые тундры с доминированием *Dryas punctata*, *D. ajanensis*, реже *D. crenulata* и *D. sumneviczii* и содоминированием синузид эрикоидных кустарничков. К региональным диагностическим видам относятся *Cassiope ericoides*, *C. redowskii*, *Rhododendron redowskianum*, *Minuartia jacutica*, *Stellaria altimontana*, *Arenaria redowskii*. Данные сообщества приведены в работах Б. А. Юрцева [1964], Ю. Н. Петроченко с соавт. [1972], Г. А. Пешковой [1985], С. В. Осиповым [2002].

На плато Путорана Н. С. Водопьянова [1976], В. Б. Куваев [1980] и И. В. Чернядьева [1986] приводят дриадовые тундры с доминированием *Dryas octopetala* и содоминированием эрикоидных кустарничков *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*; последний вид экологически сомнителен для дриадовых сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дриадовые тундры представляют собой крупную криофильную фитоценотическую систему субпланетарной размерности, играющую существенную ландшафтную роль в горно-тундровом поясе Северной Азии

Формирование дриадовых тундр началось, по всей вероятности, уже в неогене в

связи с процессами орогенеза и похолоданием климата. В период плейстоценовых оледенений дриадовые тундры значительно расширили свой ареал, доминируя в так называемых “приледниковых дриасовых” флорах. По мере потепления они заняли свою экологическую нишу в криофильном горно-тундровом поясе.

В современный период в высокогорьях Северной Азии доминируют шесть видов рода *Dryas* – *D. punctata*, *D. oxyodonta*, *D. ajanensis*, *D. octopetala*, *D. crenulata* и *D. sumneviczii*.

Ценофлора дриадовых тундр, насчитывающая 286 видов, прошла сложный этап становления, является полихронной и политопной, что нашло отражение в ее структуре. Основу флоры формируют альпийские (42,7 %) и аркто-альпийские (26,6 %) виды. В группе аркто-альпийцев наиболее активны виды с голарктическим и американо-азиатским типами ареалов; среди альпийцев преобладают виды гор юга Сибири, виды центрально-азиатской и восточноазиатской ориентации.

Наиболее крупными синтаксонами дриадовых тундр являются щебнистые открытые сообщества, разнотравные, лишайниковые, овсяницево-кобрезиевые, эрикоидные сформированные сообщества.

Диагностические виды дриадовых тундр подразделяются на две группы – диагностические для всех типов дриадовых сообществ на всем протяжении их ареала и диагностические, отражающие региональную специфику. В первом случае это голарктические и американо-азиатские аркто-альпийцы, во втором – группы альпийских видов, ареалы которых связаны с горами юга Сибири, Средней и Центральной Азии, Восточной Сибири, Дальнего Востока, Восточной Азии.

Работа выполнена при поддержке гранта Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”.

ЛИТЕРАТУРА

- Анехоннов О. А., Пыхалева Т. Д. Конспект флоры сосудистых растений Забайкальского национального парка. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2010. 226 с.
- Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата: Наука, 1965. Т. III. 461 с.
- Величко А. А. Общие особенности изменения ландшафтов и климата в Северной Евразии в кайнозой //

- Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена). М.: Гелиос, 1999. С. 219–233.
- Водопьянова Н. С. Растительность // Флора Пutorана. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 11–31.
- Волкова Е. А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб., 1994. 131 с.
- Гамалей Ю. В. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная специфика // Ботан. журн. 2011. Т. 96, № 2. С. 1521–1546.
- Гамалей Ю. В. Происхождение и миграция криофлор // Там же. 2013. Т. 98, № 8. С. 937–956.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Алтая. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Дорофеев П. И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. IV. С. 150.
- Игошина К. Н. Растительность Урала // Растительность СССР и зарубежных стран. М.; Л.: Наука, 1964. Т. XVI: Геоботаника. С. 83–230.
- Киселев А. Н., Кудрявцева Е. П. Высокогорная растительность южного Приморья. М.: Наука, 1992. 117 с.
- Колесников Б. П. Высокогорная растительность Среднего Сихоте-Алиня. Владивосток, 1969. 106 с.
- Конспект флоры сосудистых растений Прибайкальского национального парка. Иркутск, 2005. 493 с.
- Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
- Конспект флоры Якутии: сосудистые растения. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2012. 265 с.
- Коропачинский И. Ю., Востовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во "Гео", 2012. 707 с.
- Короковский Н. В., Хаин В. Е., Ясаманов Н. А. Историческая геология. М.: Academia, 2006. 458 с.
- Крестов П. В., Верховат В. П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток, 2003. 200 с.
- Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 21–35.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Пutorана. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. 264 с.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: РИО АН СССР, 1960. 450 с.
- Мальшев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965а. 367 с.
- Мальшев Л. И. О генезисе современной флоры Центральной Сибири // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965б. Т. 1. С. 67–69.
- Мальшев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири: Прибайкалье и Забайкалье. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 265 с.
- Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Наука, 1963. 259 с.
- Нешатаева В. Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 537 с.
- Николин Е. Г. Конспект флоры Верхоянского хребта. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2013. 248 с.
- Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М., 1980. 187 с.
- Осипов С. В. Растительный покров таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 397 с.
- Пешкова Г. А. Растительность Сибири: Предбайкалье и Забайкалье. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 144 с.
- Петроченко Ю. Н., Водопьянова Н. С., Иванова М. М. Растительность // Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1972. С. 21–35.
- Прокопенко С. В. Таксономический состав и анализ высокогорной флоры южного Сихоте-Алиня // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2011. Вып. LVIII. С. 32–131.
- Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 1988. 318 с.
- Ревякина Н. В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул, 1996. 310 с.
- Седельников В. П. Флора и растительность высокогорья Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 168 с.
- Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 223 с.
- Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 190 с.
- Синицин В. М. Палеогеография Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 267 с.
- Синицин В. М. Древние климаты Евразии: палеоген и неоген. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1965. Ч. 1. 167 с.
- Синельникова Н. В. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 2009. 214 с.
- Сипливинский В. Н. Фитогеографические черты Баргузинских высокогорий // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 81–84.
- Сипливинский В. Н. Флорогенетический очерк Баргузинских высокогорий, к истории флоры Прибайкалья // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. С. 113–135.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.; СПб., 1985–1996. Т. 1–8.
- Сочава В. Б. Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР // Академику В. Н. Сочаве к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1956. С. 522–536.
- Сочава В. Б. Географический аспект сибирской тайги. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 255 с.
- Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни тундры // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 61–138.
- Сосудистые растения Буреинского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 87. 100 с.
- Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР. Сталинабад: Изд-во АН Тадж. ССР, 1960. 169 с.
- Толмачев А. И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Северного полушария // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 316–360.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1974. 244 с.
- Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 148–164.

- Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип высотной поясности растительности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 313 с.
- Флора Сибири. Новосибирск, 1987–2003. Т. 1–14.
- Ханминчун В. Н. Флора дриадовых тундр Тувы // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 81–85.
- Чернядьева И. В. Растительность гольцового пояса // Горные фитоценоотические системы субарктики. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 253–278.
- Шелудякова В. А. Растительность бассейна реки Индигирка // Сов. ботаника. 1938, № 4–5. С. 43–79.
- Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М.: Наука, 1990. 224 с.
- Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 336 с.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Растительность СССР и зарубежных стран. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. XVI: Геоботаника. С. 3–82.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Ленингр. отд-ние, 1968. 235 с.
- Юрцев Б. А. Род *Dryas* L. – Дриада // Арктическая флора. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. Вып. IX, ч. 1. С. 250–286.
- Ясаманов Н. А. Древние климаты Земли. М.: Гидрометеоиздат, 1985. 296 с.
- Flora of China. Missouri Botanical Garden Press, 2003. Vol. 9. 286 p.
- Hulten E. Flora of Alaska and Neighboring Territories. California, Stanford. 1968. 1000 p.

High Mountain Vegetation of North Asia: Dryad Tundras

V. P. SEDELNIKOV

Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: Sedelnikovvp@gmail.com

The main distribution patterns of dryad tundras in high mountain regions, where they form a large cryophilic florocenotic system, were studied. The cenoflora of dryad tundras comprises 286 species of vascular plants, among which there are several marker groups that indicate dryad tundras in general and their regional features in particular. These groups also reveal floristic connections with other phytocenotic systems that form a unified mountain-tundra complex.

Key words: North Asia, high mountain regions, dryad tundras, cenoflora, structure.