

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук

На правах рукописи



Горбунова Анастасия Михайловна

СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ОЛЕНЬИХ ПАСТБИЩ
ЮЖНЫХ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ЯМАЛА

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Денис Васильевич Веселкин

Екатеринбург – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Литературный обзор.....	11
1.1 Современные изменения климата и их влияние на растительность Арктики	11
1.2 Растительность и крупные фитофаги	17
1.3 Северный олень и продуктивность оленевых пастбищ.....	24
1.3.1 Северный олень и северное оленеводство.....	24
1.3.2 Влияние перевыпаса на растительный покров Ямала	29
1.3.3 Исследования продуктивности оленевых пастбищ.....	32
Глава 2. Район и методы	37
2.1 Южные субарктические тундры Ямала	37
2.2 Районы исследований	40
2.3 Термины	42
2.4 Методика наземных исследований.....	45
2.5 Методика работы с данными дистанционного зондирования Земли	49
2.6 Объем материалов	56
2.7 Анализ данных.....	57
Глава 3. Состояние растительных сообществ	59
3.1 Выделение групп растительных сообществ	62
3.2 Запасы и структура фитомассы, биомассы и оленевых кормов в разных типах пастбищ..	69
3.3 Сопряженность проективного покрытия и запасов с рельефом.....	74
3.4 Сопряженность состояния растительных сообществ со степенью их нарушенности	77
3.5 Межгодовая изменчивость характеристик растительных сообществ.....	85
Глава 4. Многолетняя динамика характеристик растительных сообществ и численности оленей	91
4.1 Изменение кормовых запасов в растительных сообществах с 1930-х гг. по 2017–2019 гг.	91
4.2 Численность оленей на Ямале и в ЯНАО	98
Глава 5. Связь между характеристиками состояния растительных сообществ и ndvi.....	101
5.1 Проективное покрытие и запасы биомассы на пробных площадях и NDVI.....	101
5.2 Проективное покрытие на полигонах и NDVI	106
Заключение	109
Выводы	110
Список сокращений	111
Список литературы	112
Приложения	134
Приложение А. Видовое богатство сосудистых растений на полигонах	135

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Северные экосистемы чувствительны к климатическим [Ongoing Climate Change..., 2011; Previdi et al., 2021] и прямым антропогенным воздействиям [Legacies of Historical..., 2017] вследствие экстремальности условий [Continuous and discrete..., 2005; Arctic browning..., 2018; Elmendorf, Hollister, 2023] и низкого видового и функционального разнообразия [Biodiversity, Distributions..., 2004; Terrestrial Ecosystems, 2013; Payer et al., 2013; Plants, 2013].

Выпас оленей в тундровой зоне – традиционный вид природопользования народов Севера (ненцев, ханты, манси, селькупов, эвенков и других), имеющий для них большое этносоциальное значение [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Выпас, как таковой, не опасен для тундровых экосистем, компоненты которых адаптированы к умеренным пастбищным нагрузкам [Post, Klein, 1996; Морозова, Эктора, 2012], при условии, что на одного оленя приходится 80–100 га пастбищ в год [Андреев, 1977; Морозова, Малыгина, 2013]. Чрезмерный выпас (перевыпас) оленей – дестабилизирующий фактор для тундровых сообществ, т.к. неравномерное распределение пастбищных нагрузок опасно для тундровых растительных сообществ и почв, формирующихся на легких по механическому составу грунтах [Морозова, Эктора, 2012; Козлова, 2013]. Самое опасное при перевыпасе – многократное увеличение механических нагрузок на сообщества посредством вытаптывания [Сочава, 1932; Вашкевич, 1932; Henry, Gunn, 1991; Системный анализ биогеоценозов..., 2011; Rapid recovery..., 2012; Disturbance..., 2013; Herbivore absence..., 2021], приводящее к уничтожению почвенно-растительного покрова возвышенностей [Королев, 1932; Морозова, Эктора, 2012; Terrestrial Ecosystems, 2013] и нарушению целостности растительного покрова в понижениях рельефа. Механическое нарушение (выбивание) растительного покрова особенно опасно для лишайниковых тундр с маломощными почвами на песчаных грунтах [Сочава, 1932; Королев, 1932; Морозова, 2003; Морозова, Малыгина, 2013; Terrestrial Ecosystems, 2013]. Процесс восстановления тундровых сообществ после прекращения выпаса занимает до 15–20 и более лет [Henry, Gunn, 1991; Деградация и охрана..., 2009].

Разрозненность полевых геоботанических данных и оценок затрудняет анализ трендов изменений растительности арктической части России [Елсаков, Телятников, 2013]. Использование материалов спутниковой съёмки позволяет частично восполнить пробелы в данных. Результаты исследований динамики растительности Арктики с использованием геоинформационных технологий и с анализом дистанционных данных сформировали представление о «позеленении» Арктики [Forbes et al., 2010; Тищков, Кренке-мл., 2015; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; «Позеленение» тундры..., 2018; Биотически значимые тренды..., 2019; Reindeer control..., 2023] с такими частными эффектами как

«закустаривание» тундры [Terrestrial Ecosystems, 2013; Тишков, Кренке-мл., 2015; «Позеленение» тундры..., 2018; Биотически значимые тренды..., 2019; Reindeer control..., 2023], увеличение проективного покрытия [Forbes et al., 2010; Тишков, Кренке-мл., 2015; «Позеленение» тундры..., 2018] и продуктивности [Terrestrial Ecosystems, 2013] осок и злаков, рост значений вегетационных индексов [Terrestrial Ecosystems, 2013; Тишков, Кренке-мл., 2015; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; «Позеленение» тундры..., 2018; Биотически значимые тренды..., 2019].

Полуостров Ямал – ведущий по числу оленей район традиционного природопользования в Ямало-Ненецком автономном округе. Площадь подзоны южных тундр Ямальского района составляет более 5 млн. га. Из них к оленым пастбищам относятся все доступные к выпасу территории, покрытые растительностью [Полуостров Ямал..., 2006], за исключением участков, удаленных от водопоев более чем на 1.5 км, густых зарослей кустарников высотой более 1.5 м, разреженных или сильно обводненных болотных травостоев [Южаков и др., 2018]. Начиная с середины XX века, численность домашних северных оленей на Ямале постоянно увеличивалась. Общее число домашних оленей в 1933 г. на Ямале было около 100 тыс. [Андреев, 1934], а в 2016 г. в Ямальском районе – более 254 тыс. [Логинов и др., 2017]. Прежде всего, увеличивалось число и поголовье частных стад [Колпащиков и др., 2011]. При этом известно, что несколько мелких стад вытаптывают пастбища сильнее, чем одно крупное с тем же числом особей [Сочава, 1932]. Выявленные в различных регионах Арктики закономерности, описываемые в общем виде как «позеленение», в южных субарктических тундрах Ямала, где растительные сообщества подвергаются высокой пастбищной нагрузке, не подтверждаются результатами полевых исследований. Здесь разрастание кустарников не регистрируется [Can reindeer..., 2020; Горбунова, 2021a], запасы фитомассы снижаются [Полуостров Ямал..., 2006; Соковнина, Эктора, 2020; Веселкин и др., 2021], в результате интенсивного выпаса олени пастбища истощаются [Логинов и др., 2017; Зуев, 2015], и на песчаных водоразделах разрушается почвенно-растительный покров [Морозова, Эктора, 2012].

Актуальность работы связана с необходимостью мониторинга ресурсного потенциала растительных сообществ южных субарктических тундр на полуострове Ямал в условиях сильной пастбищной нагрузки, в том числе, в связи с необходимостью верификации данных, полученных с помощью методов дистанционного зондирования Земли. Изучение летних оленых пастбищ актуально, потому что они важны для роста оленей, почти весь набор массы тела которых происходит летом, когда олени в основном питаются сосудистыми растениями [Bråthen, Oksanen, 2001; Елсаков и др., 2022].

Степень изученности проблемы. Первые наземные исследования растительного покрова ЯНАО были проведены в 1791–1927 гг. [Андреев, 1934]: была сделана общая

характеристика оленевых пастбищ и даны общие оценки характера растительного покрова. Исследование растительности как объекта хозяйственного освоения с указанием основных массивов зимних и летних пастбищ на карте началось на Ямале в 1928 г. [Андреев, 1934]. Наземные исследования кормовых ресурсов оленевых пастбищ методом укосов были проведены в Западной Сибири в 1927 г. [Вашкевич, 1932]. Уникальная масштабная сводка "Кормовая база ямальского оленеводства" по кормовым запасам оленевых пастбищ на Ямале (с количественными характеристиками запасов) с привязкой к типам растительных сообществ была опубликована В.Н. Андреевым в 1934 г. В ее основу легли полевые данные его команды и К.Н. Игошиной [Андреев, 1934]. Более современных наземных исследований продуктивности тундровой растительности на полуострове относительно немного. На Ямале исследования методом укосов проводились в 1990–1995 гг. в арктических и субарктических тундрах [Полуостров Ямал..., 2006]; в них сделаны выводы о перевыпасе и деградации оленевых пастбищ на Ямале. В 2017–2018 гг. на Ямале, Гыдане и Тазовском полуострове также проводились наземные исследования продуктивности растительности методом укосов [Сорочинская, Леонова, 2020].

Фрагментарность наземных исследований затрудняет анализ изменений растительности арктической части России [Елсаков, Телятников, 2013], и использование материалов спутниковой съемки позволяет частично восполнить пробелы в данных. Работы по изучению структурных и функциональных особенностей сообществ оленевых пастбищ проводятся [Spatial and temporal..., 2009; Елсаков, Телятников, 2013; Velocity of change..., 2017], в т.ч. методами спутникового мониторинга земной поверхности с использованием мультиспектральных космических изображений и с расчетом вегетационных индексов [Елсаков, Телятников, 2013]. Именно с использованием данных дистанционного зондирования установлены тренды "олуговения" и "закустаривания" в арктической зоне [Effects of summer grazing..., 2001; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; Spatial variation..., 2017; «Позеленение» тундры..., 2018; Влияние сокращения ледовитости..., 2018; Национальный доклад..., 2019; The Arctic plant..., 2024] в связи с повышением температуры приземного воздуха [Moon et al., 2023] и других климатических факторов [Plot-scale evidence..., 2012; Terrestrial Ecosystems, 2013]. Показано, что изменения состояния растительности вызваны не только климатом, но и являются результатом активизации хозяйственной деятельности [Terrestrial Ecosystems, 2013; Disturbance..., 2013; Национальный доклад..., 2019], так изменение численности ключевых травоядных животных в тундре, таких как северные олени/карибу иногда усиливает позеленение тундры, а иногда противодействует ему [Synthesis..., 2013; Reindeer control..., 2023].

Проблемы перевыпаса скота и сопряженной с этим деградации растительности встречаются повсеместно и в других регионах, где численность травоядных превышает допустимую емкость пастбищ [Морозова, 1985; Дьяченко, 2005; Распределение трофических ресурсов..., 2014; Гусейнов, Вердиева, 2014; Сараева, Ткачук, 2021]. Особенно велико влияние перевыпаса на растительный покров и ландшафт тундры в связи с суровыми экологическими условиями, медленным ростом растений и невысокими кормовыми запасами [Двораковский, 1983]. Высокие пастбищные нагрузки приводят к глубокому изменению видового состава тундровых растительных сообществ [Manseau et al., 1996; Herbivore absence..., 2021] и становятся причиной деградации растительного покрова [Зуев, 2013; Гилёва, 2018; Wal et al., 2001; Herbivore absence..., 2021].

Исследования, основанные на данных дистанционного зондирования, показывают, что растительность в Арктике меняется неоднородно, и в тенденциях существуют региональные различия: часть региона характеризуется процессами роста зелёной фитомассы [Effects of summer grazing..., 2001; Spatial variation..., 2017; «Позеленение» тундры..., 2018], на отдельных участках происходит её снижение [Changing seasonality..., 2017; Arctic browning..., 2018; Liu et al., 2021], и большие территории существенно не изменились [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Соответственно, дальнейшие наземные исследования состояния растительности необходимы для верификации данных дистанционного зондирования.

Цель диссертационной работы: охарактеризовать современное состояние растительных сообществ оленевых пастбищ в подзоне южных субарктических тундр полуострова Ямал, оценить временную динамику запасов разных фракций фитомассы и оценить применимость данных, получаемых с помощью дистанционного зондирования Земли, для количественной характеристики состояния растительных сообществ пастбищ.

Задачи исследования:

1. Получить и проанализировать характеристики современного состояния растительных сообществ оленевых пастбищ (проективное покрытие растений; структуру и запасы надземной фитомассы; кормовые запасы) в зависимости от степени нарушенности сообществ выпасом и от форм рельефа, на которых они сформированы.
2. Оценить изменение запасов разных фракций поедаемой оленями фитомассы на пастбищах в подзоне южных субарктических тундр полуострова Ямал с 1930-х гг. по 2017–2019 гг.
3. Исследовать силу коррелятивных связей между характеристиками растительных сообществ оленевых пастбищ и значениями вегетационного индекса NDVI.

Научная новизна. Получены данные, характеризующие состояние растительных сообществ оленевых пастбищ в 2017–2019 гг. на полигонах, расположенных в бассейнах двух равнинных рек в подзоне южных субарктических тундр полуострова Ямал. В том числе

охарактеризованы запасы разных фракций поедаемой оленями фитомассы на летних пастбищах разных типов и количественно охарактеризованы их особенности в связи со степенью нарушенности выпасом и элементами рельефа. Впервые охарактеризовано изменение запасов фракций зеленых и лишайниковых кормов на оленевых пастбищах в подзоне южных субарктических тундр полуострова Ямал с 1930-х гг. по 2017–2019 гг., т.е. почти за 90-летний период путём количественного сопоставления результатов опубликованных и собственных наземных исследований. Установлено, что наиболее заметно с 1930-х гг. по 2017–2019 гг. изменились (снизились) запасы лишайников, в то время как запасы зеленых кормов фактически, не изменились. Установлена положительная значимая, но не сильная коррелятивная связь между значениями нормализованного разностного вегетационного индекса (NDVI) и такими характеристиками растительных сообществ как общее проективное покрытие растений, надземная фитомасса и биомасса.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты позволили количественно охарактеризовать особенности величин разных фракций надземной фитомассы в подзоне южных субарктических тундр полуострова Ямал в связи со степенью нарушенности выпасом и элементами рельефа. Установлена высокая степень нарушенности растительных сообществ пастбищ под воздействием выпаса оленей. Совмещение текущих характеристик состояния сообществ с оценками на начало 1930-х гг. подтвердило, что основное направление трансформации тундровых сообществ исследуемого района – делихенизация как изменение структуры сообществ. В целом результаты показали, что глобальные климатогенные тренды изменения растительности могут заметно трансформироваться на локальном и региональном уровнях спецификой конкретных условий, которые в исследованной части Ямала связаны с высокой численностью домашних северных оленей.

Оценка корреляционных связей между данными, полученными при наземном обследовании сообществ, и значениями вегетационного индекса NDVI не подтверждает возможность точного определения величин кормовых запасов в тундрах Ямала на основе дистанционных данных. Этот результат улучшает текущее понимание возможностей разных методов мониторинга тундровых сообществ и свидетельствует о важности оценок, получаемых прямыми геоботаническими методами. В практическом отношении результаты работы в части материалов по оценке структуры и запасов надземной фитомассы и запасов поедаемых оленями фракций фитомассы частично были получены при выполнении НИР 6.16/2019 "Мониторинг кормовых запасов южных субарктических тундр Ямала в нижнем течении р. Еркатаяха" по заказу Правительства ЯНАО в рамках комплексной научно-исследовательской экспедиции "Ямал–Арктика" НП Центра освоения Арктики. Результаты работы необходимы для разработки способов сохранения традиционного ненецкого оленеводства на полуострове Ямал. Результаты

указывают на необходимость регламентации (снижения, упорядочивания) пастбищных нагрузок на тундровые сообщества с целью сохранения на обследованной территории пастбищ беснежного периода и создания условий для постепенного восстановления лишайниковых компонентов тундровых сообществ.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Средние оценки общей надземной фитомассы растительных сообществ оленых пастбищ на двух полигонах, расположенных в бассейнах р. Еркатаяха и р. Байдаратаяха, в 2017–2019 гг. близки – 32 и 34 ц/га, соответственно. Между разными типами оленых пастбищ значения фитомассы варьируют примерно в 2 раза. Больше всего фитомассы в травяных тундрах, меньше всего – в луговых сообществах. За почти 90 лет средние запасы зеленых кормов не изменились, а запасы лишайниковых кормов уменьшились, из-за чего уменьшились общие запасы кормов, и изменилось соотношение между фракциями в сторону преобладания зеленых кормов.
2. Величины индекса NDVI положительно, но не сильно коррелируют с общим проективным покрытием растений на площади, проективным покрытием мхов и проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса, а также с фитомассой и биомассой.

Степень достоверности и апробация результатов. Надежность и обоснованность выводов и защищаемых положений, представленных в работе, обеспечена применением методов, адекватных поставленным задачам. Проанализирован достаточный объем данных, полученных автором в ходе трехлетних экспедиционных работ (107 геоботанических описаний и 264 пробы надземной фитомассы) и камеральных исследований с использованием ДЗЗ (407 значений индекса NDVI). Результаты проанализированы с применением статистических методов: коэффициента корреляции Спирмена, однофакторного, двухфакторного и трехфакторного дисперсионного анализа (ANOVA), критерия Стьюдента для повторных измерений.

Материалы исследований были представлены на 12 конференциях: пять ежегодных Всероссийских конференций молодых учёных «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 2018, 2019, 2021, 2022, 2023 гг.); конференция молодых ученых Фабрика научной мысли «Ресурсы холодного мира: Ямал и Арктика» (Тюмень, 2018); VII Всероссийская конференция (с международным участием) "Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии (памяти выдающегося ученого-лесовода, академика РАН А.С. Исаева) (Москва, 2019); Всероссийская научно-практическая конференция "Климатические изменения и сезонная динамика ландшафтов" (Екатеринбург, 2021); III Международная научно-практическая конференция молодых ученых "Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию" (Архангельск, 2022); IV

всероссийская научная конференция "Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана" (Сыктывкар, 2023); Всероссийская научная конференция с международным участием и школа для молодых ученых "Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы" (Петрозаводск, 2024); IX Всероссийская конференция с международным участием "Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии" (Москва, 2025).

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН и частично поддержана: в 2018 г. комплексной программой УрО РАН (проект № 18-9-4-22), в 2019 г. – Правительством ЯНАО и НП «Центр освоения Арктики».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 научных работ, из них 2 публикации в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК при Минобрнауки России и индексируемых в международных базах WoS и Scopus.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в разработке плана исследования, руководил экспедиционными работами на протяжении трех полевых сезонов (2017–2019 гг.) и лично участвовал в сборе полевого материала. Камеральная обработка собранного материала, поиск, сбор и расчеты с использованием данных дистанционного зондирования Земли произведены автором самостоятельно. Анализ данных, интерпретация и обобщение результатов, подготовка публикаций выполнены автором при консультациях с научным руководителем. Текст диссертационного исследования подготовлен лично автором.

Благодарности. Автор выражает благодарность: научному руководителю д.б.н. Веселкину Д.В., к.б.н. Морозовой Л.М, Горбунову Л.С., к.б.н. Абдульмановой С.Ю., к.б.н. Соколову А.А., д.б.н. член-корреспонденту РАН Богданову В.Д., д.б.н. Головатину М.Г., Правительству ЯНАО и НП Центру освоения Арктики, Ерохину Н.Г. и сотрудникам музея ИЭРиЖ УрО РАН, к.б.н. Ерохиной О.В, к.б.н. Пустоваловой Л.А., к.б.н. Золотаревой Н.В., к. с.-х. н. Низаметдинову Н.Ф.

Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Обзор опубликованных сведений включает оценку современных изменений климата и растительности Арктики; сведения о диком и домашнем северном олене, об особенностях их питания и поведения; сведения о взаимодействиях растений и фитофагов и о последствиях переэксплуатации растительных ресурсов. Обсуждаются оценки влияния перевыпаса на растительный покров полуострова Ямал и дается анализ наземных и дистационных исследований продуктивности оленевых пастбищ.

1.1 Современные изменения климата и их влияние на растительность Арктики

Климатическая система Земли испытывает существенное потепление [Circumpolar Arctic Tundra..., 2010; Land and Water..., 2016; Velocity of change..., 2017; Moon et al., 2023]. До 1750 г. уровень CO₂ в атмосфере оставался практически неизменным, а затем начал экспоненциально увеличиваться на 0.4% каждый год; потребление углеродного топлива удваивается каждое десятилетие; с 1860 г. средняя температура на поверхности Земли увеличилась примерно на 0.5 °C [Boreal forests contribution..., 2012]. В Арктике (выше 60° с.ш.) температура приземного воздуха в 2022 г. стала пятой по величине с момента начала регистрации в 1900 г., достигнув 0.76 °C выше среднего значения за 1991–2020 гг. [Moon et al., 2023].

В последние десятилетия потепление климата в Арктике происходит заметнее и интенсивнее по сравнению с более низкими широтами [Spatial and temporal..., 2009; Synthesis..., 2013; Влияние сокращения ледовитости..., 2018; Arctic browning..., 2018; Relationship between Species..., 2020; Previdi et al., 2021; Elmendorf, Hollister, 2023; The Arctic plant..., 2024]. С 1980 г. темпы повышения температуры атмосферы в Арктике были в два раза выше, чем на остальной части планеты [Synthesis..., 2013]. Уменьшение площади морского льда [Disturbance..., 2013; Meltofte et al., 2013; Mammals, 2013] и таяние ледников Гренландии [Meltofte et al., 2013], отступление и утончение льда в Баренцевом и Карском морях – признаки изменения климата, как в Арктике, так и в мире в целом [Circumpolar Arctic Tundra..., 2010; Последствия изменений климата..., 2017; Влияние сокращения ледовитости..., 2018]. Средние температуры поверхности моря в августе показывают, что в большинстве свободных от льда регионов Северного Ледовитого океана наблюдаются тенденции к потеплению, начиная с 1982 г. [Moon et al., 2023]. В сентябре 2006 г. площадь морского льда возрастом более четырех лет покрывала более 1 млн. км², а в сентябре 2022 г. – лишь 127000 км² [Moon et al., 2023]. По всей Арктике в период с 1970 по 2000 гг. сократилась продолжительность снежного сезона примерно на 2.5 дня в году [Disturbance..., 2013]. С 1950 г. в каждом сезоне наблюдалось среднее увеличение количества осадков в Арктике [Moon et al., 2023].

Ключевые проявления потепления климата на суще включают: более позднее замерзание и появление снежного покрова осенью, более раннее таяние снега весной, потепление и таяние вечной мерзлоты, увеличение частоты и серьезности экстремальных погодных явлений (в т.ч. снегодожди) и увеличение частоты пожаров в тундре [Terrestrial Ecosystems, 2013; Mammals, 2013; Sub-arctic mosses..., 2023].

В Арктической зоне Российской Федерации (АЗРФ), начиная с 1990-х годов, сохраняется тренд потепления: мягче стали зимы; увеличивается продолжительность вегетационного периода; обновляются абсолютные рекорды температур (в основном положительных); происходит рост количества осадков, в том числе снега; в ряде мест растет мощность снежного покрова; повсеместно увеличивается скорость приземного ветра; в акватории Северного Ледовитого океана сокращаются площади многолетних льдов [Ongoing Climate Change..., 2011; Changing seasonality..., 2017] и их мощность (почти на 40%); преобладают антициклонические процессы в атмосфере [Национальный доклад..., 2019]. За последние три десятилетия в отдельных регионах АЗРФ среднегодовая температура воздуха повысилась на 1–3 °С, а площадь морского льда, хотя и с периодическими колебаниями, имеет тренд сокращения [Последствия изменений климата..., 2017; «Позеленение» тундры..., 2018]. Потепление в тундровой зоне Западной Сибири уже превышает лимит потепления 1.5 °С, определенный Конференцией по климату в Париже [Влияние сокращения ледовитости..., 2018].

Аспекты динамики арктических экосистем [«Позеленение» тундры..., 2018; Bogdanov, Golovatin, 2017; Can reindeer..., 2020; Complexity revealed..., 2020] под влиянием климатических и антропогенных факторов [Meltofte et al., 2013] привлекают внимание исследователей. Северные экосистемы чувствительны к климатическим [Бобков и др., 2014; Зуев и др., 2019; Ongoing Climate Change..., 2011; Previdi et al., 2021] и прямым антропогенным воздействиям [Legacies of Historical..., 2017] вследствие экстремальности условий [Природа Ямала, 1995; Continuous and discrete..., 2005; Arctic browning..., 2018; Elmendorf, Hollister, 2023] и низкого видового и функционального разнообразия [Чернов, 1980; Магомедова, 2006; Тишков, 2012; Biodiversity, Distributions..., 2004; Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013; Payer et al., 2013; Plants, 2013]. При этом в разных регионах Арктики отклик биоты на климатические изменения может варьировать в связи с различиями реальных условий в локальных местообитаниях [Чернов, 1989; Terrestrial Ecosystems, 2013; Payer et al., 2013; Potential Arctic tundra..., 2016], поскольку тепловые условия зависят не только от радиационного режима, но и от особенностей ландшафта [Чернов, 1989; Potential Arctic tundra..., 2016].

Арктика играет важную роль в глобальном балансе углерода, внося значительный вклад в потоки углекислого газа и метана между экосистемами и атмосферой [Disturbance..., 2013]. Меняющиеся климатические условия способствуют повышению температуры вечномерзлой

толщи и увеличению слоя сезонного оттаивания [Национальный доклад..., 2019]. Температура вечной мерзлоты в 2022 г. была самой высокой за всю историю долгосрочных стационарных наблюдений [Moon et al., 2023]. Вечная мерзлота – сильный поглотитель тепла, который снижает температуру поверхности и тепловой поток в атмосферу, и, следовательно, таяние вечной мерзлоты выделяет тепло, вызывая положительную обратную связь с климатом [Disturbance..., 2013]. Органогенные горизонты мерзлоты содержат около 50% предполагаемого общего глобального подземного запаса органического углерода [Terrestrial Ecosystems, 2013]; верхние три метра вечной мерзлоты содержат более чем в два раза больше углерода, чем атмосфера [Disturbance..., 2013]. Таяние вечной мерзлоты влияет на выбросы NO_2 , CO_2 и CH_4 из почв и отложений непосредственно через изменения температуры, состояния кислорода и количества органического материала, доступного для разложения или ферментации [Disturbance..., 2013; Terrestrial Ecosystems, 2013]; что в свою очередь влияет на состав растительного покрова [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Деградация вечной мерзлоты усиливает термоэрозию и деградацию земель, способствует разрушению берегов, провалам грунта, осушению озер, заболачиванию и разрушению прибрежных лесов [Disturbance..., 2013; Национальный доклад..., 2019]. Площадь снежного покрова в АЗРФ уменьшилась за последние 30 лет примерно на 10% [Национальный доклад..., 2019].

Данные ДЗЗ показывают, что потепление климата приводит к изменению состава (увеличение площадей кустарников – *Betula* spp., *Salix* spp. и *Alnus* spp. [Terrestrial Ecosystems, 2013] – в тундре) и площади распространения арктической растительности [Shifts in Arctic..., 2013; Terrestrial Ecosystems, 2013; Plants, 2013; Potential Arctic tundra..., 2016; Myers-Smith, Hik, 2018; Contrasting shrub species..., 2018; Lafleur, Humphreys, 2018]. В связи с потеплением климата происходит продвижение древесной кустарниковой растительности с юга на север [Disturbance..., 2013; Myers-Smith, Hik, 2018]. Граница зарослей ив на протяжении последнего периода потепления (продолжительностью в 4–5 столетий) продвинулся от лесотундры до подзоны арктических тундр [Андреев, 1970]. Любое событие, вызывающее расширение границ деревьев и кустарников, уменьшает альбедо, вызывая положительную обратную связь с потеплением [Disturbance..., 2013; Reindeer control..., 2023].

Проведенные спутниковые наблюдения показывают, что продуктивность растительности чувствительна к изменению температуры в северных широтах [Terrestrial Ecosystems, 2013; Velocity of change..., 2017; Contrasting shrub species..., 2018], однако изменения продуктивности в 80% северных регионов мира происходят значительно медленнее, чем изменения климата [Velocity of change..., 2017]. Изменения растительности не всегда тесно связаны с изменениями температуры. На изменение видового разнообразия мхов, лишайников и кустарников влияют также: антропогенное воздействие, продолжительность вегетационного периода, гидрология,

зимние и летние осадки, интенсивность выпаса [Plot-scale evidence..., 2012; Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013].

Рост значений вегетационных индексов отражает увеличение общего продуктивного покрытия растений, надземной биомассы [The Arctic plant..., 2024] и продукции растительности [Phytomass, LAI..., 2003; Raynolds et al., 2006; Spatial and temporal..., 2009; Phytomass patterns..., 2008; Елсаков, 2012; Terrestrial Ecosystems, 2013; Лавриненко, Лавриненко, 2013; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; «Позеленение» тундры..., 2018]. Основной причиной роста значений вегетационных индексов и соответствующих изменений растительности принято считать глобальное потепление климата [Phytomass, LAI..., 2003; Velocity of change..., 2017]. Следствия потепления и удлинения вегетационного периода – разрастание кустарников и трав и увеличение мощности снежного покрова вследствие задержания его растениями [Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013; Disturbance..., 2013; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; Spatial variation..., 2017; «Позеленение» тундры..., 2018; Can reindeer..., 2020]. Такую реакцию тундровой растительности на изменение климата описывают как "позеленение" (greening).

Анализ показывает, что многие исследователи констатируют тенденцию позеленения (т.е. повышения продуктивности растительности) арктических экосистем [Phytomass, LAI..., 2003; Forbes et al., 2010; Plot-scale evidence..., 2012; Shifts in Arctic..., 2013; Terrestrial Ecosystems, 2013; Disturbance..., 2013; Spatial variation..., 2017; A new NDVI measure..., 2018; Relationship between Species..., 2020; Liu et al., 2021; Moon et al., 2023; Reindeer control..., 2023] в связи с повышением температуры приземного воздуха в Арктике [Moon et al., 2023]. Данный феномен описывается не только термином "позеленение", но и "олугование", "закустаривание" [Effects of summer grazing..., 2001; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; Spatial variation..., 2017; «Позеленение» тундры..., 2018; Влияние сокращения ледовитости..., 2018; Национальный доклад..., 2019; The Arctic plant..., 2024]. В работах этого направления признается, что общее повышение продуктивности арктических экосистем сопровождается или обусловлено опережающим развитием сосудистых растений и сообществ с их преобладанием. В связи с потеплением и в рамках позеленения обнаружены тенденции: увеличения высоты сосудистых растений, увеличения толщины подстилки [Plot-scale evidence..., 2012], увеличения роста и обилия кустарников [Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013; The Arctic plant..., 2024], кустарничков, граминеоидов и разнотравья, уменьшение площади голого грунта [Plot-scale evidence..., 2012], сокращения биомассы мхов и лишайников [Synthesis..., 2013], расширения ареала типичных бореальных видов на север и сокращения ареалов аркто-альпийских видов [Relationship between Species..., 2020]. Однако эти изменения зависят еще и от климатической зоны, режима увлажнения и наличия вечной мерзлоты [Plot-scale evidence...,

2012; Terrestrial Ecosystems, 2013]. Изменение численности ключевых травоядных животных, таких как лемминги и северные олени/карибу иногда усиливает позеленение тундры, а иногда противодействует ему [Synthesis..., 2013; Reindeer control..., 2023].

Как исключительно позитивное для природных экосистем «позеленение» Арктики, несмотря на рост продуктивности и проективного покрытия растительности, восприниматься не может [Национальный доклад..., 2019], поскольку отравянивание – это, прежде всего, следствие антропогенных нарушений и высоких пастьбщих нагрузок, когда на нарушенном субстрате поселяются и произрастают травянистые растения [Морозова, 2003; Андреяшкина, Пешкова, 2005; Изменение растительности..., 2008; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016]. Сукцессионные процессы, возникающие после нарушений – сильные модификаторы разнообразия, структуры и фитомассы сообществ [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Хотя спутниковые данные демонстрируют широкомасштабное позеленение Арктики, существуют значительные региональные различия в тенденциях [Moon et al., 2023]. Наряду с исследованиями позеленения Арктики публикуются данные о browning ("потемнении" или "побурении" тундры) [Changing seasonality..., 2017; Arctic browning..., 2018; Liu et al., 2021]. Это феномен снижения биомассы, продуктивности растительных сообществ и NDVI [Горбунова, 2019а], которое связывают с зимними оттепелями, весенними заморозками, распространением кустарников (имеющих более позднюю вегетацию, чем граминоиды) и задержкой таяния снега возле кустарников [Changing seasonality..., 2017; Arctic browning..., 2018; Lafleur, Humphreys, 2018], с таянием вечной мерзлоты [Moon et al., 2023] и пожарами [Moon et al., 2023].

Исследования с использованием ДЗЗ показывают, что NDVI увеличился на большей части Арктики в период с 1982 по 2008 гг. Конкретно в период с 1982 по 2012 гг. около 33% площади региона существенно позеленело, около 4% потемнело и более 57% существенно не изменилось [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Увеличение NDVI коррелировало с сокращением морского льда и более теплыми летними температурами, а также с продлением вегетационного периода [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Изменения NDVI и, следовательно, растительной биомассы и фенологии вызваны не только климатом, но и множеством экологических и социальных факторов, которые влияют на продуктивность тундры [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Ведущее значение как причина деградации земель и дестабилизации состояния арктических экосистем имеет синергетическое взаимодействие потепления климата и хозяйственной деятельности [Disturbance..., 2013; Национальный доклад..., 2019]. Изменение глубины протаивания почвы на полуострове Ямал происходит на территориях, нарушенных проездом вездеходной гусеничной техники, что может вызывать развитие эрозионных и термокарстовых процессов [Vehicle tracks..., 1995; Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013; Disturbance..., 2013]. Даже при единичных

проездах уничтожаются кустарники и кустарнички, продавливается верхняя часть сезонноталого слоя [Synthesis..., 2013], происходит перераспределение питательных веществ в дернине, увеличивается жизненность граминоидов [Henry, Gunn, 1991; Хомутов, Хитун, 2014]. Неглубокие колеи могут эффективно отводить талые воды от влажных тундр и осоковых болот, что приводит к высыханию влажной тундры и увеличению альбедо поверхности [Disturbance..., 2013]. При интенсивном движении техники происходит механическое уничтожение кустарников и мохово-лишайникового покрова, растительный покров замещается граминоидами [Henry, Gunn, 1991; Terrestrial Ecosystems, 2013; Хомутов, Хитун, 2014], наиболее толерантными к механическим нагрузкам и выпасу [Bråthen, Oksanen, 2001; Manseau et al., 1996]. Глубина протаивания почвы при этом увеличивается на 10–25 см из-за уничтожения растительного покрова как теплоизоляционного слоя [Хомутов, Хитун, 2014].

Арктической растительности свойственна пространственная гетерогенность климатогенных изменений [Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013; Бобков и др., 2014; Елсаков, 2017; Елсаков, Щанов, 2019; Многолетняя динамика NDVI..., 2020; Зуев и др., 2019; Им и др., 2020; Liu et al., 2021; Moon et al., 2023]. Наряду с территориями, где травяная и кустарниковая растительность активно развиваются, а древесная продвигается на север, есть территории, где процессы имеют противоположный тренд или не выражены [Горбунова, 2019a]. Такая неоднородность проявляется в разных масштабах и имеет разные причины [Synthesis..., 2013; Liu et al., 2021]. В глобальном масштабе различия между крупными регионами обусловлены климатическими факторами [Бобков и др., 2014; Елсаков, 2017; Многолетняя динамика NDVI..., 2020; Им и др., 2020; «Позеленение» тундры..., 2018]. В локальных масштабах особенности многолетней динамики растительности могут зависеть от вариаций климатических условий, особенностей рельефа и растительного покрова [Payer et al., 2013; Бобков и др., 2014; Елсаков, Щанов, 2019; Зуев и др., 2019; Им и др., 2020].

Полуостров Ямал – одна из территорий, для которой представления о динамике растительности неоднозначны. В разных районах Ямала выявлено увеличение значений NDVI и площади зарослей ив вследствие активного роста ив [Елсаков, 2017; «Позеленение» тундры..., 2018; Forbes et al., 2010]. Но некоторые оценки на локальных полигонах Ямала с помощью инструментов дистанционного зондирования увеличение площади зарослей ив не подтверждают [Can reindeer..., 2020]. Кроме того, на Ямале не выявлена сильная пространственная корреляция между летним теплом и NDVI [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Наземные исследования не подтверждают увеличение продуктивности тундровых сообществ [Горбунова, 2019б; Морозова, Магомедова, 2004; Полуостров Ямал..., 2006; Golovatin et al., 2012]. В ряде районов Ямала описано снижение запасов трав и кустарников [Bogdanov, Golovatin, 2017; Изменение растительности..., 2008; Социально-экологические условия...,

2012; Системный анализ биогеоценозов..., 2011], которое авторы объясняют последствиями перевыпаса домашних северных оленей, которые могут контролировать тип, распространение и продуктивность растительности [Полежаев, 1980; Магомедова, 2006; Rangifer management..., 2017; Golovatin et al., 2012; Terrestrial Ecosystems, 2013; Can reindeer..., 2020; Reindeer control..., 2023]. Ситуация, сложившаяся на полуострове Ямал, показывает, что выпас оленей может влиять на экосистемы сильнее, чем изменения климата [Terrestrial Ecosystems, 2013; Legacies of Historical..., 2017; Rangifer management..., 2017]. На Ямале в результате интенсивного выпаса на ограниченной территории большого числа оленей наблюдаются разрушение, деградация или снижение фитомассы в некоторых типах растительности [Bogdanov, Golovatin, 2017; Изменение растительности..., 2008; Морозова, Эктора, 2010; Социально-экологические условия..., 2012; Логинов и др., 2017; Системный анализ биогеоценозов..., 2011]. Вследствие выпаса разрушается не только лишайниковый покров, но и снижаются запасы трав и кустарников [Terrestrial Ecosystems, 2013; Bogdanov, Golovatin, 2017; Изменение растительности..., 2008; Социально-экологические условия..., 2012; Системный анализ биогеоценозов..., 2011].

1.2 Растительность и крупные фитофаги

Растительность – основной структурирующий элемент наземных экосистем и важнейшая характеристика условий обитания травоядных [Terrestrial Ecosystems, 2013; Шереметьев, 2018]. Типы растительных сообществ составляют основу классификации наземной биоты в масштабах сообществ, экосистем и биомов [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Структура пищевых сетей во многом зависит от растительности вследствие восходящих трофических процессов [Terrestrial Ecosystems, 2013]. При полном отсутствии консументов растительность возобновляется лишь в той мере, в какой имеется естественное отмирание в силу климатических воздействий; фитомасса в таких условиях может быть высокой, но по причине незначительного отмирания и, соответственно, слабого возобновления, продуктивность низкая. При умеренном потреблении растений животными растения возобновляются интенсивнее. В этом случае общая фитомасса оказывается сниженной по сравнению с исходным вариантом, а продуктивность (количество органического вещества, производимого растениями за вегетационный сезон) повышается [Смирнов, Токмакова, 1974]. Травоядные животные играют важную, в т.ч. положительную роль в формировании растительного сообщества [Двораковский, 1983; Миркин и др., 2000; Variation in albedo..., 2023].

Воздействие животных на растения выделяют в группу биотических факторов [Горышина, 1979], влияние которых иногда более существенно, чем влияние абиотических факторов [Горышина, 1979]. Взаимодействие травоядных животных и растений осуществляется в основном через пищевые цепи (потребление растительной массы в пищу) [Горышина, 1979; Двораковский, 1983]. Крупные фитофаги (лоси, олени, косули) потребляют большие количества

растительной массы и зачастую поедают молодые ветви деревьев и кустарников («веточный корм»). Для растений эти повреждения означают потерю наиболее важных растущих частей, снижение прироста, изменение направления роста и ветвления; иными словами, крупные животные-фитофаги действуют на растения как формообразующий фактор [Горышина, 1979]. Интенсивное потребление растений животными приводит к тому, что возобновление не может полностью компенсировать ущерб, и суммарная продукция органического вещества уменьшается [Смирнов, Токмакова, 1974]. При интенсивном выпасе травоядных проявляются нарушения не только количественного, но и качественного характера [Смирнов, Токмакова, 1974]: крупные травоядные, поедая только определенные травянистые растения и оставляя другие, способствуют появлению мозаичности в напочвенном покрове [Двораковский, 1983]. В результате избирательного поедания наиболее предпочтаемых крупными травоядными видов растений меняется видовой состав и структура пастбищных сообществ [Горышина, 1979; Terrestrial Ecosystems, 2013; Mammals, 2013; Location of studies..., 2021; Location of studies..., 2021]. Часть видов растений не может противостоять интенсивному потреблению и уступает место более стойким или менее поедаемым растениям (зоогенная сукцессия) [Смирнов, Токмакова, 1974; Миркин и др., 2000; Terrestrial Ecosystems, 2013]: преимущества получают не те виды, которые могут активнее поглощать элементы минерального питания и воду, а те, которые менее вкусны для скота и более устойчивы к выпасу [Миркин и др., 2000; Степановских, 2001]. Так, при сильной пастбищной нагрузке выпадают многие ценные травы и разрастаются малопоедаемые и непоедаемые [Горышина, 1979; Миркин и др., 2000; Terrestrial Ecosystems, 2013]. В частности, в тундрах при чрезмерном использовании лишайникового покрова оленями выпадают медленно растущие лишайники, и тундры становятся моховыми [Горышина, 1979].

Воздействие травоядных животных на растения может быть и косвенным, через изменение абиогенных факторов среды [Горышина, 1979; Двораковский, 1983]. Воздействие копытных травоядных на почвы и растительность приводит к формированию зоогенных ландшафтов [Виноградов, 1998]: зоогенному микрорельефу, изменению механического и химического состава почвы, нарушению растительного покрова [Виноградов, 1998]. Значение для растений имеют такие формы влияния животных на почву, как уплотнение поверхностных слоев, разрушение подстилки и разбивание дернины, обогащение органическими остатками и т.д. [Горышина, 1979; Двораковский, 1983]. Выпас скота уплотняет и иссушает почву [Двораковский, 1983] и может вызывать изменения ее засоленности [Степановских, 2001]. Копытные также создают характерные тропиночные комплексы [Виноградов, 1998] на сухих склонах – скотобойные тропы [Степановских, 2001; Disturbance..., 2013]: на фоне участков фоновой растительности выделяется сеть четких извилистых переплетающихся узких полос

сбитой растительности и уплотненных почв [Виноградов, 1998]. На влажной почве могут сформироваться кочки, на песчаных почвах выпас разрушает дернину, что приводит к усилению ветровой эрозии [Степановских, 2001; Disturbance..., 2013]. Крупные травоядные способствуют развитию определенных типов арктической растительности [Terrestrial Ecosystems, 2013; Location of studies..., 2021]. Преимущества на пастбищах получают растения, легко выносящие вытаптывание (со стелющимся ростом, способностью к укоренению отломанных частей, розеточные формы) [Горышина, 1979].

В Арктике травоядные животные могут осуществлять сильный контроль сверху вниз над растительностью тундры [Terrestrial Ecosystems, 2013; Location of studies..., 2021]. Многолетние каскадные циклы взаимодействия «снизу вверх» и «сверху вниз», опосредованные популяциями леммингов [Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013], имеют решающее значение для поддержания наземного арктического биоразнообразия во многих тундровых экосистемах [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Травоядные животные составляют большинство видов наземных млекопитающих Арктики и могут быть разделены на три группы в зависимости от размера тела. Мелкие (полевки, лемминги, пищухи), зачастую самые многочисленные, млекопитающие в тундровых экосистемах, обеспечивающие пищу большинству хищников и играющие ключевую роль в потоке энергии через экосистемы [Mammals, 2013]. К среднетельным относятся зайцы и более крупные грызуны (сурек, ондатра и американский бобр); обычно они встречаются с более низкой плотностью, чем мелкие млекопитающие [Mammals, 2013]. К крупным травоядным животным относятся карибу/северный олень [Terrestrial Ecosystems, 2013; Mammals, 2013], лось и овцебык. Размер, гомойотермия, удельные потребности в пище и способность достигать большой численности и биомассы сделали крупных травоядных млекопитающих важнейшими первичными консументами экосистем арктических и умеренных районов [Шереметьев, 2018].

Северный олень/карибу и мелкие грызуны – это основные группы травоядных животных в тундровых экосистемах, имеющие особое значение с точки зрения воздействия на растительность [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Эти травоядные фундаментально различаются по способам травоядности (пищевые предпочтения, поведение), мобильности (мигрирующей или оседлой) и динамике популяций (включая чувствительность к хищникам и климатической изменчивости), поэтому следует рассматривать их воздействие на растительность отдельно [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Домашние северные олени местами имеют аномально высокую численность, тогда как у мелких грызунов часто наблюдаются отчетливые 4-5-летние популяционные циклы. В то время как северные олени оказывают более постоянное воздействие («эффект давления») на растительность, воздействие мелких грызунов – «импульсный эффект», связанный с циклическими пиками численности [Terrestrial Ecosystems,

2013]. И у копытных, и у грызунов существует значительный потенциал контроля биомассы кустарников даже в условиях потепления Арктики [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Интенсивное импульсное выпасание леммингов на мхах стимулирует рост сосудистых растений [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Совокупное воздействие травоядных животных на растительность тундры может носить аддитивный или компенсаторный характер [Low spatial habitat..., 2024]. Травоядные влияют на растительность, круговорот питательных веществ и почвенные абиотические факторы [Low spatial habitat..., 2024; Location of studies..., 2021]. В высоких широтах часто констатируется неравномерное распределение травоядных животных в ландшафтах [Location of studies..., 2021; Low spatial habitat..., 2024].

Пастбище – это кормовое угодье, которое используется для выпаса стад сельскохозяйственных животных и подвергается воздействию стада на почву, травостой и другие компоненты комплекса [Степановских, 2001]. Естественные пастбища неоднородны – они различаются по условиям местообитания; видовому составу травостоя и обилию трав; поедаемости различными видами и группами животных; отавности; урожайности, производимой с единицы площади животноводческой продукции; сезонности; длительности использования и т. д. [Степановских, 2001].

Выпас скота – пример разнообразных прямых (когда растения скусываются, повреждаются, обламываются копытами и вытаптываются) и косвенных (изменение природной среды обитания, почвенного режима) влияний животных на растения [Горышина, 1979; Двораковский, 1983; Степановских, 2001], который рассматривается как антропогенное влияние, поскольку организуется и направляется человеком [Горышина, 1979]. Умеренный выпас – фактор, поддерживающий существование пастбищной растительности (Горышина, 1979); для большинства видов растений он полезен [Степановских, 2001; Disturbance..., 2013], а удобрение и разбивание дернин способствуют нормальному возобновлению растений [Горышина, 1979].

При перегрузке пастбищ происходит деградация растительности [Горышина, 1979]. Изменение растительных сообществ при выпасе называют пастбищной дигрессией [Двораковский, 1983; Степановских, 2001], растительность в этом случае может сыграть индикаторную роль, указывая на разную степень нагрузки пастбища [Горышина, 1979].

Проблемы перевыпаса скота и сопряженной с этим деградации растительности встречаются повсеместно, где численность особей травоядных млекопитающих превышает допустимую емкость пастбищ. При бессистемном интенсивном использовании естественных кормовых угодий крупными травоядными (козы, овцы, верблюды, коровы, лошади, яки) прогрессируют деградация растительных сообществ и эрозия почв [Морозова, 1985; Дьяченко,

2005; Дымова, 2008; Проблемы опустынивания..., 2012; Распределение трофических ресурсов..., 2014; Гусейнов, Вердиева, 2014; Сараева, Ткачук, 2021] вплоть до опустынивания [Дымова, 2008]. В степной зоне в результате перевыпаса снижается продуктивность пастбищ; уменьшается проективное покрытие; упрощается структура надземной фитомассы – снижается доля дерновинных злаков и увеличивается доля кустарничков, как засухоустойчивых экобиоморф [Морозова, 1985; Проблемы опустынивания..., 2012]; изменяется флористический состав сообществ [Морозова, 1990], многие виды разнотравья выпадают из травостоя [Морозова, 1983]; основная фитомасса сосредотачивается в подземных органах [Дьяченко, 2005]. Происходит снижение запасов фитомассы и уничтожение подстилки [Морозова, 1984], что отрицательно влияет на водный и термический режимы почвы, способствуя ее иссушению [Морозова, 1990; Проблемы опустынивания..., 2012] и перегреву; в результате происходит замена мезофильных видов более ксерофильными [Проблемы опустынивания..., 2012]. На лугах перевыпас скота также вызывает изменение видового состава растительности, снижение обилия видов растений и запасов фитомассы [Дымова, 2008]; вертикальная структура травостоя изменяется, т.к. основная часть растительной массы оказывается сосредоточена у поверхности почвы. В горных степях перевыпас также приводит к низкому и разреженному травостою с бедным видовым составом (особенно видами разнотравья); формированию однородных сообществ; замене поедаемых трав непоедаемыми; замещению доминантов устойчивыми к вытаптыванию видами; снижению проективного покрытия. При выбивании копытами ветоши и дернины разрушается механическая структура почвы и развивается эрозия: на склонах начинают формироваться промоины [Сараева, Ткачук, 2021], происходит образование подвижных песчаных барханов, дюн и, как следствие, опустынивание ландшафта, представляющее в горах необратимый процесс [Гусейнов, Вердиева, 2014]. Таким образом, деградация пастбищ –распространенное явление в разных регионах и природных зонах.

Особенно велико влияние травоядных на растительный покров и ландшафт тундры [Двораковский, 1983]. Облик современных тундр сформирован под влиянием длительного выпаса. Отсутствие выпаса вызывает глубокие изменения в тундровых фитоценозах: происходит накопление отмершей растительной массы, которое пряпятствует семенному возобновлению многих видов растений и изменяет микроклимат. Вследствие этого наблюдается снижение первичной продуктивности сообществ, замедление продукционного процесса и, следовательно, снижение интенсивности биологического круговорота веществ [Мониторинг биоты..., 1997]. Умеренный выпас оленей снижает массу мертвых растений в сообществах, регулируя соотношение биомассы и мортмассы в надземной фитомассе [Мониторинг биоты..., 1997].

С развитием домашнего оленеводства выпас стал проблемой антропогенного характера [Мониторинг биоты..., 1997]. Большие стада северных оленей на местах с изреженной растительностью вызывают деформацию поверхности почвы, трансформируя участок в пятнистую тундру. Особенно сильное влияние оказывают стада домашних оленей в местах, расположенных вблизи жилья оленеводов. Участки концентрации стад северного оленя в тундре распознаются по устойчивому уменьшению фитомассы и проективного покрытия растительности и по деградации почв [Виноградов, 1998; Disturbance..., 2013]. На цветных инфракрасных спектрональных аэрофотоснимках такие стации северного оленя различаются по цветовым характеристикам: видны как пятна голубого цвета со сбитой растительностью на фоне буроватых оттенков естественных тундр [Виноградов, 1998]. Вытоптанная оленями почва покрывается злаками и другими граминоидами [Сочава, 1932; Двораковский, 1983], а лишайники выпадают [Сочава, 1932; Горышина, 1979], что приводит к смене режима увлажнения почвы [Миркин и др., 2000]. При выпасе обычно сочетаются отчуждение фитомассы, удобрение и механическое разрушение дернины; соотношение этих процессов неодинаково. Различают: сбой пастбищ в местах стоянок, забоя, на постоянных путях прогона стад (пространственно локализовано, но характеризуется практически полным уничтожением живого растительного покрова и деструкцией почвы) и, собственно, перевыпас (нередко охватывает огромные территории, приводя к пастбищной дигрессии, делихенизации тундры [Морозова, Эктора, 2012] и существенному перерождению [Морозова, Эктора, 2012], но не исчезновению растительности) [Антропогенная динамика..., 1995]. Интенсивное воздействие на окружающую среду оленеводство начало оказывать в связи с организацией крупных стад [Synthesis..., 2013]: сложившаяся система олень–пастбище нарушилась, что привело в ряде мест к уничтожению пастбищ (бескормные территории появились в восточноевропейских тундрах, на Ямале и на Чукотке). В.Н. Андреевым выявлено, что из общего вреда, наносимого оленым пастбищам, 80% приходится на перевыпас оленей [Карпов, 1991].

Под влиянием человека происходит сокращение лишайниковых ценозов в тундре и уменьшение площадей оленых пастбищ [Крючков, 1976]. Перевыпас из-за увеличения популяций домашних оленей привел к резкому снижению биомассы лишайников и сокращению наземного покрова растительности с преобладанием лишайников, как в Евразии, так и в Северной Америке [Соковнина, Эктора, 2020; Feasibility of active..., 2023]. Лишайники на выбитых пастбищах восстанавливаются медленно [Крючков, 1976; Terrestrial Ecosystems, 2013]. После выбивания лишайников в тундре начинается интенсивный рост трав, т.е. происходит олугование [Synthesis..., 2013]. Однако этот процесс переоценен, поскольку создание лугов на месте тундровых сообществ – дело трудоемкое [Крючков, 1976]. Но если луга на месте выбитых пастбищ не образуются, то, все-таки, некоторое увеличение обилия трав

происходит, особенно на участках, где мхи, кустарники, кустарнички и лишайники уничтожены. Хотя биомасса трав мала, в отношении покрытия их обычно больше, чем других растений. Это и есть то, что многие ученые называют олуговением или отравлением тундры. Однако если такие участки оставить в покое, то мхи через несколько лет начинают восстанавливать позиции. Разрастаясь, моховой покров все более препятствует прогреванию почвы, оттаивание ее уменьшается, влажность увеличивается, и условия для существования трав ухудшаются; появляются кустарники и кустарнички [Крючков, 1976]. Но в большинстве случаев так не бывает, поскольку оленей продолжают выпасать в уже нарушенной тундре, превышая установленную оленеемкость, без соблюдения пастбищеоборота [Крючков, 1976].

Снежный покров защищает растительность пастбищ от вытаптывания, и выпас воздействует на пастбища только в местах копаний при изъятии кормов из-под снега. В летне-осенний период, когда снега нет, растительность подвергается сильному вытаптыванию домашними оленями, поскольку оленеводы посещают одни и те же участки по несколько раз [Карпов, 1991]. Вытаптывание животными почвы и грунта в условиях криолитозоны может привести к изменению их физических свойств – термокарсту [Карпов, 1991].

Кроме изменения почвенно-растительного покрова и рельефа, при перевыпасе изменяются и сами олени [Крючков, 1976]. Так, на Чукотке, где площадь лишайниковых пастбищ сократилась до 1–3% (от первоначальных 100% территории пастбищ), сформировалась новая порода оленей (харгин), которые могут питаться в основном зелеными кормами (60-80%), обходясь с минимумом (11–23%) лишайниковых (ягельных) кормов [Крючков, 1976; Карпов, 1991]. Эти животные с более короткими ногами и массивным туловищем, способные разбивать твердый тундровый снег и добывать из-под него зеленые корма (травы, вечнозеленые кустарнички). Таким образом, олень как часть экосистемы Субарктики меняется вместе с этой экосистемой [Крючков, 1976]. На Ямале в последние десятилетия наблюдается процесс измельчания выпасаемых оленей. В соответствии со стандартом ненецкой породы в 1980-х годах живой вес подросшего сеголетка к зиме составлял для самцов 57.1 кг, самок – 52.4 кг. По показателям 2007 и 2008 гг. средний вес животного такого возраста составляет 23 кг [Bogdanov, Golovatin, 2017].

Для эффективного использования пастбищ необходимо проводить нормированный выпас, т. е. строго рассчитывать возможную продукцию пастбища, его отавность и осуществлять регламентированный выпас скота в рамках пастбищеоборота [Степановских, 2001]. Для того, чтобы пастбища не выбивались, необходимо соблюдать определенные правила: не задерживать оленей долго на одном участке, особенно в бесснежное время. Иначе растительность не столько выедается, сколько выбивается, и на этом месте нередко образуется грязевое месиво, которое долгое время не зарастает [Крючков, 1976]. Нужно систематически,

по заранее намеченному плану перегонять оленей с одних пастбищ на другие, т.е. соблюдать пастбищеоборот [Крючков, 1976], когда для сохранения летних пастбищ нужно, чтобы пастбища, используемые в начале сезона, в следующем году были бы задействованы в конце сезона [Карпов, 1991]. Однако на практике нередко встречаются случаи использования зимних ягельных пастбищ в летний бесснежный период [Карпов, 1991; Variation in albedo..., 2023]. При такой эксплуатации происходит катастрофическое исчезновение лишайников: деструкция лишайникового покрова происходит именно от вытаптывания [Карпов, 1991; Variation in albedo..., 2023], поскольку в летнее время олени лишайниками не питаются [Карпов, 1991].

1.3 Северный олень и продуктивность оленевых пастбищ

1.3.1 Северный олень и северное оленеводство

Северный олень (*Rangifer tarandus* L.) – циркумполярный вид с обширным ареалом в тундровой, лесотундровой и северотаежной зонах Субарктики [Сафонов, 2005; Южаков и др., 2018]. Северный олень и карибу – один и тот же вид; «карибу» используется для обозначения диких северных оленей в Северной Америке [Provisioning..., 2013]. Карибу или дикий северный олень по своему поведению и экологии классифицируются как экотипы [Mammals, 2013]. Экотип – совокупность экологически близких популяций вида, приуроченных к определенному типу местообитаний и обладающих генетически закрепленными анатомо-морфологическими и физиологическими особенностями, выработавшимися в результате продолжительного воздействия сходных экологических факторов [Южаков и др., 2018]. В Арктике встречаются два стадных экотипа: мигрирующий тундровый и арктический островной; северные олени различаются по степени своей миграции и стадности по мере изменения их численности [Mammals, 2013]. Стадное поведение предполагает компромисс между риском нападения хищников и заражения паразитами в зависимости от наличия корма, что в конечном итоге является фактором, влияющим на репродуктивную продуктивность [Mammals, 2013]. Мигрирующие тундровые стада с оленятами проводят лето и осень на тундровых хребтах, раскинувшихся по северной части материка Евразии и Северной Америки. Наземные лишайники – ключевой зимний корм, особенно для мигрирующего тундрового экотипа. Лишайники растут медленно, поэтому могут подвергаться перевыпасу, что вынуждает стада с высокой плотностью перемещаться на зимние ареалы [Mammals, 2013]. Зимние ареалы большинства стад простираются до субарктических boreальных лесов (тайги), но некоторые стада иногда зимуют в тундре. Важенки любого стада мигрируют со своих зимних пастбищ на места отела, которые они, как правило, используют неоднократно в течение многих лет [Mammals, 2013]. На приполярных высокогорных арктических островах карибу обитают в более экстремальных условиях, чем те, с которыми сталкиваются мигрирующие тундровые

стада, и адаптировались благодаря пропорционально более коротким конечностям, меньшему размеру тела и более светлой шерсти [Mammals, 2013]. Северные олени особенно известны тем, что меняют свои сезонные ареалы, причем зимние ареалы смещаются чаще, чем летние ареалы [Mammals, 2013]. Когда стада мигрирующих тундровых карибу имеют низкую численность, их большой зимний ареал имеет тенденцию к сокращению; по мере увеличения численности зимний ареал расширяется [Mammals, 2013]. Сдвиги и сокращения ареала – результаты изменения доступности пищи [Mammals, 2013].

Размер стада диких северных оленей часто оценивают по фотографиям отела или летних скоплений [Mammals, 2013]. Численность особей в стадах колеблется с большой амплитудой на протяжении многих десятилетий. Снижение численности может быть связано с сокращением доступности пищи, высокой смертностью взрослых самок и снижением показателей рождаемости. Увеличение численности может быть связано с улучшением доступности пищи (включая снижение конкуренции с домашними оленями в некоторых регионах) и ужесточением контроля над охотой [Mammals, 2013]. В России интенсивное оленеводство, особенно в Западной и Дальневосточной Сибири, не позволяет диким оленям использовать одни и те же ареалы, и крупные популяции диких оленей в настоящее время сконцентрированы в Центральной Сибири [Mammals, 2013]. Около 31 стада диких оленей с разной численностью и размером ареала населяет арктическую тундру в России, по крайней мере, часть года, причем наиболее крупные стада на Таймыре и в Якутии [Mammals, 2013]. В Сибири стада диких оленей увеличивались синхронно с 1970-х годов примерно до 2000-х гг. [Mammals, 2013]. Динамика численности диких северных оленей Чукотки обратно пропорциональна численности домашних оленей: численность домашних оленей снизилась с 587 000 (1971 г.) до 92 000 (2001 г.); одновременно с этим сокращением численность диких северных оленей восстановилась с 32 200 особей (1986 г.) до 130 000 (2002 г.) [Mammals, 2013].

Пастбищные нагрузки при выпасе диких оленей значительно ниже, чем при выпасе домашних [Мониторинг биоты..., 1997]. Дикие олени потребляют меньше ягеля, чем домашние. Это различие в питании сложилось в результате вмешательства человека, который постоянно выпасал домашних оленей на ягельных пастбищах с большей емкостью, хотя физиологические потребности оленей требуют рациона с преимущественным содержанием зеленых кормов [Карпов, 1991]. Установлено, что олени поедают различные части растений, вызывая гибель отдельных органов или всего растения. Им свойственна избирательность в питании, проявляющаяся в несоответствии видового состава и количества потребляемых растений их естественному соотношению в фитоценозе [Карпов, 1991].

Условия кормления в северном оленеводстве в течение года нередко близки к скудным; потребляемые подножные корма неполноценны по ряду количественных и биологических

показателей [Южаков и др., 2018]. Суровые условия и недостаток кормов способствуют тому, что в Арктике и Субарктике большинство животных отличается многоядностью [Южаков и др., 2018]. Северные олени питаются не только лишайниками, травами, кустарниками и кормовыми кустарничками, грибами, но и поедают, из-за недостатка минеральных веществ, леммингов, мышей, птенцов и яйца птиц, а также экскременты некоторых животных [Крючков, 1976]. В случае бескормицы на пастбищах в первую очередь страдают самые крупные животные, поскольку на поддержание физиологического равновесия им требуется больше кормов, для добычи которых они должны потратить больше собственной энергии, чем среднее по размерам животное [Южаков и др., 2018]. Крупные размеры лесных оленей связаны с более продолжительной вегетацией и большим разнообразием ботанического состава растений в тайге, чем в тундре [Южаков и др., 2018]. Питательность кормов зависит от состава, периода вегетации и состояния кормовых растений. Зеленые корма в первой половине лета наиболее питательны, потом постепенно снижают содержание протеина и жира за счет клетчатки и к концу лета теряют кормовую ценность на 20–30% [Южаков и др., 2018]. Состав кормов домашнего северного оленя включает более 500 видов растений [Сафонов, 2005; Полуостров Ямал..., 2006] и 100 видов лишайников [Полуостров Ямал..., 2006]. Основу рациона северных оленей составляют травы (злаки, осоковые и разнотравье), кустарники (листья и годичные побеги), лишайники, кустарнички и грибы [Полуостров Ямал..., 2006].

Ключевая форма землепользования в Арктике – оленеводство коренными народами [Андреев, 1977; Synthesis..., 2013; Terrestrial Ecosystems, 2013; Provisioning..., 2013]. Популяции домашних оленей – важный компонент наземных арктических экосистем, представляющий собой ценную часть культурной самобытности многих коренных народов Севера, особенно в России [Provisioning..., 2013]. Размеры стад значительно увеличились за последние десятилетия и достигли исторического максимума [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Общая площадь оленевых пастбищ в России составляет около 3.3 млн км², их полезная способность составляет около 2.4 млн домашних оленей с потенциалом увеличения существующего поголовья почти на 1 млн [Provisioning..., 2013]. Однако около 1/5 площади пастбищ расположено в тайге, ландшафт которой не благоприятен для содержания больших стад оленей. В тундровых зонах пастбищные ресурсы достаточны для дальнейшего развития устойчивого оленеводства на большей части Севера России [Provisioning..., 2013].

Северный олень – ключевой вид, тесно связанный с человеческой культурой и социально-экономическими изменениями [Андреев, 1977; Provisioning..., 2013; Influence of Indigenous..., 2023]. Общая численность домашних оленей на Приполярном Севере составляет более 2.2 млн особей. Больше всего их проживает в России (около 1.5 млн). Популяция оленей в Северной Америке относительно невелика: около 10 000 на Аляске (США), от 3 000 до 4 000 на

территории Канады. В России основные оленеводческие регионы – Ямало-Ненецкий автономный округ, Республика Саха (Якутия) и Чукотский автономный округ [Provisioning..., 2013].

Стада домашних севеных оленей напрямую конкурируют с дикими оленями за ареал обитания [Mammals, 2013]. В России противостояния домашних и диких стад происходят на полуострове Таймыр, где обитает около 500 000 диких оленей, а также в северной Якутии и центральной Чукотке (200 000 и 100 000 диких оленей соответственно). На Ямале стадо дикого северного оленя в значительной мере вытеснено домашними оленями. Лишь незначительный участок крайнего северо-запада Ямала в районе р. Яходыяхи, не затронутый выпасом домашних оленей, дает возможность выжить небольшой группе диких оленей, численность которых по данным 1978 г. не превышала 60 особей; примерно такое же количество диких оленей (50–80 особей) обитает на о. Белом [Природная среда Ямала..., 1995б]. При том, что еще в 1927 г. на северном Ямале обитало 8 тыс. особей дикого северного оленя, а в 1937 г. – около 2.5 тыс. особей [Природная среда Ямала..., 1995б].

С культурной точки зрения на севере РФ различают четыре типа оленеводства: саамское (в странах Северной Европы и частично на Кольском полуострове в России), ненецко-коми-ижемское (в тундре от Белого моря до реки Енисей), эвенкийское (тунгусское)-саха (якутское) (в тундре Якутии и в северной сибирской тайге), чукотско-корякское (в тундре Дальнего Востока России) [Provisioning..., 2013].

К отличительным особенностям ненецкого оленеводства относятся выпас животных в течение года стадами [Колпащиков и др., 2011], постоянный контроль пастухов над стадом в течение всего дня [Колпащиков и др., 2011; Provisioning..., 2013; Influence of Indigenous..., 2023], управление стадом с помощью оленегонных лаек [Колпащиков и др., 2011; Provisioning..., 2013], круглогодичное использование нарт и оленевых упряжек [Provisioning..., 2013]. Большинство оленеводческих предприятий состоят из оленеводческих бригад (группы семей оленеводов, которые совместно управляют стадами на отведенной пастбищной территории) [Provisioning..., 2013]. Характерны длительные меридиональные миграции до 500 км с зимних пастбищ на летние. Стада большие (обычно 2000–4000 особей) и составляют экономическую основу кочевой жизни [Provisioning..., 2013]. Откочевав на зимние пастбища, оленеводы выделяют транспортных оленей в отдельное стадо; основное стадо выпасается согласно маршруту, а транспортное стадо – в районе стойбища оленеводов [Колпащиков и др., 2011]. С марта начинается раздельное содержание стад: маточное поголовье выпасается в плодовом стаде, а остальные олени – в неплодовом. С выходом оленей на летние пастбища плодовую и неплодовую части стада соединяют [Колпащиков и др., 2011].

На летних пастбищах малопригодными для выпаса являются участки, удаленные от водопоев более чем на 1.5 км, густые заросли кустарников высотой более 1.5 м, разреженные или сильно обводненные болотные травостои [Южаков и др., 2018].

Состав кормовой базы северного оленя значительно различается по сезонам [Сезонные изменения микробиома..., 2020]. Выделяют шесть пастбищных сезонов: зима, ранняя весна, поздняя весна, лето, ранняя осень, поздняя осень [Южаков и др., 2018]. Основные исследуемые сезоны выпаса – это зима и лето [Южаков и др., 2018].

В зимний период неоспоримые преимущества имеют лишайники, распространенные компактными массивами и имеющие высокую питательность [Южаков и др., 2018], и доступные растения, включая ветошь [Сафонов, 2005]. Северные олени приспособлены к недостаточному зимнему питанию [Сафонов, 2005; Сезонные изменения микробиома..., 2020]. В зимне-весенний период доля лишайников в рационе северных оленей возрастает до 75% [Сезонные изменения микробиома..., 2020]. Кустистые лишайники – важный кормовой ресурс для северных оленей и карибу [Feasibility of active..., 2023; Variation in albedo..., 2023]; они служат зимним кормом для оленей и летом подвержены вытаптыванию [Variation in albedo..., 2023]. При выпасе домашних оленей при однократном прохождении стада по пастбищу теряется до 25–30% общего запаса лишайников. Если при этом не осуществляется пастбищеоборот, то происходит снижение фитомассы и сокращение площади лишайниковых пастбищ (делихенизация) [Карпов, 1991]. Выбитые лишайниковые пастбища восстанавливаются, в основном, за счет злаков, а также кустарников, кустарничков и зеленых мхов. Подобное изменение растительности зимних пастбищ ведет к изменению рациона оленей – в нем снижается содержание ягеля, увеличивается доля зеленых кормов и ветошных растений [Карпов, 1991]. Однако, вряд ли можно рассчитывать на значительное развитие травянистых многолетних растений в результате уничтожения ягельников, потому что лишайники характерны для крайне бедных почв. Также следует учитывать, что урожай зимнезеленых кормов имеет большие колебания по годам, в то время как лишайники сохраняют свою фитомассу независимо от условий года [Карпов, 1991].

Летом наиболее ценными становятся пастбища субарктических тундр с высокой доступностью и значительной долей кустарниковых и травяных сообществ, составляющих основной запас зеленых кормов [Южаков и др., 2018]. Летом олени предпочитают свежую зелень [Южаков и др., 2018]. В летне-осенний период на долю лишайников в рационе приходится не более 15% [Сезонные изменения микробиома..., 2020]. За сутки стадо оленей изымает до 50% запаса питательных растений на наиболее удобных участках пастбищ, за последующие 2–3 суток изымаются все охотно поедаемые растения [Южаков и др., 2018].

1.3.2 Влияние перевыпаса на растительный покров Ямала

Площадь оленевых пастбищ Ямала составляет 10 439.61 тыс. га или 70–75% его территории [Головнёв, Абрамов, 2014; Гилёва, 2018]. На Ямале пастбища используются более 1000 лет [Spatial and temporal..., 2009], а в последние 30 лет – без ротации и круглогодично [Морозова, Магомедова, 2004].

В связи с добычей углеводородов, строительством связанных с данной отраслью хозяйства промышленных объектов и железной дороги из сельхозоборота выводятся тысячи гектар оленевых пастбищ [Forbes, 1995; Магомедова, 2006; Головнёв, Абрамов, 2014; Зотова, Дедюсова, 2016; Изменение состояния растительности..., 2017]. При этом олени пастбища на Ямале используются крайне нерационально [Зуев, 2016], а состояние пастбищ на полуострове уже более 20 лет оценивается как критическое [Зотова, Дедюсова, 2016; Изменение состояния растительности..., 2017]. Потери пастбищных площадей от перегрузки пастбищ оленями [Forbes, 1995] и активизации дефляционных процессов превосходят потери пастбищ от промышленного освоения полуострова минимум в 3 раза [Логинов и др., 2017]. В результате увеличения поголовья домашних оленей на Ямале после 1990 г. происходит деградация пастбищ [Южаков, 2017б]. Миграция стад по пастбищам Ямала происходит по отработанным маршрутам [Disturbance..., 2013; Головнёв, Абрамов, 2014], но при нехватке пастбищных угодий маршруты стад часто пересекаются [Disturbance..., 2013; Головнёв, Абрамов, 2014], и пастбища стравливаются неоднократно за один сезон выпаса [Морозова, Малыгина, 2013; Зотова, Дедюсова, 2016].

Выпас как таковой положительно влияет на продуктивность (годичную продукцию) лишайников, поскольку скусывание подсцисев стимулирует их рост, и отрицательно – на запас лишайников [Андреев, 1934; Effects of summer grazing..., 2001], но если сокращается площадь, занятая лишайниками, выпас отрицательно влияет и на то, и на другое [Андреев, 1934]. Умеренный выпас также стимулирует рост продуктивности граминоидов [Post, Klein, 1996; Manseau et al., 1996].

При высокой численности оленей выпас становится разрушающим фактором [Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013]: почва уплотняется, растительность вытаптывается [Post, Klein, 1996; Disturbance..., 2013; Herbivore absence..., 2021], и потери биомассы достигают такого уровня, который невозможно компенсировать за счет возобновления и роста, от чего продуктивность снижается [Manseau et al., 1996]. Высокая численность стада оказывает явное и заметное влияние на зимние и весенние лишайниковые пастбища, а сосудистые растения летних пастбищ более устойчивы к выпасу. Однако выпас в летний сезон все же снижает биомассу и продуктивность кормовых сосудистых растений, особенно страдает группа разнотравья [Manseau et al., 1996; Bråthen, Oksanen, 2001], лишайники и кустарники [Manseau et

al., 1996]. Вследствие крайне медленного отрастания лишайников при ежегодном бессистемном выпасе происходит уменьшение их массы [Вашкевич, 1932].

Таким образом, по опубликованным данным [Южаков, Деттер, 2020; Системный анализ биогеоценозов..., 2011; Golovatin et al., 2012; Bogdanov, Golovatin, 2017; Rangifer management..., 2017] причиной деградации растительности на Ямале может быть сильный пресс фитофагов, приводящий к чрезмерному стравливанию и механическому повреждению растительности [Provisioning..., 2013]. Этот процесс подтверждают многочисленные наземные наблюдения [Морозова, Магомедова, 2004; Изменение растительности..., 2008; Golovatin et al., 2012; Горбунова, 2018].

Высокие пастбищные нагрузки приводят к сильному изменению видового состава растительных сообществ [Manseau et al., 1996; Herbivore absence..., 2021] и становятся причиной нарушения и уничтожения растительного покрова [Зуев, 2013; Гилёва, 2018; Wal et al., 2001; Herbivore absence..., 2021]. Пастбищные нагрузки распределяются неравномерно, поэтому локально они могут быть очень высокими. В таких условиях выпас оленей играет роль мощного дестабилизирующего фактора для природно-территориальных комплексов [Морозова, Эктора, 2012]. Высокая степень изрезанности местности обусловила распространение лишайниковых тундр небольшими участками по всем положительным элементам рельефа. Они распространены почти повсеместно, и стада не могут обойти участки дефляционных обнажений [Морозова, Эктора, 2012]. Влияние оленей на растительный покров складывается из собственно поедания и механического воздействия – вытаптывания [Сочава, 1932; Полежаев, 1980; Щелкунова, 1992; Мониторинг биоты..., 1997; Wal et al., 2001; Андреяшкина, Пешкова, 2005; Rapid recovery..., 2012; Rangifer management..., 2017; Reindeer control..., 2023]. Вытаптывание – основной фактор угнетения для лишайников [Сочава, 1932; Вашкевич, 1932; Variation in albedo..., 2023]. Эффект воздействия выпаса на тундровый покров зависит от его продолжительности, интенсивности, календарных сроков и характера экотопа [Полуостров Ямал..., 2006]. На летних пастбищах, при отсутствии стравливания, стадо в 2.5 тыс. животных при одноразовом проходе стаптывает 10% лишайников, а после вторичного – 20–25%. Кружение стада уничтожает лишайниковый покров полностью [Полежаев, 1980]. Вытаптывание кормовой массы при превышении пастбищной нагрузки – 1 олень на 1 км² – переходит в фактор механического нарушения (выбивания) растительности. Особенно опасно выбивание для лишайниковых тундр с маломощными почвами на песчаных грунтах [Морозова, Малыгина, 2013; Соковнина, Эктора, 2020].

Интенсивный выпас приводит к падению продуктивности и снижению пастбищной ценности территории пастбищ всех сезонов [Магомедова, 2006], но на зимних пастбищах снежный покров уменьшает силу воздействия от вытаптывания [Мониторинг биоты..., 1997;

Полуостров Ямал..., 2006]. Систематический перевыпас оленей вызывает изменения биогеоценозов, и лишайниковые тундры сменяются кустарничковыми и мохово-травяными [Андреев, 1972; Forbes, Lefferies, 1999; Магомедова, 2006].

Проблема деградации оленевых пастбищ в Субарктике отмечена еще в 1830-х гг. [Крючков, 1976]. Состояние лишайникового покрова – индикатор состояния оленевых пастбищ [Зотова, Дедюсова, 2016]. Лишайники – легко удаляемый компонент тундровых сообществ, и после нарушения они восстанавливаются медленнее, чем сосудистые растения и мохообразные [Terrestrial Ecosystems, 2013; Соковнина, Эктора, 2020]. На Ямале, где лишайниковые пастбища практически исчезли, идет опустынивание территории, и экологическую ситуацию можно определить как критическую (4 балла по шестибалльной шкале) [Bogdanov, Golovatin, 2017]. Ее характерные признаки: обратимая замена существовавших экологических систем на менее продуктивные (частичное опустынивание) и низкая биомасса при постоянном ее снижении. Вместе с тем ситуация близка к следующей стадии – катастрофическому состоянию (5 баллов), когда происходит трудно обратимое закрепление малопродуктивных экосистем (сильное опустынивание), а биомасса и биологическая продуктивность снижаются до минимума [Bogdanov, Golovatin, 2017].

Выпас стад на Ямале проводится главным образом по долинам рек, склонам водоразделов и на возвышенностях [Королев, 1932]. Маломощный почвенно-растительный покров на песчаных водоразделах при ежегодном проходе крупных стад оленей разрушается, а обнаженный песчаный субстрат становится очагом раздува [Социально-экологические условия..., 2012; Методический подход..., 2012; Морозова, Эктора, 2012; Rapid recovery..., 2012]. Размеры песчаных раздузов на Ямале варьируют от нескольких квадратных метров до 60–80 га. Зарастание песков слабое и только по краям обнажений; в центральной части раздузов растительность отсутствует [Морозова, Эктора, 2012]. Дефляционные процессы распространены во всех подзональных подразделениях полуострова и приобрели региональное значение. Суммарная площадь относительно крупных песчаных обнажений на Ямале составляет около 600 тыс. га, или около 6% площади суши [The change of tundra biota..., 2009; Морозова, Эктора, 2012]. Общий запас зеленых кормов (особенно группы разнотравья) с 1988 по 2013 гг. снизился в 1.5–2 раза [Морозова, Малыгина, 2013], это означает потерю кормового значения многих важных, в т.ч. лекарственных, видов, богатых витаминами [Полуостров Ямал..., 2006]. В 30-х гг. группа разнотравья была представлена во всех сообществах с доминированием трав (в низинных болотах, луговинах, кочкарных тундрах), а также в зарослях кустарников (запас составлял от 2.5–3 до 10 ц/га). Современные исследования выявляют лишь незначительные запасы разнотравья (в заболоченных травяно-моховых тундрах – 0.04 ц/га, в низких травяно-моховых зарослях ив – 0.8 ц/га).

Оценки численности оленей, выпасающихся на полуострове, известны с большой неопределенностью. Общее количество оленей в ЯНАО в 1930 г. было 346 тыс. особей [Южаков, 2017а]. Численность домашних оленей в ЯНАО начала активно расти с 1990 г. В этот период в округе стала сокращаться численность поголовья в сельхозпредприятиях, и одновременно с этим начала расти численность оленей в личных хозяйствах [Южаков, 2017б]. К 2016 г. численность оленей в ЯНАО достигла 769 тыс. особей. В 1847 г. на Ямале было около 95 тыс. домашних оленей [Bogdanov, Golovatin, 2017]. В 1933 г. число домашних оленей на полуострове составляло 100 тыс. особей [Андреев, 1934], т.е. за 86 лет численность возросла незначительно. Начиная с 1950 г. на Ямале происходит постоянный стабильный рост численности домашних оленей; прежде всего, увеличивается число частных стад [Головнёв, Абрамов, 2014] и их поголовье [Колпащиков и др., 2011]. В настоящее время на полуострове по разным оценкам выпасается от 300 до 350 тысяч домашних оленей. По упрощенным оценкам средняя площадь выпаса на 1 оленя еще в 2012 г. составляла 28 га на весь пастбищный период [Морозова, Эктора, 2012]. Уже тогда этого было недостаточно, поскольку северные олени рационально используют пастбища только при небольшой плотности популяции (300–500 га пастбищ на 1 оленя) [Андреев, 1975]. В настоящее время пастбища Ямала кормят в 3–4 раза больше оленей, чем допустимо в рамках рационального природопользования [Логинов, Балашенко, 2014].

1.3.3 Исследования продуктивности оленых пастбищ

Первые исследования общей характеристики оленых пастбищ и общего характера растительного покрова было проведено в 1871–1927 гг. Житков Б.М. (в рамках экспедиции РГО) в 1908 г. условно разделил полуостров Ямал на три широтных полосы: северную, среднюю и южную, а также выяснил общие условия ямальского оленеводства. Городков Б.Н. в 1914–1928 гг. выяснил общий характер растительного покрова, общую схему крупных природных районов и дал общую характеристику оленых пастбищ [Андреев, 1934]. Исследование растительности как объекта хозяйственного освоения началось на Ямале только в 1928 г. В. Евладовым и П. Королевым; ими же были указаны основные массивы зимних и летних пастбищ на карте [Андреев, 1934].

Наземные исследования кормовых ресурсов оленых пастбищ методом укосов проводили в Западной Сибири в 1927 гг. [Вашкевич, 1932]: исследовали растительный покров до и после прохода и выпаса стада. Было выявлено, что летние и зимние пастбища резко отличаются по характеру растительности и содержанию лишайниковых кормов [Вашкевич, 1932; Bråthen, Oksanen, 2001; Rapid recovery..., 2012; Fungi, 2013]. Наземные исследования зимних пастбищ в ЯНАО проводили в 1936–1937 гг. [Аврамчик, 1939]: в составе зимних кормов преобладали лишайники (64.5%); высшие растения занимали 34.6%, мхи – 0.9%. Было

обнаружено, что зимой предпочтение отдается пастбищам на склонах ручьев и в оврагах, в отличие от летних, расположенных по большей части на плакорах [Аврамчик, 1939]. Наземные исследования запасов фитомассы методом укосов проводили на восточноевропейском Севере [Андреев, 1970]. В северных субарктических тундрах восточноевропейского Севера запасы фитомассы были более чем в 2 раза выше, чем в арктических. В южных субарктических тундрах восточноевропейского Севера (от Белого моря до Уральского хребта) были почти такие же запасы фитомассы, как и в северных субарктических, поскольку при преобладании кустарников резко сокращается запас надземной фитомассы многолетних трав [Андреев, 1970]. Методом укосов наземные исследования динамики запаса фитомассы в полосе южных субарктических тундр проводили в Якутии [Галактионова, 1989] с 1971 по 1986 гг. Было выявлено, что у кустарников и трав колебания запасов фитомассы по годам составляют до 74%, а наибольший запас отмечается в годы с теплыми весной и летом [Галактионова, 1989]. На Таймыре в структуре фитомассы преобладали мхи [Поспелова, 1983]. Наземные исследования запасов фитомассы методом укосов в лесотундре [Андреяшкина и др., 1976] были проведены с 1967 по 1975 гг.: наибольшие запасы фитомассы были отмечены в сообществах с доминированием кустарников и кустарничков [Андреяшкина и др., 1976].

Разнородные оценки, основанные на анализе динамики индекса NDVI и других данных дистанционного зондирования Земли, свидетельствуют, что в конце XX – начале XXI вв. в Арктике и Субарктике происходили и происходят масштабные изменения продуктивности экосистем [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Так, в североамериканской Арктике средние значения NDVI с 1982 по 2008 гг. увеличились на 9% [Dynamics of aboveground..., 2012], а в некоторых районах на 15% [«Позеленение» Российской Арктики..., 2016; «Позеленение» тундры..., 2018]. За тот же период в арктической тундре Евразии значения NDVI увеличились на 2% [Dynamics of aboveground..., 2012; A new estimate..., 2012]. Эти изменения соответствуют общему повышению температуры в Арктике [Spatial patterns of arctic..., 2021; Circumpolar Arctic Tundra..., 2010], большим потерям льда летом и наблюдениям за динамикой NDVI в отдельных регионах [Changing seasonality..., 2017]. Так, на островах Баренцева моря – Колгуев и Вайгач – рост индекса NDVI с 1980-х по 2010 гг. составил 15 и 30%, соответственно [Лавриненко, Лавриненко, 2013]. Для территории тайги и тундры Западной Сибири в 1982–2015 гг. выявлено значимое увеличение NDVI при положительных трендах температур воздуха в отдельные месяцы весенне-летнего периода [Зуев и др., 2019]. На севере Аляски с 1982 по 2007 гг. значения NDVI увеличились на 20% [Spatial and temporal..., 2009], что объясняется широтным позеленением Арктики, связанным с потеплением [Phytomass, LAI..., 2003]. Но, например, в Восточной Сибири отмечен отрицательный ход NDVI в 2000–2009 гг., связанный с началом

деградации многолетнемерзлых пород в виде роста полигонизации и заболачивания тундр [Елсаков, 2017].

Однако не всегда динамику значений индексов привязывают к потеплению. На оленевых пастбищах Тиманской тундры с 1985 по 2009 гг. рост индексов варьировал в разных районах от 0.2 до 15.3% [Елсаков, Щанов, 2019] в связи с сокращением поголовья оленей в два раза. В Якутии выявлен отрицательный прирост NDVI, несмотря на повышение температуры и влажности за 1998–2009 гг.; при этом, с температурой индекс коррелирует только в начале периода вегетации – в мае [Варламова, Соловьев, 2012], а с влажностью не коррелирует вовсе. В связи с антропогенной трансформацией (механическими нарушениями, загрязнением, перевыпасом, пожарами) данные ДЗЗ с разрешением более 30 м показывают, что значения NDVI с 1982 по 2012 гг. на территории Большеземельской тундры, на юге Ямала, западном Таймыре и севере Чукотки снизились на 6–10% [Изменения биологической продуктивности..., 2021].

Современных наземных исследований продуктивности арктической растительности сравнительно немного. При этом чаще всего исследуется состояние растительного покрова, а не его динамика. На Ямале исследования методом укосов проводились в 1990–1995 гг. в арктических и субарктических тундрах [Полуостров Ямал..., 2006]. На Таймыре проводились подобные исследования в 1969, 1981, 1987, 1995 гг. [Полуостров Ямал..., 2006], а в пойме Оби – в 1977, 1976, 1995 гг. [Полуостров Ямал..., 2006]. В этих исследованиях говорится о перевыпасе и практически повсеместной деградации оленевых пастбищ на Ямале, кроме поймы Оби (где исследования проводились на ненарушенных выпасом территориях). В 2017–2018 гг. на Ямале, Гыдане и Тазовском полуострове также проводились наземные исследования продуктивности растительности методом укосов; было отмечено, что общий запас фитомассы растительных сообществ тундровой зоны Западной Сибири зависит от географического положения – увеличивается при продвижении с севера на юг, от подзоны арктических тундр к подзоне южных субарктических тундр [Сорочинская, Леонова, 2020]. Исследование состояния кормовых ресурсов методом укосов проводили на острове Врангеля в 2004–2007 гг.: изучали запасы фитомассы (биомассы и мортмассы) и структуру фитомассы. Было выявлено, что основа рациона северного оленя листья и молодые побеги *Salix* spp. (38–50% рациона), бобовые (12–24%), разнотравье (12–17%), злаки (1–12%), осоки (4–11%) и мхи (4–18%). Лишайники в рационе отсутствовали, хотя их участие в надземной фитомассе было достаточно велико (9–28%) [Современное состояние..., 2011]. Причина исключения лишайников из рациона была в том, что при обилии более питательных сосудистых растений северный олень предпочитает их лишайникам [Современное состояние..., 2011].

Помимо метода укосов для учета фитомассы в некоторых наземных исследованиях используют метод вырезания пласта почвенно-растительного покрова ножом в пределах металлической рамки [Spatial patterns of arctic..., 2021]: выявлено, что на Аляске и в северо-западной Евразии запасы фитомассы зависят не только от широтного градиента и летних температур, но и от типа почв их текстуры и кислотности [Spatial patterns of arctic..., 2021].

Средняя длительность периодов наблюдений за состоянием растительности Арктики при использовании методов дистанционного зондирования Земли [Can reindeer..., 2020; Бобков и др., 2014; Зуев и др., 2019; Phytomass, LAI..., 2003; Spatial and temporal..., 2009; Варламова, Соловьев, 2010; Dynamics of aboveground..., 2012; Лавриненко, Лавриненко, 2013; Елсаков, 2017; Changing seasonality..., 2017; Елсаков, Морозова, 2018; Елсаков, Щанов, 2019; Многолетняя динамика NDVI..., 2020; Им и др., 2020; Изменения биологической продуктивности..., 2021] составляет 20 ± 5 лет ($\pm 95\%$ -ный доверительный интервал); при использовании методов наземной оценки растительности [Dynamics of aboveground..., 2012; Полуостров Ямал..., 2006; Головацкая, 2009; Forbes et al., 2010] – 15 ± 10 лет. Самые длительные ряды варьируют около четверти–трети столетия [Can reindeer..., 2020; Зуев и др., 2019; Spatial and temporal..., 2009; Dynamics of aboveground..., 2012; Changing seasonality..., 2017; Елсаков, Щанов, 2019; Forbes et al., 2010].

Уникальную возможность рассмотреть изменение состояния растительности за 80–90 лет дают сведения, опубликованные в 1934 г. в сводке В.Н. Андреева "Кормовая база ямальского оленеводства" [Андреев, 1934]. Ранее сравнение с данными из этой работы позволили обсуждать изменения растительности за период около 60 лет [Морозова, Магомедова, 2004; Полуостров Ямал..., 2006]. В.Н. Андреевым была опубликована первая масштабная работа по кормовым запасам (с количественными характеристиками) оленевых пастбищ на Ямале с привязкой к типам растительных сообществ. В своей работе В.Н. Андреев дал оценку запасов и продуктивности на 1933 г., когда олени пастбища занимали 92% территории суши в ЯНАО и 25% пастбищ на тот момент не использовались [Андреев, 1934]. В основу характеристики кормовой базы ЯНАО В.Н. Андреевым заложены, в первую очередь, полевые данные его команды (В.Н. Андреев, З.П. Савкина, Т. Некрасова, И. Хороль) и К.Н. Игошиной, а во вторую очередь использованы «данные предыдущих исследователей (Городков Б.Н., Говорухин В.С., Житков Б.М. и пр.), соответствующим образом скорректированные» [Андреев, 1934, с.102].

Стоит отметить, что масштаб территории исследования может влиять на результаты [A new NDVI measure..., 2018; Елсаков, Щанов, 2019; Веселкин и др., 2021; Liu et al., 2021]: значения вегетационного индекса NDVI не только значимо снижались с 2001 по 2018 гг. на полигонах площадью 3–3.5 тыс. га, но и коррелировали с ростом численности домашних оленей

в этот период времени [Веселкин и др., 2021]; в то время как на больших территориях Арктики в этот же период обнаружен рост значений NDVI [«Позеленение» тундры..., 2018; A new NDVI measure..., 2018; Зуев и др., 2019].

Приведенные в обзоре данные подтверждают динамичность арктических экосистем, их подверженность глобальным изменениям и уязвимость перед локальными антропогенными воздействиями. При этом домашний северный олень и оленеводство с одной стороны зависят от внешних природных и социальных условий, с другой – являются ключевым звеном многих происходящих в тундре процессов. Большая динамичность, изменчивость взаимоотношений в системе «арктическая тундра – северный олень – человек» подчеркивает необходимость продолжать изучать изменения растительности в Арктике в целом и на Ямале в частности как наземными, так и дистанционными методами.

2.1 Южные субарктические тундры Ямала

Полуостров Ямал расположен на севере Западно-Сибирской равнинной страны в тундровой зоне [Морозова, Магомедова, 2004]. В административном отношении полуостров Ямал относится к Ямало-Ненецкому автономному округу (ЯНАО). Большая протяженность территории с севера на юг (750 км) обусловила хорошо выраженную зональность климата и растительного покрова. [Полуостров Ямал..., 2006]. В геоморфологическом отношении полуостров Ямал – относительно плоская низменная аккумулятивная равнина. Абсолютная высота поверхности междуречий достигает 70-100 м. На водоразделах распространены песчаные обнажения [Природа Ямала, 1995]. Полуостров Ямал сложен морскими песками и глинами [Морозова, Эктора, 2012]. Почвы имеют повышенную кислотность [Тихановский, 2012], переувлажненные (Природа Ямала, 1995), минералогический состав материнских пород бедный [Полуостров Ямал..., 2006]. Полуостров Ямал расположен в зоне вечной мерзлоты [Рябицев, 1993; Морозова, Магомедова, 2004]. На открытой для масс арктического воздуха (как морского, так и континентального) территории полуострова лето короткое и холодное, зима морозная [Полуостров Ямал..., 2006]. Среднегодовая температура на юге полуострова -6.6 °С, на севере -10.2 °С. В течение восьми месяцев в году средние месячные температуры воздуха отрицательные [Природа Ямала, 1995]. Годовое количество осадков 230–400 мм. Характерны высокая влажность воздуха, туманы и облачность. Сильные ветры, снежные бури приводят к перераспределению снега. Продолжительность полярного дня с севера на юг изменяется от 92 до 47 суток, продолжительность полярной ночи – от 75 до 21 суток [Полуостров Ямал..., 2006]. Летняя температура – определяющий экологический фактор, контролирующий структуру и продуктивность зональной арктической растительности [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Растительный покров тундр выполняет теплоизолирующую функцию, предотвращая оттаивание многолетней мерзлоты [Природа Ямала, 1995]. Любые антропогенные воздействия, включая выпас, сопровождающиеся нарушением растительного покрова, активизируют криогенные и дефляционные процессы [Морозова, Эктора, 2012]. Растительность Ямала представлена разными типами тундр (55% территории полуострова), болот (21%), долинными комплексами (13%), зарослями кустарников (7%) и лугами (4%) [Андреяшина, Пешкова, 2005]. Разнообразие форм микрорельефа и микроклиматических условий формирует растительный покров с выраженным неоднородным горизонтальным сложением. Растительные сообщества имеют низкую продуктивность в связи с низкой теплообеспеченностью и дефицитом азота в почвах [Полуостров Ямал..., 2006].

Изменения видового разнообразия, продуктивности растений и структуры растительности вдоль арктического климатического градиента составляют основу всех зональных подходов к подразделению Арктики [Матвеева, 1998; Terrestrial Ecosystems, 2013; Synthesis..., 2013]. В связи со значительной протяженностью полуострова с севера на юг, в его растительном покрове выделяются два подзональных подразделения: арктические и субарктические (гипоарктические) тундры [Андреев, 1970; Чернов, 1980; Базилевич, Тишков, 1983; Поспелова, 1983; Природная среда Ямала..., 1995а; Forbes, 1997; Полуостров Ямал..., 2006; Пасхальный, Головатин, 2004; Поспелова, Поспелов, 2016; Land and Water..., 2016; Коновалов, Иванов, 2018; Юрковская, Сафонова, 2019]. Граница между арктическими и субарктическими тундрами, проведенная по границе распространения кустарников на водоразделах (в арктических тундрах отсутствует древесная растительность, и кустарники в том числе), на западе полуострова значительно отклоняется к северу от среднегодовой изотермы 5 °C, а на востоке повторяет ее ход, но чуть севернее [Морозова, Магомедова, 2004].

В подзоне субарктических тундр выделены две широтные полосы (Рисунок 2.1) – северные субарктические (типичные) тундры и южные субарктические (кустарниковые) тундры [Андреев, 1970; Чернов, 1980; Поспелова, 1983; Галактионова, 1989; Рябцев, 1993; Природная среда Ямала..., 1995а; Forbes, 1997; Морозова, Магомедова, 2004; Пасхальный, Головатин, 2004; Полуостров Ямал..., 2006; Поспелова, Поспелов, 2016; Land and Water..., 2016; Коновалов, Иванов, 2018; Юрковская, Сафонова, 2019]. Граница между северными и южными тундрами проходит по границе распространения ерниковых тундр на водоразделах, на востоке и в центральной части полуострова граница повторяет ход изотермы июля 6.5 °C, а на западе полуострова проходит севернее, не доходя до положения изотермы июля 6 °C [Полуостров Ямал..., 2006]. Различия между двумя широтными полосами субарктических тундр выражаются в разном участии кустарников в растительном покрове [Андреев, 1970] и в сочетании растительных сообществ на вершинах и склонах водоразделов [Пасхальный, Головатин, 2004; Полуостров Ямал..., 2006].

Южные субарктические тундры занимают 54% площади полуострова [Морозова, Магомедова, 2004]. Для данной подзоны характерно широкое распространение кустарников, в которых помимо *Betula nana* L. и *Salix* spp. широко представлена *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus [Природная среда Ямала..., 1995а]. В южных тундрах ерниковые тундры занимают водоразделы [Андреев, 1970], сочетаясь с травяно-моховыми, кустарничково-моховыми и кустарничково-лишайниково-моховыми тундрами; широко распространены плоскобугристые болота. Проективное покрытие растительности в южных и северных тундрах не различается из-за высоких пастбищных нагрузок [Полуостров Ямал..., 2006]. По сравнению с северными, в южных субарктических тундрах увеличивается высота и густота *Betula nana* L.,

увеличивается высота ив и площадь зарослей ив по склонам водоразделов, увеличивается бугорковатость тундр [Полуостров Ямал..., 2006], возрастает видовое разнообразие пойменных лугов [Морозова, Магомедова, 2004].



Рисунок 2.1 – Зональная структура растительного покрова полуострова Ямал [Морозова, Магомедова, 2004]

В растительном покрове подзоны южных субарктических тундр преобладают тундры (59%), однородные и комплексные болота (24%), комплексная растительность долин рек (9%), заросли кустарников (6%); площадь редколесий по долинам рек в южной оконечности полуострова – 2% [Морозова, Магомедова, 2004].

Протяженность подзоны южных субарктических тундр с севера на юг около 400 км, с запада на восток – 150–160 км. Распространение многолетнемерзлых пород сплошное. Климат с суровой продолжительной зимой (средняя температура января -23.5°C ; длительность залегания снежного покрова 240–260 дней), коротким прохладным летом (средняя температура июля $+15.2^{\circ}\text{C}$), поздними весенними и ранними осенними заморозками (длительность безморозного периода от 50 до 92–96 дней). Абсолютная высота местности изменяется от 1–3 м над ур. м. по морским побережьям до 85–90 м над ур. м. на возвышенности Хой. Рельеф равнинный, холмисто-увалистый [Атлас ЯНАО, 2004].

2.2 Районы исследований

Полевые исследования проводили в южных субарктических тундрах на протяжении трех вегетационных сезонов: в 2017, 2018, 2019 гг.

Исследования проведены на двух полигонах, на сходных участках: в низовьях равнинных рек – Еркатаяха и Байдаратаяха (Рисунок 2.2). Далее в тексте полигоны Еркута и Байдарата обозначены по названиям рек.

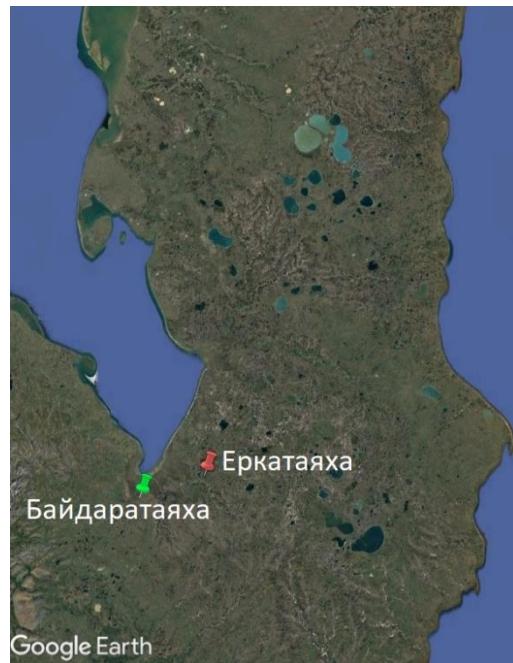


Рисунок 2.2 – Районы исследований

Основной район исследований (Рисунок 2.3), расположен в нижнем течении р. Еркатаяха (по некоторым картам и источникам, Еркутаяха или Ёркутаяха), в устье р. Паютаяха, в окрестностях научно-исследовательского стационара «Еркута», расположенного недалеко от 222 км трассы Обская-Бованенково, в 2 км от разъезда № 10 «Канары» ($68^{\circ}13'38.30''$ с.ш., $69^{\circ}9'2.20''$ в.д.).



Рисунок 2.3 – Фрагмент топографической карты района полевых работ в бассейне р. Еркатаяха

Площадь полигона 3085 га. Территория характеризуется высокой заболоченностью, низкими водоразделами с пологими склонами. Преобладающая высота водоразделов варьирует от 11 до 17 м, максимальные высоты 29–37 м. Основная форма рельефа – полого-наклонная равнина. В административном отношении территория относится в Ямальскому району Ямало-Ненецкого автономного округа. Средняя температура воздуха [Атлас ЯНАО, 2004] в январе - 22 °C, в мае -4 °C, в июле 6 °C, в сентябре 5 °C. Средняя относительная влажность воздуха составляет 84%. Среднее годовое количество осадков 350 мм, в т.ч. в теплый период (апрель – октябрь) 250 мм. Средняя высота снежного покрова 30 см. Почвы тундровые иллювиально-гумусовые, болотно-мерзлотные и болотные перегнойно-торфянисто-глеевые. Почвообразующие породы песчаные и супесчаные [Атлас ЯНАО, 2004].

В 30-е гг. для данного района были характерны богатые ягелем моховые тундры (на возвышенностях и на сухих участках) и заросли кустарников (в низинах и по краям холмов) [Андреев, 1934].

Полигон Еркута выбран для исследований с учетом следующих обстоятельств. На территории окрестностей стационара «Еркута» выпас и другие формы антропогенного воздействия минимальны, отсутствуют промышленные объекты и дороги. Через этот район проходят олени на пути к зимним пастбищам, но на территории стационара они не выпасаются [Горбунова, 2021а]. Территория района относится к летним и весенне-осенним пастбищам [Атлас ЯНАО, 2004]. Растительность территории пригодна для выпаса в бесснежные периоды. На полигоне Еркута есть как выбитые участки (некоторые из них совпадают с местами стоянок оленеводов; на всех этих участках присутствует помет оленей), так и относительно ненарушенные (с проективным покрытием растительности до 100% и развитым моховым покровом). В целом, данный район можно считать репрезентативным для южных тундр Ямала с умеренно деградированным растительным покровом.

Второй район (Рисунок 2.4) расположен в нижнем течении р. Байдаратаяха (южный берег Байдарацкой губы).

В административном отношении полигон Байдарата относится к Приуральскому району Ямало-Ненецкого автономного округа. Площадь полигона 774 га. Для территории характерно избыточное увлажнение в связи с регулярными разливами р. Байдаратаяха, связанными с близостью территории с Карским морем (13 км до берега Байдарацкой губы). Через данную территорию (как и через стационар «Еркута») проходят пути оленей к зимним пастбищам. Выпас производится в бесснежные периоды. Территория района относится к пойменным летним пастбищам. Антропогенная деятельность на территории представлена рыболовной артелью на правом берегу реки. Средняя температура воздуха [Атлас ЯНАО, 2004] в январе - 22 °C, в мае -4 °C, в июле 6 °C, в сентябре 5 °C. Средняя относительная влажность воздуха

составляет 80%. Среднее годовое количество осадков 400 мм, в т.ч. в теплый период (апрель – октябрь) 300 мм. Средняя высота снежного покрова 50 см. Почвы преимущественно маршевые и местами болотные мерзлотные торфяные и остаточно-торфяные [Атлас ЯНАО, 2004].



Рисунок 2.4 – Фрагмент топографической карты района полевых работ в бассейне р. Байдаратаяха

В 30-е гг. для данного района было характерно широкое распространение травяных болот и заболоченных кустарниковых тундр, моховые тунды (на возвышенностях) и отсутствие лишайниковых тундр [Андреев, 1934].

2.3 Термины

Основные термины использованы в следующем понимании.

Оленье пастбище – участок тунды, используемый для выпаса сельскохозяйственных животных [Словарь-справочник..., 1991]. На Ямале к оленым пастбищам относятся все доступные к выпасу территории, покрытые растительностью [Полежаев, 1983; Полуостров Ямал..., 2006]. Оленеводческое хозяйство полностью базируется на естественных пастбищах [Андреев, 1934].

Продуктивность – понятие, отражающее биологический потенциал экосистемы, характеризуется двумя параметрами: запасами фитомассы и чистой первичной продукцией [Самбыла, 2007; Продуктивность травяных экосистем..., 2020]. Продуктивность пастбищ арктических территорий включает в себя валовой запас зеленых кормов и массу годового прироста лишайниковых кормов [Андреев и др., 1935]. В работе под **продуктивностью** понимается хозяйственная ценность пастбища, т.к. основной целью стоит изучение, прежде всего, пастбищных ресурсов [Андреев и др., 1935; Быков, 1978]. В отличие от биологической продукции (прироста фитомассы за один год) в рамках исследования оленых пастбищ использовали термин полезная продукция (весь запас фитомассы в сообществе, независимо от того, за сколько лет он был накоплен) [Быков, 1978]. Единица измерения полезной продукции – ц/га [Быков, 1978]. При исследовании биологической продуктивности следует разграничивать

понятия запас кормов и ежегодный прирост [Андреев и др., 1935], при этом «вся масса зелени, ежегодно возобновляющаяся, является одновременно и тем, и другим. ...а в отношении лишайников вопрос значительно усложняется в силу того, что у них годичный прирост и запас кормов не равнозначны» [Андреев, 1934, с. 124]. Под **запасом** подразумевается количество накопленного в сообществе органического вещества [Быков, 1973; Гортинский и др., 1973; Титлянова, 2018], измеряемое в единицах массы на единицу площади [Титлянова, 2018].

Изучению запасов надземной фитомассы в работе выделено особое внимание. Надземная фитомасса – один из источников поступления органики в почву, играющий важную роль в процессах депонирования углерода [Карелин и др., 1995; Zamolodchikov, Kareljin, 2001; Terrestrial Ecosystems, 2013; Сорочинская, Леонова, 2020], а также характеристика изменчивости и динамики экосистем [Изменения биологической продуктивности..., 2021] и основной критерий оценки качества пастбищ [Уваров и др., 2021]. **Фитомасса** (растительная масса) – общая масса живого (биомасса) и мертвого (мортмасса), не утратившего внешних признаков принадлежности к растениям, вещества [Гортинский и др., 1973], имеющаяся в сообществе на тот или иной момент времени [Словарь-справочник..., 1991] и приходящаяся на единицу площади [Гортинский и др., 1973; Миркин, Розенберг, 1983]. **Надземная фитомасса** – та часть фитомассы, которая находится над поверхностью почвы, а в случае развития мохово-лишайникового яруса, та часть, которая возвышается над моховой дерниной и находится в живом зеленом слое мха, включая сам мох [Самбыла, 2007; Самбыла, 2018].

Биомасса растений (урожай на корню [Bråthen, Oksanen, 2001]) – масса живого растительного вещества [Гортинский и др., 1973], накопленная к моменту наблюдения [Миркин, Розенберг, 1983] на конкретной площади [Гортинский и др., 1973]. Как у однолетних, так и многолетних растений максимальный запас биомассы растений на пастбищах примерно соответствует годичной биологической продуктивности [Словарь-справочник..., 1991].

Мортмасса (мертвая растительная масса) включает все отмершие растения и их части [Гортинский и др., 1973], в т.ч. находящиеся в верхних слоях почвы, различной степени разложения при условии, что их растительная фактура может быть установлена без помощи микроскопического анализа [Гортинский и др., 1973]. Мортмасса включает в себя ветошь и подстилку [Гортинский и др., 1973; Базилевич, Царевская, 1988; Миронычева-Токарева и др., 2009; Подурец, 2011; Абатуров, Нухимовская, 2013; Калмыкова и др., 2016; Титлянова, 2018; Титлянова, Шибарева, 2020; Дусаева и др., 2020; Продуктивность травяных экосистем..., 2020; Титлянова и др., 2020; Титлянова, Вишнякова, 2022; Хорошев и др., 2023; Титлянова, 2023; Надземная и подземная фитомассы..., 2023; Динамика фитомассы..., 2024], и опад [Сорочинская, Леонова, 2020; Запасы фитомассы и деструкция..., 2024]. Однако опад (скорость отмирания живой и сбрасывания отмершей растительной массы [Гортинский и др., 1973]) в

работе не рассматривали, т.к. определение мертвого органического вещества на единицу площади в единицу времени [Гортинский и др., 1973] не входило в задачи работы. **Подстилка** – слой отмерших и опавших [Надземная и подземная фитомассы..., 2023] растительных остатков (fresh litter), лежащих на поверхности почвы или мохово-лишайникового покрова [Гортинский и др., 1973; Титлянова, 2018; Продуктивность травяных экосистем..., 2020; Титлянова, Вишнякова, 2022; Надземная и подземная фитомассы..., 2023]. **Ветошь** – сухие стоящие (standing dead shoots) побеги растений, все еще прикрепленные к живым особям [Гортинский и др., 1973; Титлянова, 2018; Продуктивность травяных экосистем..., 2020; Титлянова, Шибарева, 2020; Титлянова, Вишнякова, 2022; Надземная и подземная фитомассы..., 2023].

Поскольку основной объект исследования олени пастища, то помимо фитомассы, биомассы и мортмассы уделили особое внимание кормовым запасам. **Кормовые запасы** – поедаемые оленями лишайники (66 видов) и растения: злаки, осоки, разнотравье, листья и годичные побеги кустарников, поедаемые кустарнички (*Dryas octopetala* L., *Salix nummularia* Andersson, *Salix polaris* Wahlenb., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.) [Полуостров Ямал..., 2006]. Кормовые запасы оленых пастищ подразделяются на зеленые и лишайниковые. **Зеленые корма** – валовой запас поедаемых оленями живых сосудистых растений в воздушно-сухом состоянии; **лишайниковые корма** – валовой запас поедаемых оленями лишайников в воздушно-сухом состоянии. Ветошь в кормовые запасы входит [Андреев, 1934; Аврамчик, 1939; Тюрин, 2014; Байкалова, Сибирякова, 2018; Шимит, Кунга, 2018; Титлянова и др., 2020], но исследуется отдельно от зеленых кормов, поскольку относится к грубым, сухим кормам [Словарь-справочник..., 1991].

Кроме запасов, основным изучаемым показателем состояния растительного покрова пастищ является общее проективное покрытие растительности, проективное покрытие по ярусам и частное проективное покрытие видов на пробной площади. **Проективное покрытие** – это площадь проекции растений на поверхность почвы [Понятовская, 1964; Быков, 1973; Наумов, Кирпичев, 2017]. Проективное покрытие выявляется сразу на месте, при полевых исследованиях, тогда как сбор проб фитомассы – длительный процесс, включающий много не всегда простых манипуляций [The Arctic plant..., 2024]: собрать; хранить в максимально сухом месте до конца полевых работ (при обычно высокой влажности в тундровых экосистемах); регулярно менять конверты; доставить до места камеральной обработки (что часто возможно только на лодке); высушить (при исследовании пастищ сушить пробы необходимо на воздухе – абсолютно сухой вес не всегда применим при хозяйственных исследованиях); самое трудоемкое – разобрать укосы на фракции и взвесить каждую из них.

2.4 Методика наземных исследований

При выборе пробных площадей на полигоне Еркута использовали карту распределения перпендикулярного вегетационного индекса (Perpendicular Vegetation Index, PVI) за 2010–2013 гг. (Рисунок 2.5), предоставленную сотрудниками Института биологии Коми научного центра УрО РАН, полученную по снимкам Landsat ETM+. Графически индекс представляет собой расстояние перпендикуляра, проведенного из конкретного пикселя до линии почв в спектральном пространстве красного и ближнего инфракрасного каналов (Vegetation indices..., 2006). Расчет индекса проводили общепринятыми способами (Richardson, Wiegand, 1977) по формуле (2.1):

$$PVI = \sin(\alpha) \cdot NIR - \cos(\alpha) \cdot RED, \quad (2.1),$$

где α – угол между почвенной линией и осью NIR, NIR – значения ближнего инфракрасного канала (NIR), RED – красного канала.

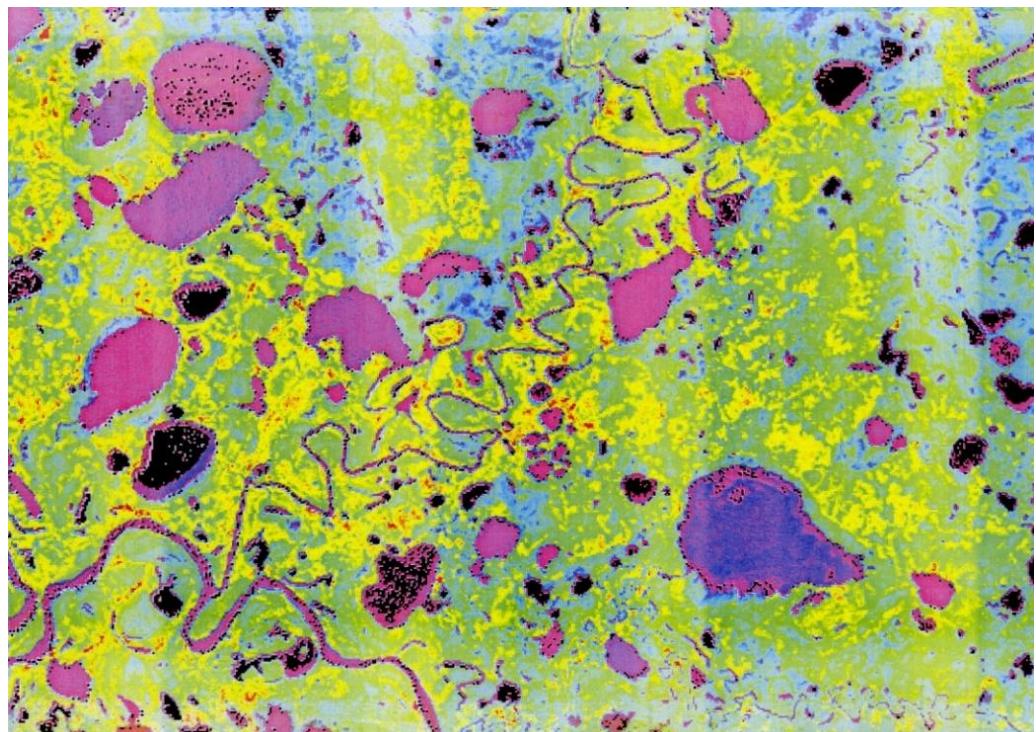


Рисунок 2.5 – Фрагмент карты распределения индекса PVI на полигоне Еркута

Пиксели разных значений на карте PVI обозначают различные типы растительных сообществ, отличающиеся по показателям развития фитомассы, степенью нарушенности, влажности. При сравнении данной карты с космоснимками из Google Earth обнаружили, что участки, с низкими величинами индекса и визуализированные на карте синим и голубым цветами, на снимках представлены выбитыми пастбищами с песчаными раздувами. Поскольку большая часть полуострова Ямал на этой карте представлена голубым и синим цветами, было

принято решение обследовать в первую очередь те территории, которые, предположительно, должны были оказаться сильно деградированными.

Летом 2017 г. на полигоне Еркута исследовали сообщества на контурах голубого и синего цветов [Горбунова, 2021а]. Температура воздуха во время полевых работ была в среднем 19 °C (5–34 °C), осадков не было (общие климатические показатели – в Таблице 2.1).

Летом 2018 г. исследовали участки, обозначенные на карте PVI другими цветами – желтым, красным, оранжевым, зеленым (предположительно малонарушенные участки с большим запасом фитомассы по сравнению с участками 2017 г. [Горбунова, 2019б; Горбунова, 2021а]). Температура воздуха во время полевых работ была в среднем 8 °C (3–14 °C), сильные дожди шли на протяжении всех полевых работ за исключением одного дня (общие климатические показатели – в Таблице 2.1).

Летом 2019 г. на полигоне Еркута повторно обследовали деградированные участки тундр и малонарушенные участки [Горбунова, 2021б], чтобы оценить межгодовую изменчивость. А также провели работы на четырех трансектах (по 5 сгруппированных в линию геоботанических описаний в каждой). На полигоне Байдарата полевые работы провели летом 2019 г.; пробные площади выбирали таким образом, чтобы исследовать разные растительные сообщества с разной степенью деградации. Температура воздуха во время полевых работ была в среднем 17 °C (7–30 °C), регулярно шли дожди, но кратковременные (общие климатические показатели – в Таблице 2.1).

Таблица 2.1. – Климатические характеристики полигонов в годы исследований (получены с сервиса ВЕГА-Science URL: <http://sci-vega.ru>)

Год	Полигон	Среднегодовая t, °C	Средняя t июля, °C	Средняя t августа, °C	Сумма активных t (выше 5°C) за год	Сумма активных t за лето	Кол-во накопл. осадков за год, мм
2017	Еркута	-4.4	16.9	9.3	958.6	903.7	748.6
2018	Еркута	-5.2	14.6	10.4	1043.6	884.8	837.7
2019	Еркута	-4.9	16.8	11.2	1077.2	951.4	729.3
2019	Байдарата	-5.7	16.7	11.1	1065.8	938.6	637.9

В 2017 г. использовали метод пробных площадей, которые выбирали согласно карте PVI. В 2018 и 2019 гг. при выборе пробных площадей использовали трансектный метод (экологотопографические профили от уреза воды до вершины плакора), поскольку в 2018 г. задачами были: исследовать участки разных цветов PVI и отследить влияние рельефа на растительность и запасы фитомассы.

Участки с диапазонами индексов, отраженные желтым цветом пикселей карты PVI, геоботаническими методами не исследовали, поскольку это заросли ив (высотой 1.5–2 м), которые не относятся к оленым пастбищам и для выпаса не пригодны [Андреев и др., 1935]: северные олени могут оказывать лишь незначительное воздействие на заросли высоких кустарников [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Продуктивность кустарниковых зарослей не изучали. Отдельно следует отметить, что красный цвет пикселей, который встречается точечно, чаще всего показывает, что на данных участках находятся водные поверхности (заболоченные участки или маленькие озера), окруженные невысоким кустарником (до 50 см) *Betula nana* L. либо сообществами с травянистыми растениями.

Изучение растительных сообществ проводили методами маршрутного и рекогносцировочного обследования и геоботанического описания [Лавренко, Корчагин, 1964]. Площадь геоботанического описания – 100 м² (10x10 м). При описании фиксировали: распределение растительности по элементам рельефа, влияние человека и животных на растительный покров, общее проективное покрытие (ОПП) растительности, частное проективное покрытие каждого вида и проективное покрытие (ПП) по ярусам (кустарниковый и травяно-кустарничковый) и синузиям (мхов и лишайников) в процентах. Выявляли полный видовой состав сосудистых растений и видовое богатство (число видов на пробной площади). Названия видов сосудистых растений приводили в соответствии с Plants of the World Online URL: <https://powo.science.kew.org>. Измеряли высоту ярусов, высоту растений-доминантов и толщину мохово-лишайникового покрова, включая высоту живой и мертвый частей мхов. Также изучали почвенные срезы на каждой пробной площади (глубиной 1 м): выявляли тип почвы, измеряли глубину органического слоя почвы и глубину проникновения корней и, где это было возможно, глубину залегания мерзлоты.

Высоту над уровнем моря определяли при помощи Google Earth. Координаты определяли при помощи GPS навигатора GARMIN Etrex. Топографической основой исследования была карта масштаба 1: 10 000.

Изучение запасов надземной фитомассы, биомассы, мортмассы и кормовых запасов на пробных площадях, на которых были сделаны геоботанические описания, провели методом укосов [Лавренко, Корчагин, 1959; Wein, Bliss, 1974; Biomass and CO₂ flux..., 1998; Barnhart, 2009; Абатуров, Нухимовская, 2013; Сорочинская, Леонова, 2020; Надземная и подземная фитомассы..., 2023]. Несмотря на то, что многие исследователи используют метод уковов или точечных перехватов (point intercept method) для учета фитомассы [Jonasson, 1983; Frank, McNaughton, 1990; Bråthen, Oksanen, 2001; Effects of summer grazing..., 2001; Bråthen, Hagberg, 2004; Hudson, Henry, 2009], выбрали метод укосов, поскольку задачей работы, в том числе, было отследить динамику продуктивности сообществ во времени: сравнить показатели запасов

фитомассы с литературными данными. Авторы, опубликовавшие количественные данные прошлых лет по запасам на территории южных субарктических тундр полуострова Ямал [Андреев, 1934; Морозова, Магомедова, 2004; Полуостров Ямал..., 2006], тоже использовали метод укосов. Использованная методика практически идентична методике предшественников. Отбор образцов надземной фитомассы проводили с помощью металлической рамки на учетных площадках размером 25x25 см [Грейг-Смит, 1967; Горчаковский, Андреяшкина, 1975; Андреяшкина, Троценко, 1979; Андреяшкина, 1981; Морозова, 2003; Полуостров Ямал..., 2006; A new NDVI measure..., 2018; Сорочинская, Леонова, 2020] в 3-кратной повторности, данные по которым усредняли до одной оценки на площадь. Местоположение рамок на площади определяли случайным образом [Грейг-Смит, 1967; Henry, Gunn, 1991]. Учетные площадки предварительно фотографировали (Рисунок 2.6).



Рисунок 2.6 – Площадки для укосов (пробная площадь 16, лишайниково-мохово-травяно-кустарничковая тундра, 2019 г.)

При отборе проб, внутри рамок сосудистые растения срезали на уровне границы зеленой (живой) и бурой (мертвой) части мхов [Сорочинская, Леонова, 2020; Горбунова, 2021а], однако на подавляющем большинстве пробных площадей граница между зеленой и бурой частями мхов проходила на уровне поверхности почвы, и в таких случаях травянистые растения, кустарники и кустарнички срезали до поверхности почвы [Миронычева-Токарева и др., 2009; Титлянова, Шибарева, 2020; Динамика фитомассы..., 2024]. Подстилку собирали, после того как были срезаны все сосудистые растения и мхи. Мохово-лишайниковую дернину вырезали ножом; при её отсутствии на подавляющем большинстве пробных площадей остатки мхов и лишайников собирали в пакеты [Морозова, 2003; Горбунова, 2021а]. В камеральных условиях укосы разбирали по фракциям [Горбунова, 2021а]: разнотравье, осоки, злаки, мхи, лишайники, подстилка, ветошь, кустарники (отдельно листья и древесина) и кустарнички (по видам). Мертвые (бурые) части мхов отделяли от живых частей и далее не учитывали. Лишайники на живые и мертвые части не подразделяли и учитывали только валовую массу всех лишайников на пробных площадках.

Материал взвешивали в воздушно-сухом состоянии [Самбыла, 2007; Пространственно-типовогическая дифференциация..., 2011; Дусаева и др., 2020; Сорочинская, Леонова, 2020; Жуков, Жукова, 2023; Хорошев и др., 2023; Надземная и подземная фитомассы..., 2023; Запасы фитомассы и деструкция..., 2024; Динамика фитомассы..., 2024] в камеральных условиях на весах марки Рута AS 200 с точностью до сотых грамма [Горбунова, 2019б]. Воздушно-сухая масса отражает реальное состояние растений в природных условиях, включая равновесную влажность, что важно для возможной дальнейшей оценки биологической продуктивности пастбищ. Выбор взвешивания образцов в воздушно-сухом состоянии обусловлен в первую очередь тем, что авторы, опубликовавшие количественные данные прошлых лет по запасам фитомассы и кормов на полуострове Ямал [Андреев, 1934; Андреев и др., 1935; Морозова, Магомедова, 2004; Полуостров Ямал..., 2006], тоже взвешивали пробы в воздушно-сухом состоянии, а в последующих разделах работы проводится сопоставление наших данных с материалами предшественников [Андреев, 1934]. Также это целесообразно в целях оперативности, для сохранения структуры образцов, транспортировки и длительного хранения образцов для дальнейшего анализа.

Для изучения надземной фитомассы использовали все собранные растительные и лишайниковые фракции укосов, включая подстилку. Массу лишайников учитывали в рамках надземной фитомассы [Biomass and CO₂ flux..., 1998; Морозова, 2003; Самбыла, 2006; Above-and below-ground..., 2008; Колпащиков и др., 2011; Самбыла, 2018; Сорочинская, Леонова, 2020; Уваров и др., 2021], поскольку лишайники – важнейший кормовой ресурс оленевых пастбищ [Морозова, 2003]. Кроме того, доля лишайников в общей структуре фитомассы была невысокой – в среднем 6% (от 1 до 12%). Для изучения надземной биомассы использовали живые части растительных фракций и лишайниковые фракции (не учитывали ветошь и подстилку). Для изучения надземной мортмассы растений оценивали только ветошь и подстилку. Для изучения кормовых запасов из запасов фитомассы учитывали кустистые лишайники, разнотравье, осоки, злаки, поедаемые части кустарников (листья и годичные побеги), поедаемые [Полуостров Ямал..., 2006] кустарнички (*Dryas octopetala* L., *Salix nummularia* Andersson, *Salix polaris* Wahlenb., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.) и ветошь [Андреев, 1934; Шимит, Кунга, 2018; Байкалова, Сибирякова, 2018]. Поскольку мхи к кормам оленя не относятся [Bråthen, Oksanen, 2001], при изучении кормов их запасы не учитывали.

2.5 Методика работы с данными дистанционного зондирования Земли

Дистанционное зондирование – важный инструмент для мониторинга и количественной оценки крупномасштабных изменений растительности [Feasibility of active..., 2023]. Характерным признаком растительности и ее состояния выступает спектральная отражательная

способность, характеризующаяся большими различиями в отражении излучения разных длин волн. Современные технологии позволяют использовать космические снимки для идентификации типов растительности и их состояния: запаса надземной фитомассы различных регионов, продуктивности естественных сообществ и урожайности [Черепанов, Дружинина, 2009; Черепанов, 2011]. Для работы со спектральной информацией часто прибегают к созданию так называемых «индексных» изображений. Спектральные индексы, используемые для изучения и оценки состояния растительности, получили общепринятое название вегетационных индексов [Черепанов, Дружинина, 2009].

Вегетационный индекс – это показатель, имеющий отношение к характеристикам растительности, благодаря некоторым математическим операциям с данными разных каналов [Токарева, 2010]. Многие распространенные вегетационные индексы используют соотношение красного (RED) и ближнего инфракрасного каналов (NIR). Облака рассеивания спектральных величин, построенные в шкалах ближней инфракрасной и красной областей спектра, позволяют расчитать линию открытой почвы (почвенная линия, означающая нулевое количество растительности) [Токарева, 2010]. Существует около 160 вариантов вегетационных индексов [Черепанов, Дружинина, 2009]. Но никакие вегетационные индексы не дают абсолютных количественных показателей исследуемого свойства, и их значения зависят от характеристик сенсора (ширины спектральных каналов, разрешения), условий съемки, освещенности, состояния атмосферы. Индексы дают только относительные оценки свойств растительного покрова, которые можно интерпретировать с привлечением полевых данных и пересчитать в абсолютные [Черепанов, Дружинина, 2009; The Arctic plant..., 2024].

Наиболее популярный и часто используемый вегетационный индекс — нормализованный разностный индекс состояния растительного покрова **NDVI (Normalized Difference Vegetation Index)**, который для растительности принимает положительные значения [Черепанов, Дружинина, 2009; Terrestrial Ecosystems, 2013; Feasibility of active..., 2023], отражает продуктивность зеленой фитомассы [Лавриненко, 2011], и чем больше зеленая фитомасса, тем он выше [Черепанов, Дружинина, 2009; Feasibility of active..., 2023]. Индекс NDVI был впервые описан Rouse B.J. в 1973 г. [Черепанов, Дружинина, 2009]. NDVI часто используется как один из инструментов при проведении различных типов анализа, результат которых – карты продуктивности лесов и сельскохозяйственных земель, карты ландшафтов и природных зон, почвенные, аридные, фитогидрологические, фенологические и другие эколого-климатические карты [Черепанов, 2011]. Индекс может принимать значения от -1 до 1 [Черепанов, Дружинина, 2009], и обычно находится в интервале 0.05–0.7 [Changes in greening..., 2016].

Расчет показателя выполняется как нормализованная разность яркостей элементов изображения (пикселей) в видимом красном (0.6–0.7 мкм, максимум поглощения) и ближнем инфракрасном (0.7–1.0 мкм, максимум отражения) диапазонах по формуле (2.2):

$$NDVI = (NIR-RED)/(NIR+RED), \quad (2.2)$$

где NIR – отражение в ближней инфракрасной области спектра, RED – отражение в красной области спектра [Токарева, 2010; Terrestrial Ecosystems, 2013; Changes in greening..., 2016].

Расчет NDVI базируется на двух наиболее стабильных участках спектральной кривой отражения сосудистых растений. В красной области спектра лежит максимум поглощения солнечной радиации хлорофиллом высших сосудистых растений, а в инфракрасной области – максимальное отражение клеточных структур листа. Таким образом, высокая фотосинтетическая активность, связанная, как правило, с густой растительностью, ведет к меньшему отражению в красной области спектра и к большему в инфракрасной [Черепанов, Дружинина, 2009]. NDVI интерпретируется как фотосинтетическая способность растительности или ее «зеленость» и может коррелировать с наземными измерениями биомассы, индексом площади листьев, перехваченной фотосинтетически активной радиацией и потоком углекислого газа [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Зависимость между продуктивностью и NDVI, как правило, не прямая и связана с особенностями исследуемой территории, ее климатическими и экологическими характеристиками [Елсаков, Телятников, 2013; Velocity of change..., 2017]. NDVI рассматривается как интегральный показатель фотосинтетической активности наземной растительности [Changes in greening..., 2016; A new NDVI measure..., 2018]. На значения индекса NDVI влияет видовой состав растительности, ее сомкнутость, состояние, экспозиция и угол наклона поверхности, цвет почвы под разреженной растительностью [Черепанов, 2011].

Индекс NDVI, по сравнению с другими вегетационными индексами, имеет лучшую чувствительность к изменениям в растительном покрове и умеренно чувствителен к изменениям атмосферного [Токарева, 2010; Комаров и др., 2021] и почвенного фона, кроме случаев, когда ОПП растительности ниже 30% [Черепанов, Дружинина, 2009; Токарева, 2010]. Значения индекса NDVI также возрастают и с ростом увлажненности территории [Использование временных рядов..., 2010]. Использование NDVI открывает возможности для мониторинга изменений окружающей среды, особенно в отдаленных и труднодоступных регионах Арктики [A new NDVI measure..., 2018].

Расчет NDVI чаще всего проводится на основе серии разновременных снимков с заданным временным разрешением, что позволяет получить динамическую картину процессов изменения характеристик типов растительности, включая месячные, сезонные, годовые

вариации. Главное преимущество NDVI – легкость вычисления. NDVI может быть рассчитан на основе любых снимков, имеющих спектральные каналы в красном и инфракрасном диапазонах [Токарева, 2010; Комаров и др., 2021].

Сейчас работают и предоставляют информацию более 100 космических аппаратов, но для решения многих задач дистанционного исследования требуются не отдельные снимки, а данные долговременных наблюдений [Возможности работы..., 2012; A new NDVI measure..., 2018]. Спутниковые системы дистанционного мониторинга обеспечивают постоянное, бесперебойное наблюдение и предоставление хорошо калиброванной устойчивой информации о различных процессах в атмосфере и на поверхности планеты [Создание инструментов..., 2015]. При организации постоянного мониторинга необходимо получение достаточно большого количества данных, необходимо учитывать их стоимость и максимально ориентироваться на наиболее доступные данные [Спутниковый сервис мониторинга..., 2011]. Системы Terra/Aqua-MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) и Landsat-TM/ETM+ позволяют проводить частые наблюдения больших территорий [Возможности использования..., 2012]. Плюс системы MODIS в том, что данные обновляются ежедневно, хотя и имеют низкое пространственное разрешение (250 м), и распространяются свободно почти в режиме реального времени [Спутниковый сервис мониторинга..., 2011; Changes in greening..., 2016]. А с помощью системы Landsat (разрешение 30 м) обычно можно получить не менее 3–4 безоблачных снимков за вегетационный период. Комбинированные данные с этих двух систем позволяют получить непрерывный ряд наблюдений за состоянием растительного покрова [Спутниковый сервис мониторинга..., 2011]. В Институте космических исследований (ИКИ РАН) активно развиваются технологии, позволяющие создать и постоянно актуализировать архив спутниковых наблюдений на территорию России за период с 2000 г. по настоящее время [Спутниковый сервис мониторинга..., 2011; Возможности использования..., 2012; Состояние и перспективы..., 2015; Создание инструментов..., 2015].

Для работы с информацией, полученной в системах MODIS и Landsat, в ИКИ РАН разработан специализированный спутниковый сервис «ВЕГА» (VEGetation Analysis – анализ вегетации). Сервис создан и введен в эксплуатацию в 2011 г. [Использование спутникового сервиса..., 2014]. На сервисе возможна работа с архивами данных, начиная с 2000 г., пополнение которых происходит в режиме реального времени. Для работы с сервисом ВЕГА создан специальный сайт URL: <http://sci-vega.ru>. Сервис обеспечивает возможность работы с очищенными безоблачными композитными изображениями вегетационных индексов, данными о ходе вегетационных индексов для различных типов растительности (полученные на основе анализа данных многолетних наблюдений), цветосинтезированными изображениями Landsat, временными ходами вегетационного индекса NDVI [Спутниковый сервис мониторинга...,

2011]. ВЕГА обеспечивает проведение как пространственного, так и временного анализа информации [Использование спутникового сервиса..., 2014].

Для исключения ошибочных и заполнения пропущенных значений данных (пропусков, связанных с отсутствием наблюдений открытой поверхности) на сервисе ВЕГА использован специальный алгоритм анализа, основанный на проведении оконной аппроксимации полиномом второй степени. На основе этого алгоритма в каждой точке семидневных композитов вегетационных индексов построены сглаженные серии данных, на основе которых восстановлены очищенные композиты вегетационных индексов и обработаны все архивы композитов ВИ за период с 2000 г. по настоящее время [Спутниковый сервис мониторинга..., 2011]. Таким образом, ВЕГА позволяет оперировать не только исходными спутниковыми изображениями, но и очищенными от шумов и влияния облачности временными композитами, без которых невозможно проведение анализа временной динамики растительного покрова [Использование спутникового сервиса..., 2014].

Временные ряды ежедневно покрывающих всю территорию России данных спектрорадиометра MODIS имеют пространственное разрешение 250 м, 500 м, и 1 км в различных спектральных каналах. Важный элемент системы – непрерывно пополняемый многолетний архив данных Landstat с пространственным разрешением около 30 м на территории России и сопредельных государств [Использование спутникового сервиса..., 2014; Возможности использования..., 2012; Состояние и перспективы..., 2015]. Сервис содержит также уникальную карту растительного покрова России, созданную на основе MODIS, включающая 22 тематических класса, 18 из которых характеризуют различные типы растительности, выделенные с учетом их жизненных форм, типов их вегетативных органов и фенологической динамики [Возможности использования..., 2012].

В представленной работе данные ДЗЗ использовали для сопоставления характеристик растительных сообществ на пробных площадях и на полигонах. Значения индексов NDVI получены:

- a. с использованием среды <https://earthengine.google.com> на основании из данных 5 и 4 каналов спутниковых снимков Landsat 8 (размер пикселя 30 м), где для каждой пробной площади рассчитывали медианные значения NDVI за период, охватывающий 15 дней до закладки пробной площади и 15 дней после [Горбунова, Низаметдинов, 2025];
- б. с помощью ВЕГА-Science (<http://sci-vega.ru>) со спутника MODIS (размер пикселя 250 м), усредненные для каждой недели каждого вегетационного сезона за 2005, 2006, 2014, 2016, 2017 и 2018 гг. для 15 полигонов в южных тундрах Ямала (в зависимости о того, в каком году на полигоне проводили полевые работы).

При анализе NDVI со спутника MODIS рассчитывали следующие значения индекса: $NDVI_{MAX}$ и $NDVI_{AVG}$. Максимальный за сезон – $NDVI_{MAX}$ – максимальное летнее значение индекса NDVI, отражающее пик фотосинтетической активности растительности и служащее вероятным индикатором биомассы тундры; на этот параметр меньше всего влияют шумы и облачность (Changes in greening..., 2016). Средний за сезон вегетации – $NDVI_{AVG}$ – среднее арифметическое значение индекса NDVI за сезон вегетации.

Поскольку площадь геоботанического описания составляет 100 м^2 , а величина пикселя MODIS 250 м, неизбежны неточности при интерполяции данных на большие территории. Поэтому для анализа взаимосвязи между состоянием растительности и значениями NDVI в большем пространственном масштабе в подзоне южных субарктических тундр Ямала были взяты 15 примерно одинаковых по площади (3.1–3.5 тыс. га) полигонов, непосредственно обследованных Л.М. Морозовой (2005–2006, 2014–2016 гг.) и А.М. Горбуновой (2017–2018 гг.). Полигоны расположены в западной, центральной (возвышенность Хой) и восточной частях полуострова на разных высотах. Самый северный полигон находится на границе северных и южных субарктических тундр ($69^{\circ}56' \text{ с. ш.}$), самые южные — на границе тундры и северной лесотундры (пойма р. Обь) (Рисунок 2.7).



Рисунок 2.7 – Расположение анализируемых полигонов в южных субарктических тундрах Ямала

Территории всех 15 полигонов интенсивно, часто круглогодично, используются под выпас домашних северных оленей, на части полигонов лишайниковые тундры сильно выбиты. Краткая характеристика полигонов (растительные сообщества; год наземного обследования; проективное покрытие растительности на пробной площади; автор полевых работ) приведена ниже:

1. Заросли ив травяно-моховые, травяные болота, тундры по склонам; 2006 г.; ОПП 100% (Л.М. Морозова).
2. Заросли ив травяно-моховые, травяные болота, тундры по склонам; 2006 г.; ОПП 100% (Л.М. Морозова).
3. Выбитые лишайниково-кустарничковые и ерниковые травяно-моховые тундры; 2006 г.; ОПП 90% (Л.М. Морозова).
4. Комплексная растительность поймы, кочкарная пушицево-моховая тундра по склонам; 2016 г. – ОПП 100% (Л.М. Морозова); 2017 г. – ОПП 100% (А.М. Горбунова); 2018 г. – ОПП 100% (А.М. Горбунова).
5. Выбитые полигональные лишайниково-кустарничково-моховые тундры, разнотравно-вейниковые заросли кустарников; 2005 г.; ОПП 60% (Л.М. Морозова).
6. Выбитые полигональные лишайниково-кустарничковые тундры, травяно-моховые и комплексные болота; 2005 г.; ОПП 60% (Л.М. Морозова).
7. Лишайниковые и травяно-кустарничково-моховые тундры, песчаные раздувы; 2005 г.; ОПП 100% (Л.М. Морозова).
8. Песчаные раздувы с участками выбитых травяно-кустарничковых и травяно-кустарничково-моховых тундр; 2005 г.; ОПП 5% (Л.М. Морозова).
9. Выбитые лишайниковые и кустарничково-моховые тундры, песчаные раздувы, куртины кустарников; 2005 г.; ОПП 40% (Л.М. Морозова).
10. Выбитые лишайниковые тундры, песчаные раздувы, куртины кустарников, ольшаники; 2005 г.; ОПП 45% (Л.М. Морозова).
11. Выбитые лишайниково-кустарничковые тундры, заросли кустарников, редколесья; 2005 г.; ОПП 60% (Л.М. Морозова).
12. Выбитые лишайниково-кустарничковые тундры, луговины и заросли кустарников; около 50% площади занимают техногенно нарушенные участки; 2016 г.; ОПП 40% (Л.М. Морозова).
13. Выбитые травяно-лишайниково-моховые тундры, осоково-сфагновые болота; 2014 г.; ОПП 100% (Л.М. Морозова).
14. Кустарничково-травяно-моховая тундра с низким ерником; 2014 г.; ОПП 90% (Л.М. Морозова).

15. Выбитые тундры, заросли кустарников и единичные лиственницы; 2014 г.; ОПП 70% (Л.М. Морозова).

Значения NDVI для 15 полигонов получили с помощью сервиса ВЕГА-Science (URL: <http://sci-vega.ru>). Использовали значения индексов NDVI, полученные со спутника MODIS и усредненные для каждой недели вегетационного сезона каждого года исследований (307 значений) на площадь полигона. Значения NDVI_{Avg} вычислили как средние арифметические.

2.6 Объем материалов

Всего выполнили 107 геоботанических описаний тундровых растительных сообществ (Таблица 2.2) с разной степенью деградации в разных элементах рельефа. Исследовали 7 типов оленевых пастбищ. Оценку кормовых запасов оленевых пастбищ южных тундр провели на двух полигонах: в нижнем течении р. Еркатаяха (на площади 3085 га) и в нижнем течении р. Байдаратаяха (на площади 774 га). Собрано 264 пробы надземной фитомассы с 88 пробных площадей.

Таблица 2.2. – Объём полевых работ

Год	Полигон	Число описаний	Число укосов
2017	Еркута	15	45
2018	Еркута	24	15
2019	Еркута	60	180
2019	Байдарата	8	24
Итого		107	264

На полигоне Еркута в 2017 г. выполнено 15 геоботанических описаний. В 2018 г. были заложены четыре трансекты и выполнено 24 геоботанических описания. В 2019 г. выполнено 60 геоботанических описаний: 16 повторных – на пробных площадях 2017 г.; 24 повторных – на трансектах 2018 г.; 20 – на четырех новых трансектах (Рисунок 2.8).

На полигоне Байдарата в 2019 г. было выполнено 8 геоботанических описаний (Рисунок 2.9). Участки для пробных площадей выбирались таким образом, чтобы исследовать те же типы растительных сообществ, что и на полигоне Еркута (для последующего сравнения), и охватить как деградированные, так и малонарушенные участки.

В 2017 г. выполнили 45 укосов. В 2018 г. выполнили 15 укосов. В 2019 г. собрано 180 укосов на полигоне Еркута и 24 укоса на Байдарате.

Проанализировали значения NDVI_{MAX} и NDVI_{Avg} со спутника MODIS за 2005, 2006, 2014, 2016, 2017 и 2018 гг. для 15 полигонов в южных тундрах Ямала и медианные значения NDVI по снимкам Landsat для 99 пробных площадей на Еркуте за период, охватывающий 15

дней до закладки пробной площади и 15 дней после. Всего проанализировали 407 значений индекса NDVI.



Рисунок 2.8 – Карта-схема полигона Еркута с указанием пробных площадей

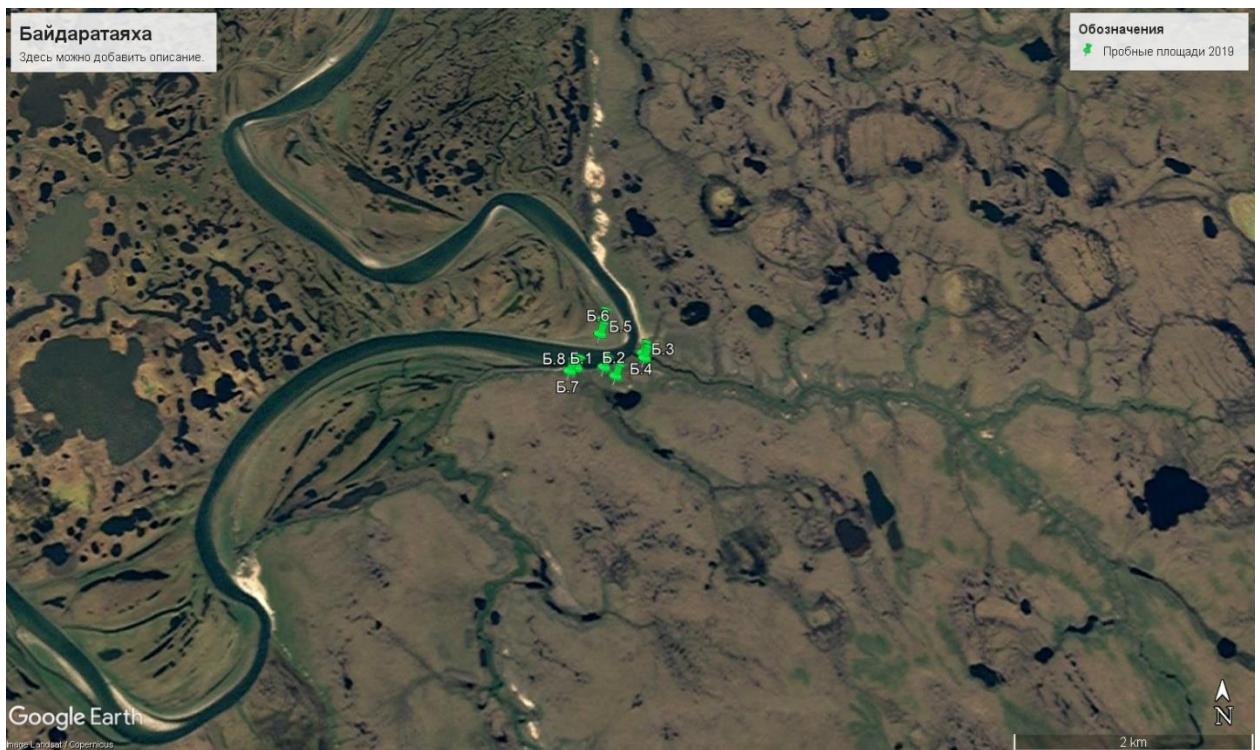


Рисунок 2.9 – Карта-схема полигона Байдарата с указанием пробных площадей

2.7 Анализ данных

Для анализа данных использовали параметрические и непараметрические статистические инструменты. Для подтверждения количественных различий (по запасам

фитомассы, биомассы, мортмассы и кормовым запасам, другим характеристикам) между разными типами пастбищ (между разными периодами или в зависимости от других факторов) использовали дисперсионный анализ (ANOVA) – однофакторный, двухфакторный или трехфакторный. Для оценки изменений характеристик растительности на одних и тех же пробных площадях в разные годы использовали критерий Стьюдента для повторных измерений, который сравнивает два связанных набора данных и учитывает, что измерения связаны между собой. Для сравнения величин коэффициентов корреляции Спирмена, заведомо распределенных не в соответствии с нормальным распределением, использовали расчет на основе критерия Краскела-Уоллеса. Для оценки связи между характеристиками растительности, определяемыми в полевых и камеральных условиях, между характеристиками растительности и данными ДЗЗ использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s), поскольку часть анализируемых данных не соответствовали нормальному распределению и включали выбросы, а коэффициент r_s устойчив к выбросам и шуму. В случаях, когда в тексте и на рисунках отсутствуют специальные пояснения, приведены средние арифметические значения признаков со значениями стандартной ошибки среднего через символ « \pm ».

Глава 3. СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Всего на 99 пробных площадях полигона Еркута выявлено 160 видов сосудистых растений из 33 семейств (Таблица А.1 Приложения). В среднем было 20 видов сосудистых растений на пробной площади (от 10 до 51 вида). На 8 пробных площадях полигона Байдарата всего выявлено 83 вида из 26 семейств (Таблица А.2 Приложения). В среднем было 18 видов на пробной площади (от 10 до 37 видов). На полигоне Еркута в среднем по всем собранным данным запасы надземной фитомассы составили 32.4 ± 1.6 ц/га (Рисунок 3.1), запасы биомассы – 23.1 ± 1.4 ц/га, кормовые запасы – 13.3 ± 1.0 ц/га, запасы мортмассы – 9.4 ± 0.6 ц/га. Кормовые запасы в среднем составили 41% от запасов фитомассы. В структуре фитомассы значительно преобладают кустарнички (31%); меньше всего на полигоне Еркута запасов разнотравья (4%), осок и злаков (5%), и лишайников (6%). В структуре биомассы преобладают кустарнички (43%), также высокая доля у мхов (23%); меньше всего в структуре биомассы запасов разнотравья (6%), осок и злаков (7%), и лишайников (8%). В структуре кормовых запасов значительно преобладают кустарнички (31%) и ветошь (25%); самые низкие значения у кустарников (7%).

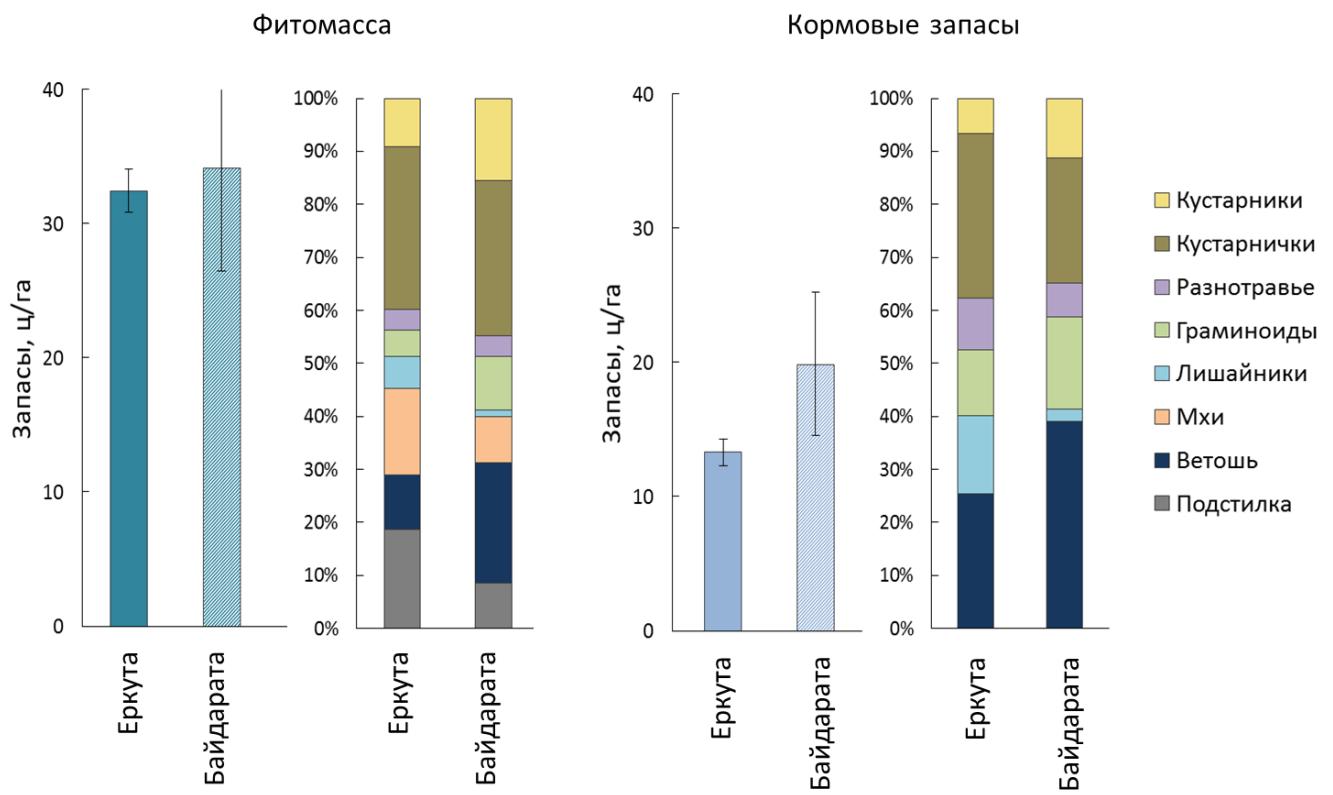


Рисунок 3.1 – Средние запасы на полигонах

На полигоне Байдарата в среднем по всем собранным данным запасы надземной фитомассы составили 34.2 ± 7.8 ц/га (Рисунок 3.1), запасы биомассы – 23.5 ± 4.4 ц/га, кормовые

запасы – 19.9 ± 5.3 ц/га, запасы мортмассы – 10.8 ± 4.0 ц/га. Кормовые запасы в среднем составили 58% от запасов фитомассы. В структуре фитомассы преобладают кустарнички (29%) и ветошь (23%); меньше всего на полигоне Байдарата запасов лишайников (1%) и разнотравья (4%). В структуре биомассы значительно преобладают кустарнички (43%), также высокая доля у кустарников (23%); меньше всего в структуре биомассы запасов лишайников (2%) и разнотравья (6%). В структуре кормовых запасов значительно преобладают ветошь (39%) и кустарнички (24%); самые низкие значения – у лишайников (2%).

Запасы фитомассы, биомассы и мортмассы на полигонах Байдарата и Еркута были сопоставимы. Кормовые запасы на Байдарате были в 1.5 раза выше, чем на Еркуте, потому что полигон Байдарата находится южнее и в более увлажненных условиях.

В рамках данного исследования наиболее интересен вопрос перспектив дальнейшего изучения протяженных арктических территорий с наименьшими, насколько это возможно, физическими и экономическими затратами. Вот почему так важно оценить корреляцию запасов с разными характеристиками состояния растительных сообществ, которые можно определить непосредственно в полевых условиях. Для этого использованы данные с 88 пробных площадей с обоих полигонов, на которых выполнены укосы. Рассмотрим, с какой теснотой величины запасов связаны с показателями состояния растительного покрова, определяемыми непосредственно в полевых условиях: с общим проективным покрытием и проективными покрытиями мхов и лишайников. Выявлены положительные связи между общим проективным покрытием и следующими показателями (Рисунок 3.2): запасами надземной фитомассы: $r_s = 0.49$; $P < 0.0001$; $n = 88$; запасами биомассы: $r_s = 0.50$; $P < 0.0001$; $n = 88$; кормовыми запасами: $r_s = 0.32$; $P = 0.0024$; $n = 88$.

Следовательно, при снижении общего проективного покрытия растительности тундровых сообществ (без учета типа пастбища), запасы фитомассы, биомассы и кормовые запасы в них также уменьшаются. Т.е. общее проективное покрытие является предиктором величин запасов, хотя корреляции и не сильные.

Также выявлены положительные связи между проективным покрытием мхов на пробной площади и следующими показателями (Рисунок 3.3): запасами надземной фитомассы: $r_s = 0.32$; $P = 0.0023$; $n = 88$; запасами биомассы: $r_s = 0.37$; $P = 0.0004$; $n = 88$.

Таким образом, при снижении проективного покрытия мхов в тундровых сообществах запасы фитомассы и биомассы в них также уменьшаются. Корреляции между проективным покрытием мхов и кормовыми запасами выявить не удалось.

Положительные связи выявлены и между проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса и запасами (Рисунок 3.4): надземной фитомассы: $r_s = 0.34$; $P = 0.0013$; $n = 88$; биомассы: $r_s = 0.32$; $P = 0.0023$; $n = 88$; кормовыми запасами: $r_s = 0.35$; $P = 0.0007$; $n = 88$.

Таким образом, при снижении проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса в тундровых сообществах запасы фитомассы, биомассы и кормов в них также уменьшаются.

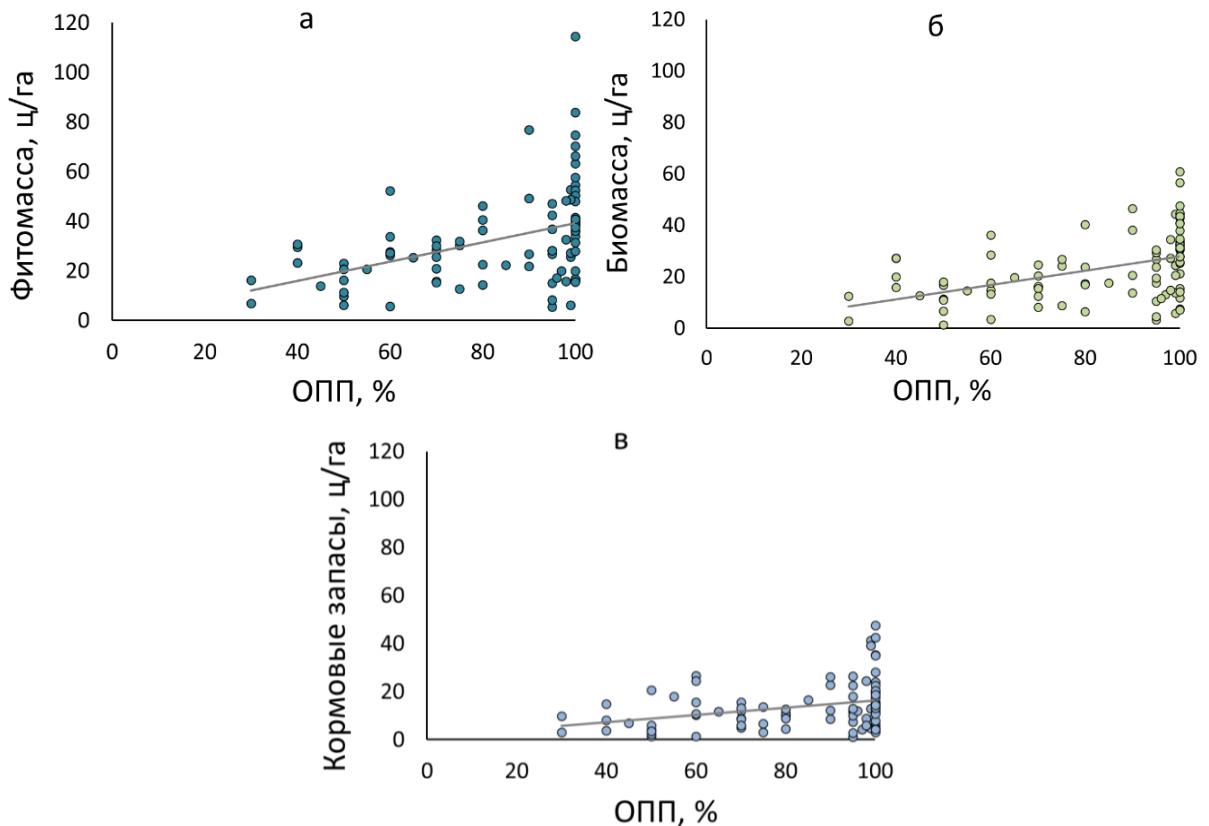


Рисунок 3.2 – Связь между ОПП и а) запасами фитомассы ($r_s = 0.49$; $n = 88$), б) биомассы ($r_s = 0.50$; $n = 88$) и в) кормовыми запасами ($r_s = 0.32$; $n = 88$)

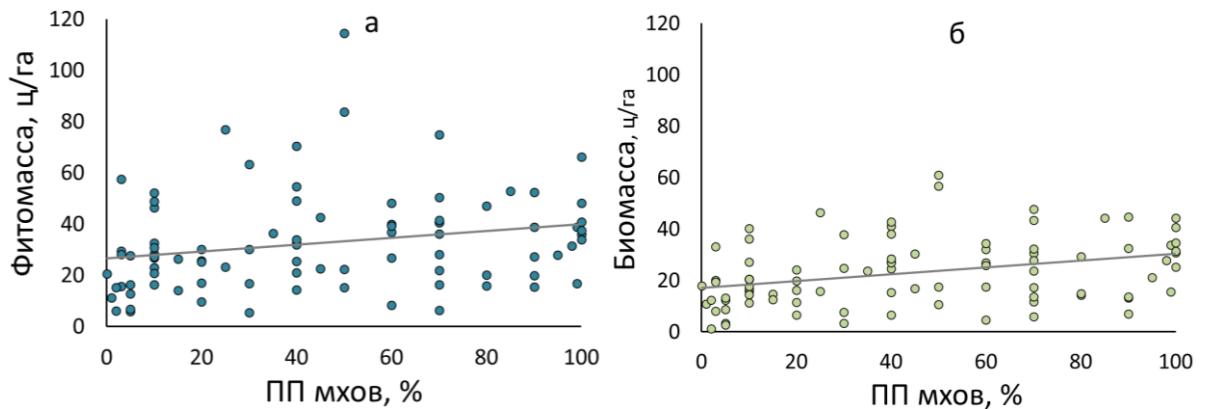


Рисунок 3.3 – Связь между ПП мхов и а) запасами фитомассы ($r_s = 0.32$; $n = 88$) и б) биомассы ($r_s = 0.37$; $n = 88$)

С проективным покрытием лишайников на пробной площади коррелируют только запасы фитомассы. При этом связь между этими величинами отрицательная: $r_s = -0.22$; $P = 0.0399$; $n = 88$. Такую отрицательную связь можно объяснить тем, что относительно высокие значения проективного покрытия лишайников были только в лишайниковых и кустарничковых тундрах, которые наиболее деградированы. А особенности моховых и

травяных тундр (малонарушенных на исследуемой территории) таковы, что лишайниковый покров на них практически полностью отсутствует.

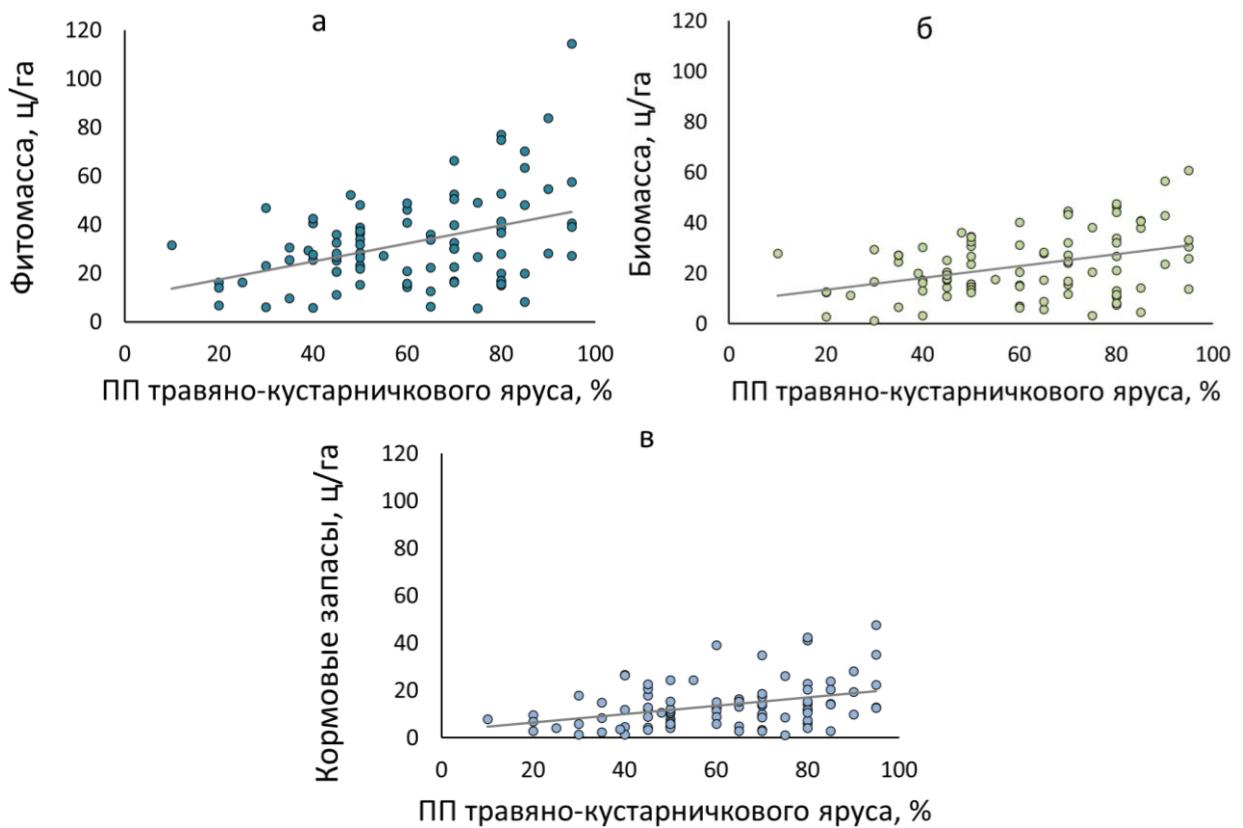


Рисунок 3.4 – Связь между ПП травяно-кустарничкового яруса и а) запасами фитомассы ($r_s = 0.34$; $n = 88$), б) биомассы ($r_s = 0.32$; $n = 88$) и в) кормовыми запасами ($r_s = 0.35$; $n = 88$)

3.1 Выделение групп растительных сообществ

В работе использована эколого-фитоценотическая (доминантная) классификация растительных сообществ, поскольку она соответствует цели исследования. Одна из задач работы – сравнение характеристик актуального состояния растительных сообществ с характеристиками, полученными ранее В.Н. Андреевым [Андреев, 1934]. Согласно доминантной классификации, растительные сообщества исследуемых территорий относятся к трем типам растительности: тундры, луга и болота. В тундровой растительности, преобладающей на исследованных территориях, выделяли формации: моховые тундры, травяные тундры, лишайниковые тундры, кустарничковые тундры, кустарниковые тундры. Внутри формаций тундровой растительности и типов луговой и болотной растительности выделяли ассоциации и группы ассоциаций.

Поскольку исследован растительный покров с высокой мозаичностью тундровой растительности [Spatial variation..., 2017], было необходимо сравнивать характеристики состояния растительных сообществ разных уровней классификации [Андреев и др., 1935]. Поэтому использован термин «подразделения растительности» [Принципы составления...,

1977] для обозначения пяти формаций тундрового типа растительности и групп ассоциаций лугового и болотного типов растительности. Все подразделения растительности были объединены в 7 типов пастбищ [Перфильев, 1932; Андреев и др., 1935]: 1) моховые тундры; 2) травяные тундры; 3) лишайниковые тундры; 4) кустарничковые тундры; 5) кустарниковые тундры; 6) луга; 7) болота [Горбунова, 2024]. Заросли кустарников не изучали, поскольку они, хотя и занимают большие пространства южных тундр и являются их маркером, не относятся к пастбищам северного оленя [Андреев и др., 1935].

В 30-е гг. В.Н. Андреев [Андреев, 1934] дал характеристику «основным кормовым угодьям», представленным растительными формациями. В подзоне современных южных тундр В.Н. Андреев выделял следующие формации:

а. Формации равнинных водораздельных пространств (плакорная растительность)

1) Тундровые

- лишайниковые
- мохово-лишайниковые
- моховые
- торфяно-кочкарные
- тундровые луговины
- тунровые кустарники
- приручьевые заросли ив

2) Лесотундровые

- лиственничные редколесья
- еловые редколесья
- березовые редколесья

3) Болотные

- низинные осоковые болота
- осоково-кочковатые болота
- торфяно-плоскобугристые болота

б. Формации заливаемых долин (пойменная растительность)

1) Луговые и лугово-болотные

- тундровые луговые поймы
- осоково-луговые поймы
- злаково-луговые поймы
- разнотравно-луговые поймы
- приморские болотистые луга

2) Кустарные

- мелко-кустарные поймы
- крупно-кустарные поймы

Сопоставление 7 типов кормовых угодий, выделенных в 1930-х и в 2017–2019 гг., представлено в Таблице 3.1.

Таблица 3.1. – Сопоставление типов пастбищ в 1930-е и 2017–2019 гг.

Основные подразделения растительности	
1930-е гг. [Андреев, 1934]	2017–2019 гг. (нстоящее исследование)
Моховые тундры	
Лишайниково-моховая	Лишайниково-травяно-моховая
Кустарниково-травяно-моховая	Кустарничково-травяно-моховая
Кустарниково-моховая	Кустарниково-травяно-моховая
	Кустарничково-лишайниково-моховая
	Травяно-кустарничково-моховая
	Травяно-кустарниково-моховая
	Кустарничково-кустарниково-моховая
	Кустарниково-моховая
Травяные тундры	
Мохово-травяная	Лишайниково-мохово-травяная
	Кустарничково-мохово-травяная
	Лишайниково-кустарниково-травяная
Лишайниковые тундры	
Мохово-лишайниковая	Кустарничково-мохово-лишайниковая
Травяно-мохово-лишайниковая	Травяно-мохово-лишайниковая
Травяно-лишайниковая	Травяно-кустарничково-лишайниковая
Кустарничково-лишайниковая	Мохово-кустарниково-лишайниковая
	Мохово-кустарничково-лишайниковая
Кустарничковые тундры	
Кустарничковые тундры в 1930-е гг. по данным В.Н. Андреева отсутствуют	Мохово-кустарничковая
	Травяно-мохово-кустарничковая
	Травяно-кустарничковая
	Мохово-травяно-кустарничковая
	Лишайниково-травяно-кустарничковая
	Мохово-лишайниково-кустарничковая
	Кустарниково-лишайниково-кустарничковая
Кустарниковые тундры	
Ивовая моховая	Ивовая кустарничково-моховая
Ивовая разнотравная	Ивовая травяная
Ивовая травяная	Ерниковая кустарничково-моховая
Ивовая мохово-травяная	
Ерниковая мохово-лишайниковая	
Ерниковая травяно-моховая	

Основные подразделения растительности	
1930-е гг. [Андреев, 1934]	2017–2019 гг. (настоящее исследование)
Луговые сообщества	
Травяная луговина	Мохово-травяный пойменный луг
Травяный пойменный луг	Травяный пойменный луг
	Мохово-травяная луговина
	Травяная луговина
Болота	
Травяно-моховое	Травяно-моховое
Лишайниково-травяно-моховое	Кустарничково-травяно-моховое
Кустарниково-лишайниково-травяно-моховое	Кустарниково-травяно-моховое
Травяное	Травяно-лишайниково-моховое
Лишайниково-травяное	Кустарничково-лишайниково-моховое
Травяно-лишайниковое	Травяно-кустарничково-моховое
	Кустарничково-мохово-травяное
	Кустарничково-мохово-лишайниковое
	Лишайниково-мохово-кустарничковое

Выполненные в 2017–2019 гг. геоботанические описания группировали по 7 типам оленевых пастбищ.

Моховые тундры. Находятся по всем формам рельефа: на плакоре (69%), на склонах коренного берега (12%), на склонах холмов (11%), реже встречаются в поймах (4%) и на вершинах холмов (4%). Встречаются чаще на супеси (35%) и глинах (35%), реже – на песке и суглинке (по 15%). Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 90% (от 40 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 8 до 49 и в среднем составляет 20 видов. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 22% (от 1 до 70%). В кустарниковом ярусе доминируют *Betula nana* L. и *Salix glauca* L. Средняя высота кустарникового яруса 17 см (от 8 до 40 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 64% (от 10 до 97%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Empetrum nigrum* L., *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtzev) Å.Löve & D.Löve, *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex rariflora* (Wahlenb.) Sm. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 16 см (от 10 до 25 см). Проективное покрытие мхов в среднем 70%, лишайников – 15%. При этом высота мхов в среднем 2.9 см (от 0.5 до 17 см), лишайников – 1.1 см (от 0.2 до 3 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Polytrichum* sp., *Dicranum* sp., *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Peltigera* sp., *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer., *Cladonia* sp. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 10 см (от 0 до 22 см). Олений помет присутствовал на 85% пробных площадей.

Травяные тундры. Находятся на плакоре (88%) и реже на склонах коренного берега (12%). Встречаются на глинах (50%) и на суглинках (38%), реже – на супеси (12%). Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 95% (от 80 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 14 до 36 и в среднем составляет 21 вид. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 11% (от 3 до 40%). В кустарниковом ярусе доминируют *Betula nana* L. и *Salix glauca* L. Средняя высота кустарникового яруса 20 см (от 10 до 40 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 79% (от 60 до 90%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtzev) Á.Löve & D.Löve, *Eriophorum vaginatum* L., *Eriophorum angustifolium* Honck., *Rubus arcticus* L., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Achnatherum calamagrostis* (L.) P.Beauv. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 19 см (от 13 до 36 см). Проективное покрытие мхов в среднем 45%, лишайников – 10%. При этом высота мхов в среднем 2 см (от 0.2 до 5 см), лишайников – 1.1 см (от 0.3 до 2 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Polytrichum* sp., *Aulacomnium* sp., *Sphagnum* sp.; *Cladonia* sp., *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 13 см (от 0 до 28 см). Олений помет присутствовал на 75% пробных площадей.

Лишайниковые тундры. Находятся на плакоре (в 83% случаев) и реже на склонах холмов (17%). Встречаются одинаково на песке (50%) и супеси (50%). Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 65% (от 50 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 14 до 22 и в среднем составляет 18 видов. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 14% (от 1 до 50%). В кустарниковом ярусе доминирует *Betula nana* L. Средняя высота кустарникового яруса 12 см (от 7 до 18 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 38% (от 20 до 65%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Vaccinium uliginosum* L., *Arctous alpina* (L.) Nied., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Diapensia lapponica* L., *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtzev) Á.Löve & D.Löve, *Anthoxanthum monticola* (Bigelow) Veldkamp. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 14 см (от 10 до 20 см). Проективное покрытие мхов в среднем 30%, лишайников – 50%. При этом высота мхов в среднем 1.7 см (от 0.1 до 4 см), лишайников – 0.7 см (от 0.1 до 2.5 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Aulacomnium* sp.; *Flavocetraria* sp., *Ochrolechia* sp., *Cladonia* sp. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 6 см (от 0 до 10 см). Олений помет присутствовал на 100% пробных площадей.

Кустарничковые тундры. Находятся в основном на плакоре (55%), а также на склонах (21%) и вершинах холмов (15%), реже встречаются на склонах коренного берега (в 9% случаев).

Чаще всего встречаются на песчаных почвах (64%), реже на супесях (21%), еще реже – на глинах (9%) и суглинках (6%). Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 74% (от 30 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 14 до 37 и в среднем составляет 22 вида. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 8% (от 1 до 30%). В кустарниковом ярусе доминирует *Betula nana* L. Средняя высота кустарникового яруса 11 см (от 3 до 45 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 58% (от 20 до 95%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Empetrum nigrum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Arctous alpina* (L.) Nied., *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtzev) Å.Löve & D.Löve, *Equisetum arvense* L., *Anthoxanthum monticola* (Bigelow) Veldkamp. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 14 см (от 8 до 20 см). Проективное покрытие мхов в среднем 20%, лишайников – 10%. Высота мхов в среднем 1.2 см (от 0.4 до 3 см), лишайников – 0.8 см (от 0.2 до 2.2 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Oncophorus* sp., *Aulacomnium* sp.; *Ochrolechia* sp., *Cladonia* sp., *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 4 см (от 0 до 15 см). Олений помет присутствовал всего на 24% пробных площадей.

Кустарниковые тундры. Находятся в пойме (в 75% случаев) и реже на плакоре (25%). Встречаются на песчаных (50%) и глинистых (25%) и супесчаных (25%) аллювиальных почвах. Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 71% (от 40 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 14 до 25 и в среднем составляет 18 видов. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 38% (от 20 до 60%). В кустарниковом ярусе доминирует *Salix glauca* L. Средняя высота кустарникового яруса 31 см (от 20 до 40 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 33% (от 20 до 50%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Andromeda polifolia* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Carex aquatilis* var. *minor* Boott, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Eriophorum angustifolium* Honck. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 27 см (от 18 до 35 см). Проективное покрытие мхов в среднем 21%, лишайников – 1%. Высота мхов в среднем 1.8 см (от 1 до 2.5 см), лишайников – 0.8 см (от 0.1 до 3 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Polytrichum* sp., *Dicranum* sp.; *Peltigera* sp. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 18 см (от 0 на песчаных почвах до 55 см – на аллювиальных). Олений помет присутствовал на 50% пробных площадей.

Луга. Находятся в поймах (83%) и реже на склонах коренного берега (в 17% случаев). Также луга встречаются чаще всего на песчаных почвах (в 67% случаев), реже – на глинистых (25%) и супеси (8%). Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 64% (от 40 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 8 до

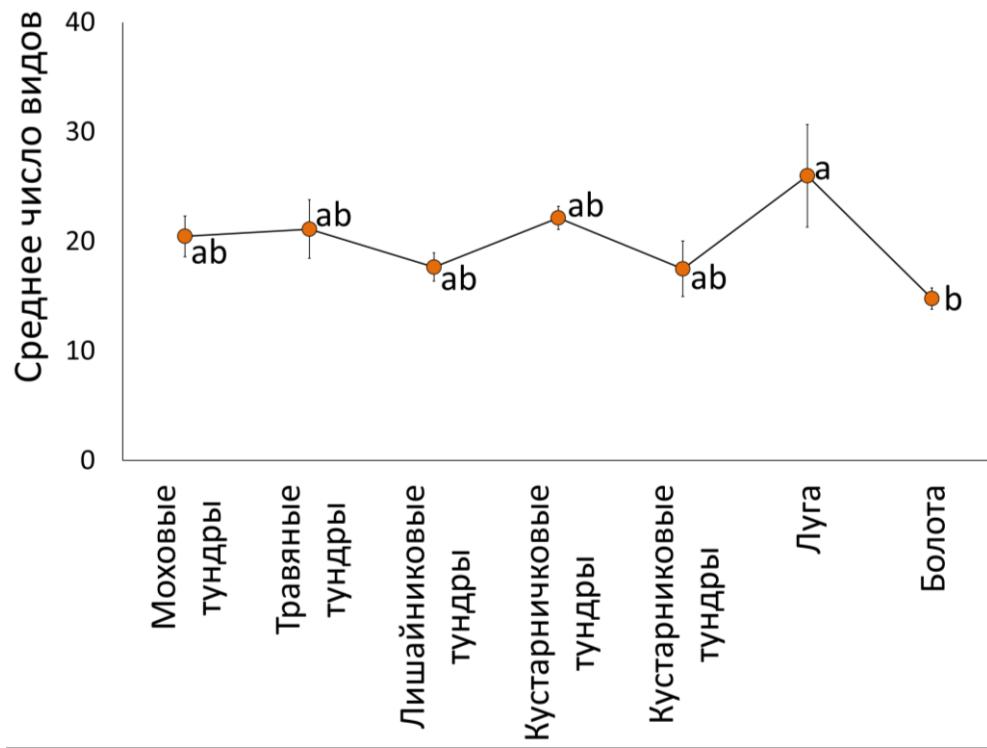
51 и в среднем составляет 26 видов. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 15% (от 5 до 50%). В кустарниковом ярусе доминирует *Salix glauca* L. Средняя высота кустарникового яруса 30 см (от 22 до 60 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 49% (от 25 до 80%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Equisetum arvense* L., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Carex aquatilis* var. *minor* Boott, *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Rubus arcticus* L., *Alopecurus aequalis* Sobol. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 26 см (от 20 до 40 см). Проективное покрытие мхов в среднем 10%, лишайники практически отсутствуют. Высота мхов в среднем 1.2 см (от 0.5 до 3 см), лишайников – 0.2 см (от 0.1 до 1.5 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Polytrichum* sp., *Aulacomnium* sp.; *Nephroma arcticum* (L.) Torss. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 28 см (от 0 до 40 см). Олений помет присутствовал на 17% пробных площадей.

Болота. Находятся в основном на плакоре (в 94% случаев), реже на склонах холмов (6%). Болота часто встречались на участках, где было невозможно определить тип почвы в рамках геоботанического описания (когда почвенный срез делается глубиной 1 м), поскольку сразу за органогенным слоем находилась вечная мерзлота (это встречается в 56% случаев). Также болота встречаются на супеси (23%) и суглинках (11%), реже – на песке (5%) и суглинке (5%). Общее проективное покрытие растительности на пробной площади в среднем 99% (от 95 до 100%). Число видов сосудистых растений колеблется в диапазоне от 10 до 24 и в среднем составляет 15 видов. Проективное покрытие кустарникового яруса в среднем 12% (от 2 до 30%). В кустарниковом ярусе доминирует *Betula nana* L. Средняя высота кустарникового яруса 16 см (от 7 до 35 см). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 74% (от 45 до 95%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Eriophorum vaginatum* L., *Carex rariflora* (Wahlenb.) Sm., *Carex chordorrhiza* L.f., *Carex aquatilis* var. *minor* Boott, *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Comarum palustre* L. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса 19 см (от 10 до 35 см). Проективное покрытие мхов в среднем 80%, лишайников – 15%. При этом высота мхов в среднем 3.7 см (от 0.5 до 12 см), лишайников – 1.5 см (от 0.2 до 3 см). В мохово-лишайниковом покрове преобладают: *Sphagnum* sp., *Polytrichum* sp.; *Cladonia* sp., *Ochrolechia* sp. Толщина органогенного горизонта в среднем составила 25 см (от 15 до 40 см). Олений помет присутствовал на 78% пробных площадей.

Среднее число видов сосудистых растений на пробной площади различается в разных типах пастбищ (Рисунок 3.5), но не сильно: $F(6, 100) = 2.63$; $P = 0.0206$.

Больше всего видов сосудистых растений было на лугах, меньше всего – на болотах. По критерию Тьюки различия между средним числом видов сосудистых растений на пробной

площади на лугах и на болотах зафиксированы на уровне $P = 0.0010$. Различия между максимальными и минимальными значениями среднего числа видов сосудистых растений на пробной площади в разных типах пастбищ достигали 1.7 раз.



Вертикальные линии – SE (стандартная ошибка среднего). Однаковыми буквенными индексами обозначены гомогенные по критерию Тьюки значения

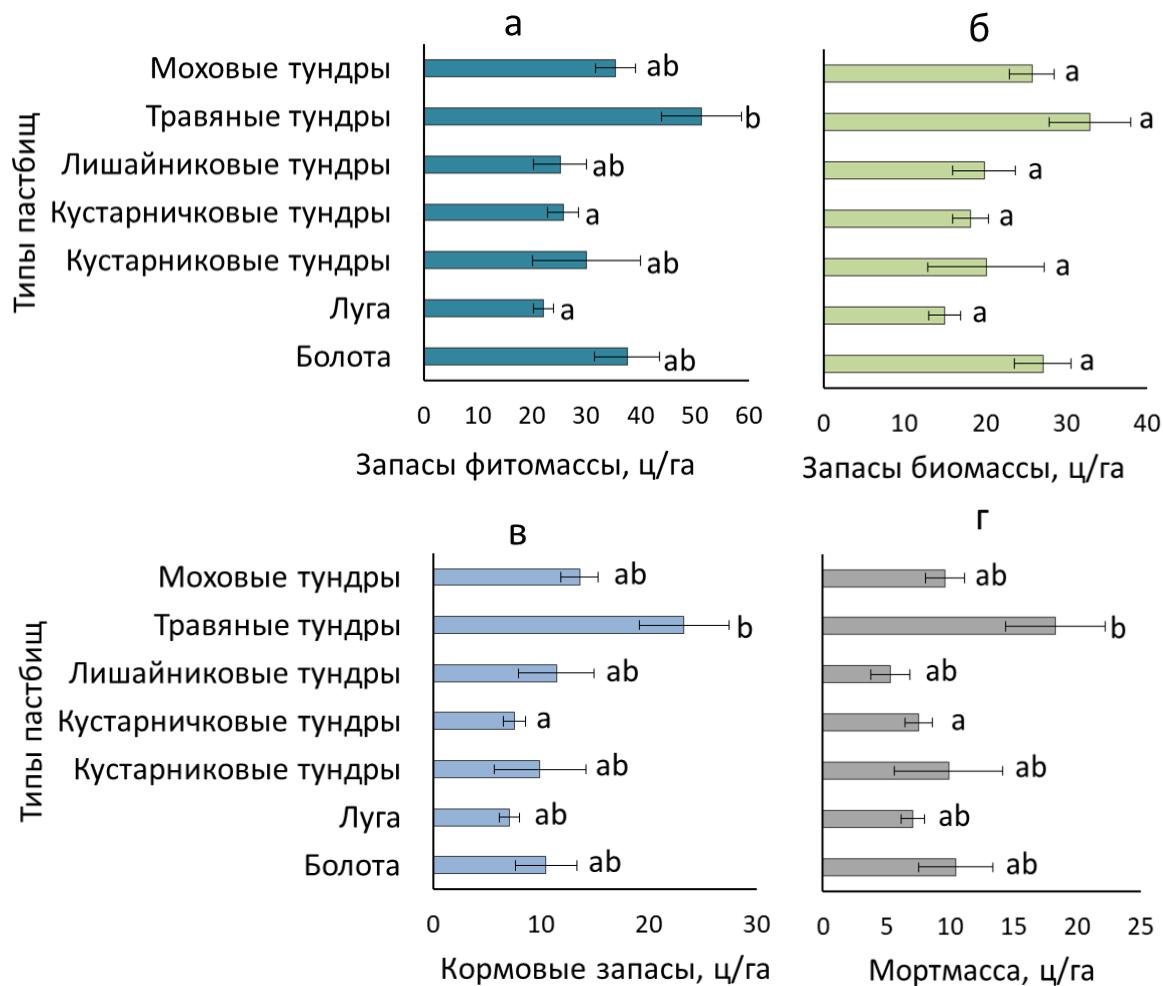
Рисунок 3.5 – Среднее число видов сосудистых растений на пробной площади в разных типах пастбищ

3.2 Запасы и структура фитомассы, биомассы и оленевых кормов в разных типах пастбищ

Оценку запасов и их структуры в разных типах оленевых пастбищ провели на объединенных данных с двух полигонов. Запасы фитомассы, биомассы, мортмассы и кормовые запасы в разных типах пастбищ охарактеризованы на Рисунке 3.6. Средние запасы фитомассы в моховых тундрах составили 35.4 ± 3.7 ц/га (от 15.5 до 83.8 ц/га); в травяных тундрах – 51.2 ± 7.4 ц/га (от 14.5 до 77 ц/га); в лишайниковых тундрах – 25.2 ± 4.8 ц/га (от 9.7 до 42.6 ц/га); в кустарничковых тундрах – 25.7 ± 2.9 ц/га (от 5.54 до 57.6 ц/га); в кустарниковых тундрах – 30 ± 9.9 ц/га (от 14 до 48.2 ц/га); на лугах – 22.1 ± 1.9 ц/га (от 15.7 до 28.2 ц/га); на болотах – 37.6 ± 5.9 ц/га (от 6.3 до 114.6 ц/га). Самые высокие средние значения запасов фитомассы были в травяных тундрах; меньше всего запасов фитомассы выявлено на лугах [Горбунова, 2024]. Это подтверждается результатами ANOVA: $F (6, 81) = 2.91$; $P = 0.0129$.

Средние запасы биомассы в моховых тундрах составили 25.8 ± 2.8 ц/га (от 7 до 56.7 ц/га), что составляет 73% от запасов фитомассы в них; в травяных тундрах – 33 ± 5.1 ц/га (от 6.6 до 46.5 ц/га), 64% от запасов фитомассы в них; в лишайниковых тундрах – 19.9 ± 3.9 ц/га (от 6.7 до

30.5 ц/га), 79% от запасов фитомассы в них; в кустарничковых тундрах – 18.2±2.2 ц/га (от 1.3 до 40.4 ц/га), 71% от запасов фитомассы в них; в кустарниковых тундрах – 20.1±7.2 ц/га (от 12.7 до 34.5 ц/га), 67% от запасов фитомассы в них; на лугах – 15±2.0 ц/га (от 7.6 до 19.8 ц/га), 68% от запасов фитомассы в них; на болотах – 27.1±3.5 ц/га (от 4.6 до 61 ц/га), 72% от запасов фитомассы в них. Самые высокие значения запасов биомассы были в травяных тундрах; меньше всего запасов биомассы выявлено на лугах [Горбунова, 2024]. Это подтверждается результатами ANOVA: $F(6, 81) = 2.59$; $P = 0.0238$, однако, поскольку по критерию Тьюки парных различий запасов биомассы между типами пастбищ не установлено, обсуждаемые различия в биомассе не установлены надежно.



Горизонтальные линии – SE (стандартная ошибка среднего). Одноковыми буквами индексами обозначены гомогенные по критерию Тьюки значения

Рисунок 3.6 – Запасы фитомассы (а), биомассы (б), кормовые запасы (в) и запасы мортмассы (г) в разных типах пастбищ

Кормовые запасы в моховых тундрах составили 13.6 ± 1.7 ц/га (от 3.5 до 35 ц/га), что составляет 38% от запасов фитомассы в них; в травяных тундрах – 23.3 ± 4.2 ц/га (от 9 до 41.3 ц/га), что составляет 46% от запасов фитомассы в них; в лишайниковых тундрах – 11.4 ± 3.5 ц/га (от 2.4 до 26.5 ц/га), что составляет 45% от запасов фитомассы в них; в

кустарничковых тундрах – 9.9 ± 1.6 ц/га (от 1.2 до 35.3 ц/га), что составляет 39% от запасов фитомассы в них; в кустарниковых тундрах – 19.4 ± 6.3 ц/га (от 6.9 до 26.6 ц/га), что составляет 64% от запасов фитомассы в них; на лугах – 18.1 ± 1.8 ц/га (от 11.7 до 24.4 ц/га), что составляет 82% от запасов фитомассы в них; на болотах – 13.1 ± 3.0 ц/га (от 2.9 до 47.7 ц/га), что составляет 35% от запасов фитомассы в них. Самые высокие значения кормовых запасов были в травяных тундрах; меньше всего запасов кормов выявлено в лишайниковых и кустарничковых тундрах [Горбунова, 2024]. Это подтверждается результатами ANOVA: $F(6, 81) = 2.55$; $P = 0.0258$.

Самые высокие значения запасов мортмассы в травяных тундрах (18.3 ц/га, это 36% от запасов фитомассы в них); меньше всего запасов фитомассы в лишайниковых тундрах (5.3 ц/га, это 21% от запасов фитомассы в них). Это подтверждается результатами ANOVA: $F(6, 81) = 2.23$; $P = 0.0480$.

Самые большие средние запасы кустарников были в кустарниковых тундрах (7.30 ± 4.8 ц/га), а самые низкие – в кустарничковых (1.51 ± 0.58 ц/га). Самые большие средние запасы кустарничков были в кустарничковых (12.30 ± 1.51 ц/га) и травяных тундрах (13.45 ± 3.30 ц/га), а самые низкие – на лугах (2.27 ± 1.56 ц/га). Самые большие средние запасы разнотравья были в травяных тундрах (3.70 ± 2.87 ц/га), а самые низкие – в кустарниковых тундрах (0.53 ± 0.53 ц/га). Самые большие средние запасы осок и злаков были на лугах (6.45 ± 1.05 ц/га), а самые низкие – в кустарничковых (0.58 ± 0.13 ц/га) и лишайниковых тундрах (0.58 ± 0.30 ц/га). Самые большие средние запасы лишайников были в лишайниковых тундрах (3.86 ± 0.83 ц/га), а самые низкие – в кустарниковых тундрах (0.09 ± 0.05 ц/га); на лугах запасы лишайников отсутствовали. Самые большие средние запасы мхов были на болотах (12.40 ± 2.49 ц/га), а самые низкие – в кустарничковых тундрах (1.02 ± 0.34 ц/га). Самые большие средние запасы ветоши были в кустарниковых тундрах (8.03 ± 3.90 ц/га), а самые низкие – в кустарничковых тундрах (1.30 ± 0.41 ц/га). Самые большие средние запасы подстилки были в травяных тундрах (10.88 ± 3.60 ц/га), а самые низкие – на лугах (0.50 ± 0.30 ц/га).

Рассмотрим, как эти различия обусловлены структурой запасов, т.е. как они связаны с соотношением разных фракций. Структура запасов в разных типах пастбищ охарактеризована на Рисунке 3.7. В структуре фитомассы моховых тундр преобладают кустарнички (30%) и мхи (17%); самые низкие значения – у осок и злаков (3%) и разнотравья (3%). В структуре фитомассы травяных тундр преобладают кустарнички (26%) и подстилка (21%); самые низкие значения – у осок и злаков (6%) и лишайников (5%). В структуре фитомассы лишайниковых тундр преобладают кустарнички (39%); самые низкие значения – у разнотравья (3%) и осок и злаков (2%). В структуре фитомассы кустарничковых тундр преобладают кустарнички (48%) и подстилка (24%); самые низкие значения – у разнотравья (3%) и осок и злаков (2%). В структуре фитомассы кустарниковых тундр преобладают ветошь (27%) и кустарники (24%);

самые низкие значения – у разнотравья (2%); запас лишайников в кустарниковых тундрах отсутствует. В структуре фитомассы лугов преобладают ветошь (30%), а также осоки и злаки (29%); самые низкие значения – у мхов (5%) и подстилки (2%); запас лишайников на лугах отсутствует. В структуре фитомассы болот преобладают мхи (33%) и кустарнички (23%); самые низкие значения – у лишайников (3%) и разнотравья (2%).

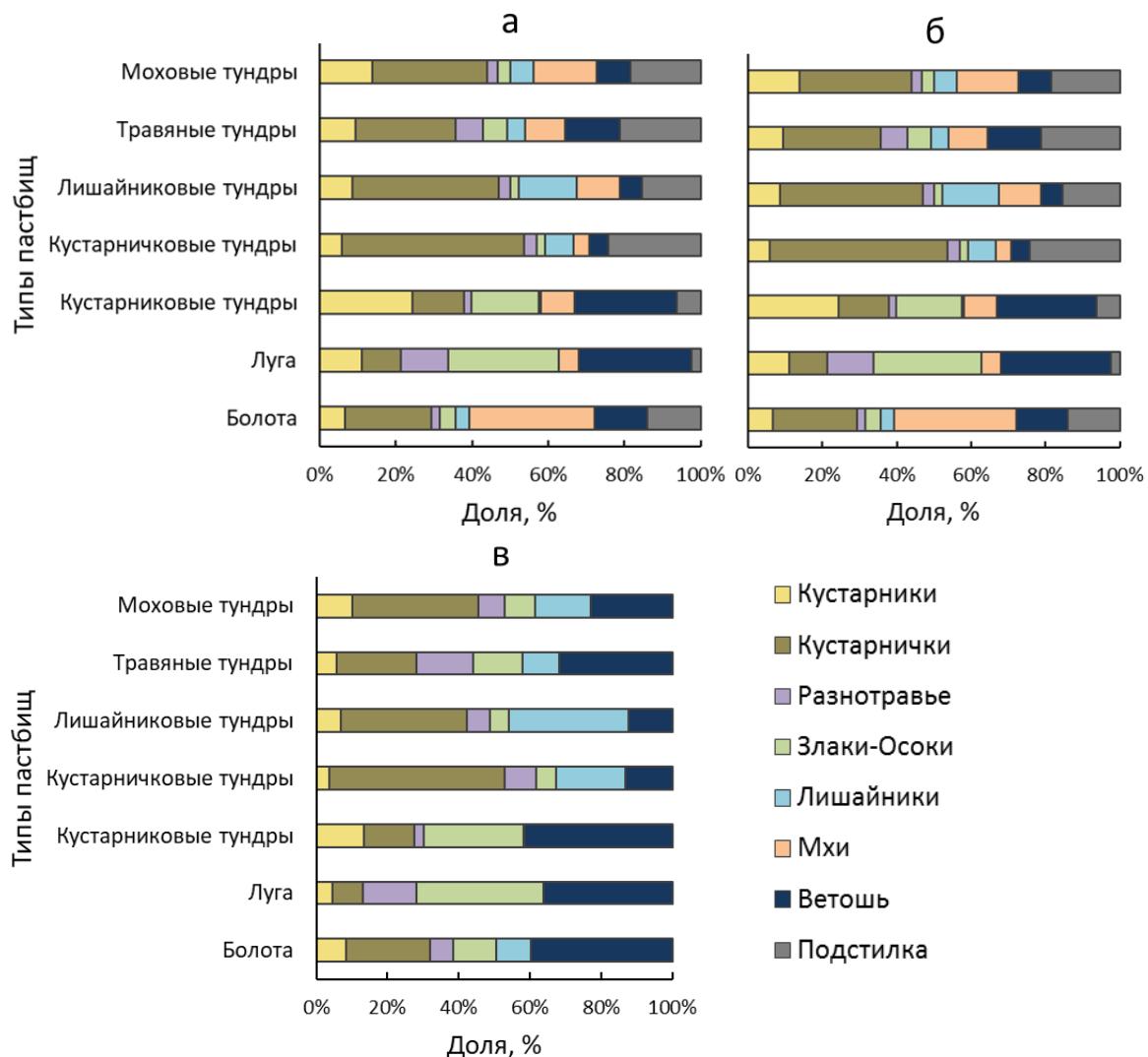


Рисунок 3.7 – Структура запасов фитомассы (а), биомассы (б) и кормовых запасов (в) в разных типах пастбищ

Кустарники были одной из преобладающих фракций в фитомассе кустарниковых тундр. Кустарнички были преобладающими в кустарничковых, лишайниковых, травяных и моховых тундрах, а также они преобладали на болотах. Злаки и осоки преобладали на лугах. Мхи были преобладающими на болотах. Ветошь была преобладающей на лугах и в кустарниковых тундрах. Подстилка была одной из преобладающих фракций в травяных тундрах. Не являлись основными элементами запасов фитомассы разнотравье и лишайники.

В структуре биомассы моховых тундр значительно преобладают кустарнички (41%), также высокая доля у мхов (23%) и кустарников (19%); самые низкие значения – у разнотравья

(4%) и осок и злаков (5%). В структуре биомассы травяных тундр значительно преобладают кустарнички (41%); самые низкие значения – у лишайников (7%). В структуре биомассы лишайниковых тундр значительно преобладают кустарнички (49%), также высокая доля у лишайников (19%); самые низкие значения – у разнотравья (4%) и осок и злаков (3%). В структуре биомассы кустарничковых тундр значительно преобладают кустарнички (68%); самые низкие значения – у разнотравья (5%) и осок и злаков (3%). В структуре биомассы кустарниковых тундр преобладают кустарники (36%), а также осоки и злаки (27%); самые низкие значения – у разнотравья (3%). В структуре биомассы лугов значительно преобладают осоки и злаки (43%), также высокая доля у разнотравья (18%); самые низкие значения – у мхов (7%). В структуре биомассы болот значительно преобладают мхи (46%), также высокая доля у кустарничков (31%); самые низкие значения – у разнотравья (3%).

Кустарники были преобладающими в биомассе кустарниковых тундр. Кустарнички были преобладающими в кустарничковых, лишайниковых, травяных, моховых тундрах и на болотах. Злаки и осоки преобладали на лугах. Мхи были преобладающими на болотах. Не являлось основным элементом запасов биомассы разнотравье.

В структуре кормовых запасов моховых тундр преобладают кустарнички (36%) и ветошь (23%); самые низкие значения – у разнотравья (7%). В структуре кормовых запасов травяных тундр преобладают ветошь (32%) и кустарнички (22%); самые низкие значения – у кустарников (6%). В структуре кормовых запасов лишайниковых тундр преобладают кустарнички (35%) и лишайники (34%); самые низкие значения – у осок и злаков (5%). В кормовых запасах кустарничковых тундр значительно преобладают кустарнички (49%), также высокая доля у лишайников (19%); самые низкие значения – у кустарников (4%). В структуре кормовых запасов кустарниковых тундр значительно преобладает ветошь (41%), а также осоки и злаки (28%); самые низкие значения – у разнотравья (3%). В структуре кормовых запасов лугов преобладают осоки и злаки (36%), и ветошь (36%); самые низкие значения – у кустарников (5%). В структуре кормовых запасов болот преобладают ветошь (40%) и кустарнички (24%); самые низкие значения – у разнотравья (6%).

Кустарнички были преобладающими фракциями в кормовых запасах кустарничковых, лишайниковых, моховых тундр, а также они преобладали на болотах и в травяных тундрах. Злаки и осоки преобладали на лугах. Лишайники были одной из преобладающих фракций в лишайниковых тундрах. Ветошь была преобладающей на лугах и в кустарниковых тундрах. Не являлись основным элементом кормовых запасов кустарники. В целом в фитомассе, биомассе и в кормовых запасах на обоих полигонах преобладали кустарнички; также в кормовых запасах присутствовала высокая доля ветоши [Горбунова, 2024].

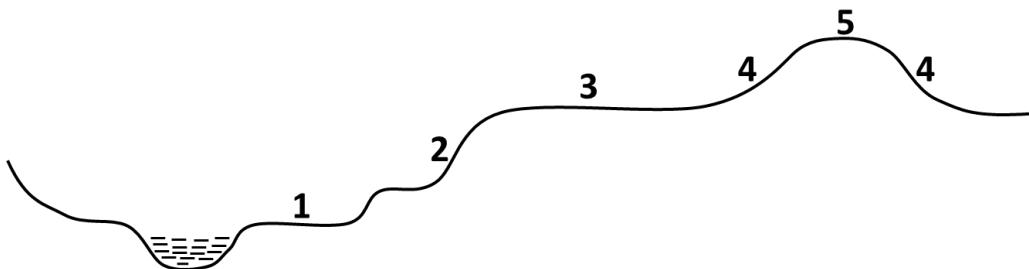
3.3 Сопряженность проективного покрытия и запасов с рельефом

Рельеф существенно, но косвенно влияет на растительность. Изменение рельефа сопряжено с изменением климатических, почвенных и гидрологических условий, которые оказывают на растения прямое влияние. Поэтому в геоботанических исследованиях важно оценить сопряженность характеристик состояния растительных сообществ с рельефом [Соколов, 1959]. Структура растительности может зависеть от уклонов склонов холмов, распределения снегового покрова и вариаций различных типов коренных пород и локальных условий дренажа [Terrestrial Ecosystems, 2013].

Тундровые растительные сообщества в разных элементах рельефа изменены выпасом в разной степени [Морозова, Эктора, 2012]. Это объясняется разными условиями произрастания растений. По отрицательным формам рельефа (ложбины, западины, просадки, поймы) накапливаются осадки и твердый сток, создавая относительно благоприятные режимы увлажнения и питания растений, что также способствует формированию торфяных почв с мощностью органогенного горизонта от 7–15 см (в тундрах) и более 15 см на болотах. Мощный торфянистый горизонт амортизирует механические воздействия копыт оленей, что способствует выживанию сосудистых растений при пастбищных нагрузках. Встречаемость выбитых участков на таких элементах рельефа составляла в 90-е гг. не более 10%, в настоящее время она увеличилась до 30% [Елсаков, Морозова, 2018].

Растения на положительных элементах рельефа (на вершинах холмов, на возвышенных и выпуклых участках склонов) находятся в более жестких условиях [Interactive Effects..., 2017]. С таких участков осадки стекают, увлекая твердые частицы органики. Поэтому почвы формируются маломощные, с торфяным горизонтом 1–5 см; такие участки в ненарушенном или малонарушенном состоянии обычно покрыты лишайниками тундрами, способными существовать в условиях недостаточного увлажнения и скудного питания. Лишайники в хорошем состоянии формируют особый слой из отмерших подециев, который в период дождей впитывает и удерживает влагу, создавая условия для нормального развития сосудистых растений. На Ямале положительные формы рельефа в настоящее время практически лишены растительности или покрыты разреженной травяно-кустарничковой растительностью с остатками лишайников [Морозова, Малыгина, 2013]. С исчезновением мохово-лишайникового покрова исчез и влагоудерживающий слой отмерших мхов и лишайников, поэтому почвы иссушены, и сосудистые растения повреждаются не только от пастбищных нагрузок, но и от недостатка влаги. Маломощные почвы не обеспечивают смягчение механического воздействия копыт оленей [Морозова, Малыгина, 2013], почвы разрушаются (разбиваются) вместе с растительным покровом, перегреваются в летнее время, подвергаются дефляции, органика из них вымывается и разносится ветрами [Морозова, Малыгина, 2013].

На Рисунке 3.8 приведен условный топографический профиль через долину реки. Он приблизительно одинаковый для р. Еркатахи и р. Байдаратаяхи. На профиле указаны только такие элементы рельефа, на которых были выполнены геоботанические описания. Характерные перепады высот над уровнем моря между поймой и плакором 3–6 м, между плакором и вершиной холма – 3–5 м.



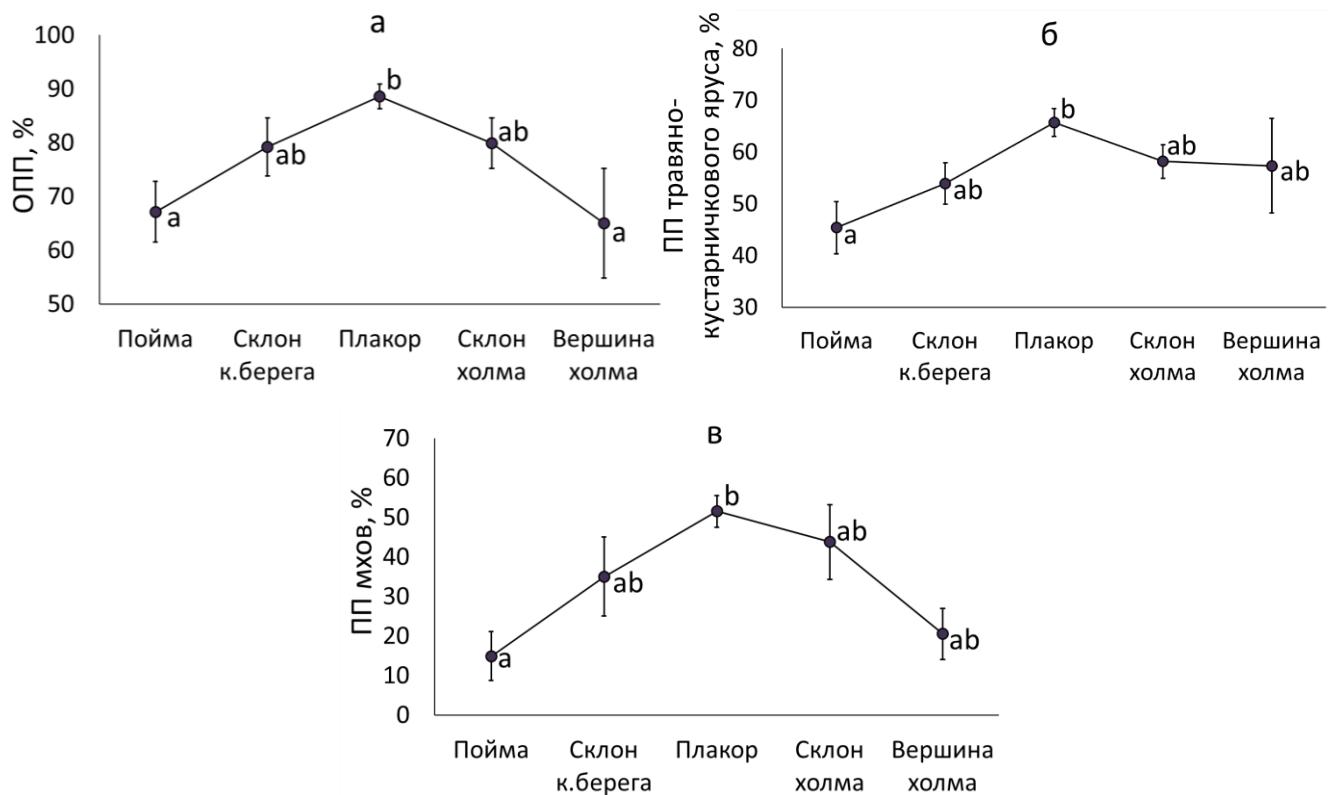
Условные обозначения: 1 – пойма; 2 – склон коренного берега; 3 – плакор; 4 – склон холма; 5 – вершина холма

Рисунок 3.8 – Топографический профиль речной долины

Оценили особенности состояния растительных сообществ в зависимости от рельефа на объединенных данных с двух полигонов. 107 геоботанических описаний распределились по элементам рельефа следующим образом: в пойме было выполнено 14 описаний; на склонах коренного берега – 9; на плакоре – 66; на склонах холмов – 12; на вершинах холмов – 6 описаний. Удалось установить зависимость от элементов рельефа следующих характеристик: ОПП (Рисунок 3.9.а), ПП травяно-кустарничкового яруса (Рисунок 3.9.б) и ПП мхов (Рисунок 3.9.в); запасов биомассы (Рисунок 3.10.а). Значения кормовых запасов по результатам данного исследования не связаны с элементами рельефа (Рисунок 3.10.б).

Среднее общее проективное покрытие в сообществах различается на разных элементах рельефа. Самые высокие средние значения ОПП были на плакоре, самые низкие – на вершинах холмов и в пойме [Горбунова, 2024]. По критерию Тьюки различия между ОПП на вершинах холмов и на плакоре зафиксированы на уровне $P = 0.0351$; различия между ОПП на плакоре и в пойме – на уровне $P = 0.0021$. Различия между максимальными и минимальными значениями ОПП на топографическом профиле достигали 1.4 раз.

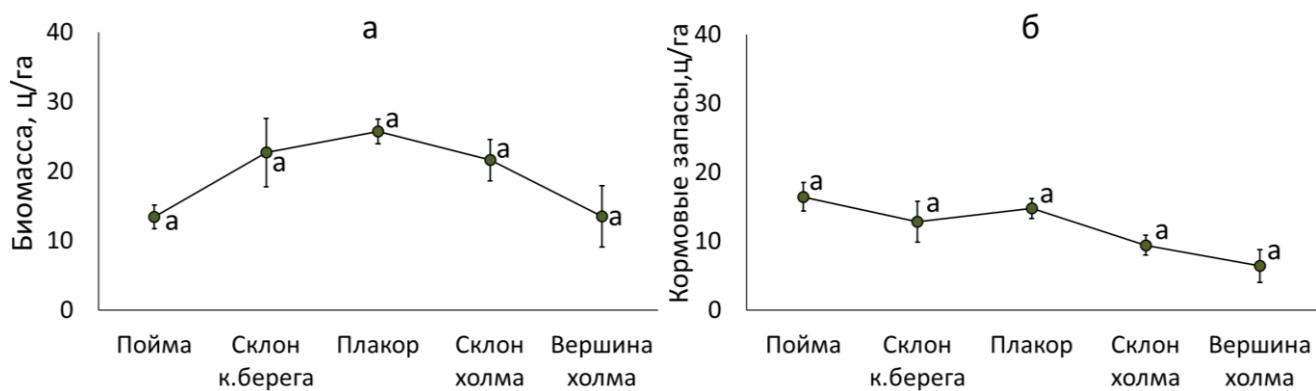
Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса также было разным на разных элементах рельефа. Самые высокие значения ПП были на плакоре, самые низкие – в пойме [Горбунова, 2024]. По критерию Тьюки различия между ПП травяно-кустарничкового яруса на плакоре и в пойме зафиксирована на уровне $P = 0.0066$. Различия между максимальными и минимальными на профиле значениями ПП травяно-кустарничкового яруса были до 1.5 раз.



Вертикальные линии – SE (стандартная ошибка среднего). Одноковыми буквами обозначены гомогенные по критерию Тьюки значения

Рисунок 3.9 – Зависимость от элементов рельефа ($n = 107$): а) ОПП на пробной площади: $F(4, 102) = 5.37; P = 0.0006$; б) ПП травяно-кустарничкового яруса на пробной площади: $F(4, 102) = 3.48; P = 0.0104$; в) ПП мхов на пробной площади: $F(4, 102) = 5.19; P = 0.0008$

Среднее проективное покрытие мхов различалось на разных элементах рельефа. Самые высокие значения ПП мхов были на плакоре, самые низкие – в пойме [Горбунова, 2024]. По критерию Тьюки различия между ПП мхов на плакоре и в пойме зафиксирована на уровне $P = 0.0010$. Различия между максимальными и минимальными на профиле значениями ПП мхов были в 3.5 раза.



Вертикальные линии – SE (стандартная ошибка среднего)

Рисунок 3.10 – Значения запасов на пробной площади в зависимости от элемента рельефа ($n = 88$): а) биомассы: $F(4, 83) = 2.77; P = 0.0326$; б) кормовых запасов: $F(4, 83) = 1.47; P = 0.2173$

Самые высокие значения запасов биомассы были на плакоре, самые низкие – в пойме и на вершинах холмов. Однако с помощью выбранного способа анализа не удалось установить различия (по критерию Тьюки эти различия статистически не значимы). Зависимость от элементов рельефа кормовых запасов ($F = 1.47$; $P = 0.2173$), а также запасов фитомассы ($F = 2.14$; $P = 0.0833$) и мортмассы ($F = 0.67$; $P = 0.6130$) в рамках выбранного анализа выявить не удалось.

Таким образом, значения ОПП, ПП травяно-кустарничкового яруса, ПП мхов и запасов биомассы были больше всего на плакоре. Самые низкие значения ПП травяно-кустарничкового яруса, ПП мхов и запасов биомассы были в пойме. Также низкие значения ОПП, ПП травяно-кустарничкового яруса, ПП мхов и запасов биомассы были на вершинах холмов.

3.4 Сопряженность состояния растительных сообществ со степенью их нарушенности

Все сообщества по степени деградации разделили на две категории: деградированные и малонарушенные.

Изначально при выборе пробных площадей на полигоне Еркута использовали карту перпендикулярного вегетационного индекса PVI (Рисунок 2.5, раздел 2.3), предполагая, что пиксели разного цвета на карте PVI обозначают не только различные типы растительных сообществ, но и, возможно, разную степень деградации. Таким образом, изначально гипотеза состояла в том, что контуры голубого и синего цветов – предположительно деградированные участки, а контуры, обозначенные другими цветами (желтым, красным, оранжевым, зеленым) – малонарушенные участки.

Дополнительно степень деградации сообществ определяли визуально в полевых исследованиях – выявляли признаки деградированных пастбищ (каждый из которых не считается исчерпывающим; необходимо учитывать совокупность признаков). Основные признаки (для того, чтобы отнести сообщество к деградированным, учитывали их все):

1. общее проективное покрытие надземных частей составляет 20–100% [Морозова, Магомедова, 2004], преобладают низкие кустарнички [Андреяшкина, 2013], проективное покрытие разнотравья не более 5% [Морозова, Магомедова, 2004];
2. высота граминойдов 5–20 см [Кулюгина, Истомина, 2007];
3. лишайники и мхи формируют от 1–5 до 40% покрытия, при этом сильно раскрошены, их обломки покрывают почву в виде «присыпки», размер частиц лишайников 3–10 мм [Полуостров Ямал..., 2006], они практически не отделимы от мхов; в видовом составе лишайников преобладают плохо поедаемые жесткие, устойчивые к вытаптыванию, виды кустистых лишайников [Сочава, 1932; Вашкевич, 1932; Terrestrial Ecosystems, 2013], распространяются накипные лишайники [Полуостров Ямал..., 2006; Terrestrial Ecosystems, 2013];

4. имеются участки с открытой песчаной поверхностью и полным отсутствием растений [Полуостров Ямал..., 2006];
5. положительные элементы микрорельефа выбиты и покрыты коркой из накипных лишайников [Полуостров Ямал..., 2006].

Факультативные признаки (относятся к сообществам, расположенным на склонах):

6. по склонам сформированы тропы-террасы, не покрытые растительностью [Henry, Gunn, 1991; Полуостров Ямал..., 2006];
7. крутые склоны не покрыты травянистыми растениями [Полуостров Ямал..., 2006].

Ещё в 1930-е гг. основные пути оленых кочеваний были приурочены к водораздельным возвышенностям [Андреев, 1934]. Эти возвышенности наиболее выбиты, а растительные сообщества на путях кочеваний деградированы сильнее всего. На песчаных почвах разрушение лишайниковых тундр заканчивается формированием песчаных обнажений. Такие бескоренные выбитые участки разных размеров встречаются повсеместно, в том числе среди заболоченных тундр и болот, по локальным небольшим водоразделам и холмам [Морозова, Эктора, 2012]. Среди массивов плоскобугристых болот растения выбиваются по торфяным буграм, которые издалека выделяются темным цветом (оголенный торф) среди зеленеющих мочажин.

В данном разделе использованы данные по обоим полигонам, по 107 геоботаническим описаниям (при расчетах, связанных с запасами – по 88 описаниям).

Геоботанические описания в разных типах пастбищ характеризуют состояние деградированных и малонарушенных участков. На полигонах Еркута и Байдарата деградированы 44% исследованных сообществ моховых тундр, 14% сообществ травяных тундр, 83% сообществ лишайниковых тундр, 76% сообществ кустарничковых тундр, 33% сообществ кустарниковых тундр, 73% луговых сообществ и 35% сообществ болот. Встречаемость деградированных (выбитых) участков в 2017 г. составила 93% всех исследованных сообществ, в 2018 г. – 42%, в 2019 г. – 55%. 82% выбитых пастбищ на исследуемых территориях приурочены к положительным формам рельефа.

В 2017 г. на полигоне Еркута исследовали в основном деградированные (Рисунок 3.11) тундры (14 пробных площадей из 15). Общее проективное покрытие растений на деградированных площадях было в среднем $70\pm6\%$ (от 30 до 100%), растения были сильно угнетены. Основную часть покрова составляли отмершие растения. Высота кустарникового яруса была в среднем 11 см (от 3 до 22 см). Высота травяно-кустарничкового яруса в среднем была 12 см (от 3 до 22 см). Проективное покрытие лишайников в среднем было $35\pm9\%$ (от 2 до 40%), при этом лишайники, как правило, были представлены в виде трухи [Горбунова, 2018; Горбунова, 2021б]. На 13 из 14 деградированных пробных площадей находился помет оленей. Помета не было на кустарничково-лишайниково-моховом болоте с ОПП 100% (это

единственная пробная площадь на суглинке; на всех остальных площадях почвы по гранулометрическому составу представлены супесью или песком). На 11 пробных площадях отмечалось наличие различной утвари, одежды, посуды и прочих вещей местного населения [Горбунова, 2021а].



Рисунок 3.11 – Пробная площадь 1 (кустарничково-травяно-мохово-лишайниковая тундра), 2017 г.

На единственной исследованной в 2017 г. малонарушенной площади (Рисунок 3.12) ОПП было 100%. Высота кустарникового яруса была 17 см, высота травяно-кустарникового яруса – 18 см. Высота лишайников доходила до 2 см. Пробная площадь находилась на супеси. Помет оленей на ней присутствовал.



Рисунок 3.12 – Пробная площадь 4 (травяно-моховое болото), 2017 г.

Летом 2018 г. на полигоне Еркута были описаны 10 деградированных (Рисунок 3.13) и 14 малонарушенных (Рисунок 3.14) пробных площадей. Общее проективное покрытие на деградированных пробных площадях 2018 г. в среднем было $75\pm6\%$ (от 40 до 100%). Высота кустарникового яруса была в среднем 25 см (от 10 до 30 см). Высота травяно-кустарникового яруса в среднем была 16 см (от 7 до 25 см). Проективное покрытие лишайников на площадях было $5\pm3\%$ (от 0 до 30%). Высота лишайников в среднем 0.9 см (от 0.1 до 2.5 см). Олений помет присутствовал на 7 из 10 пробных площадей. Почвы по гранулометрическому составу представлены песком (7 площадей) и супесью (3 площади). Соответственно следы

антропогенного влияния отмечены только на трех площадях (на двух площадях – тропы, на одной – бытовой мусор).



Рисунок 3.13 – Пробная площадь Е4.5 (травяно-мохово-кустарничковая тундра), 2018 г.



Рисунок 3.14 – Пробная площадь Е4.3 (мохово-травяно-кустарничковая тундра), 2018 г.

Общее проективное покрытие на малонарушенных пробных площадях 2018 г. в среднем было 100% (от 90 до 100%). Малонарушенные пробные площади 2018 г. отличались от деградированных площадей, описанных в 2017–2018 гг.: на малонарушенных площадях были выше общее проективное покрытие, проективное покрытие трав, высота растений. Высота кустарникового яруса была в среднем 20 см (от 7 до 45 см). Высота травяно-кустарничкового яруса в среднем была 18 см (от 11 до 35 см). Проективное покрытие лишайников было $5\pm1\%$ (от 0 до 15%). Высота лишайников в среднем 1 см (от 0.1 до 2 см). Олений помет присутствовал на 9 из 14 пробных площадей. Почвы по гранулометрическому составу представлены суглинком (7 площадей), супесью (3 площади), песком (3 площади) и глиной (1 площадь).

Летом 2019 г. были исследованы 33 деградированных (Рисунок 3.15) и 35 малонарушенных пробных площадей (Рисунок 3.16) на полигонах Еркута и Байдарата. Общее проективное покрытие на деградированных пробных площадях 2019 г. в среднем было $70\pm4\%$ (от 30 до 100%). Высота кустарникового яруса была в среднем 22 см (от 7 до 50 см). Высота травяно-кустарничкового яруса в среднем была 21 см (от 8 до 30 см). Проективное покрытие лишайников на площадях было $10\pm3\%$ (от 5 до 55%). Высота лишайников в среднем 0.7 см (от

0.1 до 2.2 см). Олений помет присутствовал на 26 из 33 пробных площадей. Почвы представлены супесью (6 площадей), песком (19 площадей), глиной (6 площадей), и на двух площадях не удалось определить гранулометрический состав почвы, поскольку сразу за слоем органики залегала мерзлота. На 21 пробной площади отмечены признаки прямого антропогенного влияния: тропы, наличие утвари, одежды, посуды, обломков техники и прочих вещей местного населения.



Рисунок 3.15 – Пробная площадь Б2 (ерниково-травяно-мохово-кустарничковая тундра), 2019 г.



Рисунок 3.16 – Пробная площадь Т3.1 (ивово-ерниково-травяно-моховая тундра), 2019 г.

Общее проективное покрытие на малонарушенных пробных площадях 2019 г. в среднем было $95\pm2\%$ (от 60 до 100%). Высота кустарникового яруса была в среднем 21 см (от 10 до 40 см). Высота травяно-кустарничкового яруса в среднем была тоже 21 см (от 11 до 40 см). Проективное покрытие лишайников на площадях было $10\pm3\%$ (от 0 до 50%). Высота лишайников в среднем 1.4 см (от 0.1 до 3 см). Олений помет присутствовал на 28 из 35 пробных площадей. Почвы представлены глиной (14 площадей), супесью (6 площадей), песком (4 площадей), суглинком (3 площади), и на 8 площадях не удалось определить гранулометрический состав почвы, поскольку сразу за слоем органики пролегала мерзлота.

Средние запасы надземной фитомассы на деградированных пробных площадях в 2017–2019 гг. составили 22.2 ± 1.6 ц/га, запасы биомассы – 15.6 ± 1.3 ц/га, кормовые запасы – 8.9 ± 0.8 ц/га, запасы мортмассы – 6.6 ± 0.7 ц/га. Средние запасы надземной фитомассы на

малонарушенных пробных площадях в 2017–2019 гг. составили 44.6 ± 3.1 ц/га, запасы биомассы – 31.7 ± 1.9 ц/га, кормовые запасы – 19.3 ± 1.7 ц/га, запасы мортмассы – 12.9 ± 1.6 ц/га.

Различия между малонарушенными и деградированными растительными сообществами в южных тундрах по показателям, по которым оценивали степень деградации в полевых условиях, и по показателям, которые получали в камеральных условиях, охарактеризованы в Таблице 3.2. При проведении статистического анализа использовали однофакторный ANOVA. Число деградированных пробных площадей, по которым проводили сравнение, было 57, малонарушенных – 50; характеристика запасов дана по 88 пробным площадям, с которых были взяты укосы (на деградированных участках $n=47$, на малонарушенных – $n=41$).

Таблица 3.2. – Результаты оценки различий между деградированными и малонарушенными сообществами с помощью однофакторного ANOVA

Характеристики	Деградированные сообщества (n = 57)	Малонарушенные сообщества (n = 50)	Наруженность F	P
Общее проективное покрытие, %	73±3	94±2	38.92	<0.0001
Проективное покрытие лишайников, %	18±3	8±2	6.74	0.0108
Проективное покрытие мхов, %	30±4	57±5	20.83	<0.0001
Высота кустарникового яруса, см	14±2	20±2	7.95	0.0058
Высота травяно-кустарникового яруса, см	15±1	20±1	18.12	0.0001
Высота мхов, см	1.4±0.1	3.0±0.4	14.10	0.0003
Высота лишайников, см	0.7±0.1	1.2±0.1	10.02	0.0020
Запасы фитомассы, ц/га	22.2±1.6	44.6±3.1	44.81	<0.0001
Запасы биомассы, ц/га	15.6±1.3	31.7±1.9	53.92	<0.0001
Кормовые запасы, ц/га	8.9±0.8	19.3±1.7	32.55	<0.0001
Запасы мортмассы, ц/га	6.6±0.7	12.9±1.6	14.37	0.0003

Примечание – после знака ± указана SE (стандартная ошибка среднего).

Все характеристики состояния сообществ на малонарушенных участках заметно отличались от характеристик на деградированных участках. На малонарушенных площадях были выше: общее проективное покрытие и проективное покрытие мхов, средняя высота растений и лишайников. Все запасы на малонарушенных пробных площадях 2017–2019 гг. были примерно в 2 раза выше, чем на деградированных. Проективное покрытие лишайников на малонарушенных площадях было ниже, чем на деградированных. Это объясняется тем, что выбитые участки в прошлом были преимущественно лишайниками тундрами.

Исследование было организовано так, что соотношение обследованных каждый год малонарушенных и деградированных участков в разные годы было разным. Это не позволяет

считать различия характеристик растительных сообществ в зависимости от степени их нарушенности независимыми от года исследований. Другими словами, не исключено, что хронологическая межгодовая изменчивость могла быть причиной изменчивости характеристик растительных сообществ. Поэтому в дополнение к сравнению с помощью однофакторного ANOVA провели серию двухфакторных ANOVA с дополнительным фактором «год», результаты которых представлены в Таблице 3.3.

Таблица 3.3. – Значимость двух факторов изменчивости характеристик состояния растительности в серии двухфакторных ANOVA

Характеристики	Нарушенность	Год	Взаимодействие год×нарушенность df = 2
	df = 1	df = 2	
Двухфакторный ANOVA с оценкой взаимодействия факторов			
Общее проективное покрытие	F = 10.17 P = 0.0019	F = 0.25 P = 0.7792	F = 0.29 P = 0.7474
Проективное покрытие лишайников	F = 4.71 P = 0.0324	F = 1.74 P = 0.1814	F = 1.89 P = 0.1566
Проективное покрытие мхов	F = 10.98 P = 0.0013	F = 3.33 P = 0.0398	F = 1.38 P = 0.2568
Высота лишайников	F = 5.02 P = 0.0273	F = 0.57 P = 0.5689	F = 0.54 P = 0.5869
Двухфакторный ANOVA без оценки взаимодействия факторов			
Запасы фитомассы	F = 26.52 P < 0.0001	F = 30.51 P < 0.0001	–
Запасы биомассы	F = 30.23 P < 0.0001	F = 14.23 P < 0.0001	–
Кормовые запасы	F = 14.84 P = 0.0002	F = 8.53 P = 0.0004	–
Запасы мортмассы	F = 26.52 P < 0.0001	F = 30.51 P < 0.0001	–

Примечания – 1 после знака ± указана SE (стандартная ошибка среднего), 2 у запасов не исследуется взаимодействие факторов, поскольку в 2018 г. уксы были взяты только с малонарушенных пробных площадей

Многие эффекты, которые удалось установить с использованием однофакторного ANOVA, подтвердились и при использовании схемы двухфакторного ANOVA. Общее проективное покрытие и покрытие лишайников значимо различались в зависимости от степени нарушенности сообществ. Во все три года исследований малонарушенные участки имели большее проективное покрытие, чем деградированные; покрытие лишайников в 2017–2019 гг. на деградированных участках было больше, чем на малонарушенных. Высота лишайников также значимо различалась в зависимости от степени нарушенности: в 2017–2019 гг. высота лишайников на малонарушенных участках была больше, чем на деградированных. Проективное покрытие мхов значимо различалось и в зависимости от степени нарушенности, и от года исследований. Ни для одной из характеристик состояния растительного покрова не установлено

взаимодействия между факторами «год» и «нарушенность». Запасы фитомассы, биомассы, мортмассы и кормовые запасы значимо различались и в зависимости от степени нарушенности, и от года исследований.

Среднее число видов сосудистых растений на пробной площади на малонарушенных площадях (21 ± 1) было не выше, чем на деградированных (20 ± 1): $F (1, 105) = 0.26$; $P = 0.6086$. В двухфакторном ANOVA (с факторами «тип пастбища» и «нарушенность») эффекты, связанные с типом пастбищ, сохраняются: $F = 3.73$; $dF = 6$; $P = 0.0023$, т.е. в разных типах пастбищ было разное число видов сосудистых растений, а эффекты, связанные с нарушенностью, также не подтверждаются: $F = 0.40$; $dF = 1$; $P = 0.5265$. Взаимодействие между факторами «тип пастбища» и «нарушенность» отсутствует: $F = 1.43$; $dF = 6$; $P = 0.2130$. Таким образом, среднее число видов сосудистых растений на пробной площади не показало связи с нарушенностью сообществ.

Структура запасов фитомассы, биомассы и кормовых запасов на пробных площадях с разной степенью деградации представлена на Рисунке 3.17. Использованные для построения этого рисунка данные – все доступные оценки по обоим полигонам ($n = 88$).

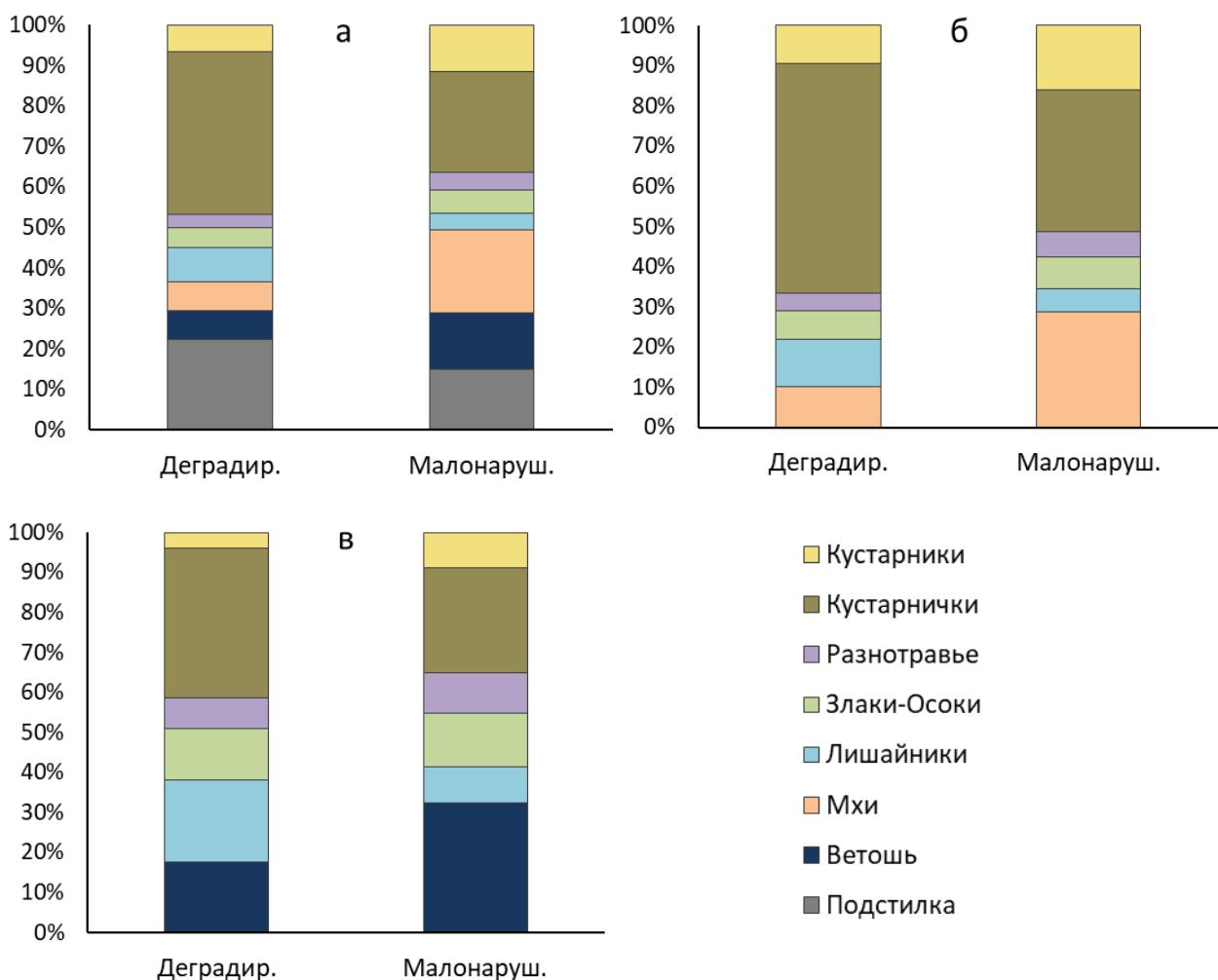


Рисунок 3.17 – Структура запасов в зависимости от степени деградации сообществ: а) фитомасса; б) биомасса; в) кормовые запасы

В структуре фитомассы на деградированных пробных площадях преобладают кустарнички (40%) и подстилка (22%); на малонарушенных площадях в структуре преобладают кустарнички (25%) и мхи (21%).

В структуре биомассы на деградированных пробных площадях значительно преобладают кустарнички (57%); на малонарушенных площадях в структуре преобладают также кустарнички (35%) и мхи (29%).

В структуре кормовых запасов на деградированных пробных площадях преобладают кустарнички (38%), лишайники (21%) и ветошь (18%); на малонарушенных площадях в структуре преобладают ветошь (32%) и кустарнички (26%). Высокая доля лишайников в кормовых запасах деградированных пробных площадей объясняется тем, что выбитые участки в прошлом были преимущественно лишайниками тундрами; в настоящее время это, в основном, кустарничковые тундры.

Таким образом, можно сделать вывод, что степень деградации растительных сообществ можно достаточно надежно определять визуально в полевых условиях, поскольку выполненные расчеты, основанные на камеральных данных, подтверждают направленные трансформации характеристик растительных сообществ, выделенных в поле в разные категории нарушенности. По представленным данным чрезмерный выпас сопровождается снижением общего проективного покрытия тундровых сообществ, снижением высоты всех ярусов и двукратным снижением фитомассы, биомассы и кормовых запасов. Общей реакцией изменения структуры запасов при нарушении под влиянием выпаса является повышение доли кустарничков во всех категориях запасов.

3.5 Межгодовая изменчивость характеристик растительных сообществ

Поскольку на полигоне Байдарата работы проводились только один год (в 2019 г.), межгодовую изменчивость растительных сообществ исследовали на полигоне Еркута. Сравнили запасы надземной фитомассы, биомассы и кормов на одних и тех же пробных площадях, оцененные в разные годы. Во-первых, сопоставили характеристики на 15 пробных площадях, описанных в 2017 г. и повторно описанных в 2019 г. Во-вторых, сопоставили характеристики на 5 пробных площадях, описанных в 2018 г. и повторно описанных в 2019 г.

На пробных площадях, впервые описанных в 2017 г., 93% которых – деградированные сообщества, по результатам повторного исследования в 2019 г. средние показатели запасов были выше: запасы надземной фитомассы – в 1.6 раз (с 16.5 ± 3.0 ц/га до 27.7 ± 2.6 ц/га), значимость различий оценивается с помощью критерия Стьюдента для повторных измерений $t = 3.27$, $dF = 14$, $P = 0.0056$; запасы биомассы – в 1.8 раз (с 11.0 ± 2.1 ц/га до 19.8 ± 2.1 ц/га), $t = 3.75$, $dF = 14$, $P = 0.0022$; кормовые запасы – в 1.9 раз (с 4.4 ± 1.0 ц/га до 8.4 ± 0.7 ц/га), $t = 3.50$, $dF = 14$, $P = 0.0035$. Межгодовая динамика запасов, вероятнее всего, связана с погодными

условиями разных лет. Укосы в 2019 г. брали в те же даты, что и в 2017 г. Однако, в 2017 г. была поздняя весна и жаркое лето (температура воздуха достигала +35 °C), и в период полевых работ осадков не было. В 2019 г. температура воздуха летом была в среднем +10...+15 °C, и осадки были регулярными. Также определенные изменения запасов могут быть связаны с переносом мест стоянок коренного населения.

Запасы надземной фитомассы и биомассы в 2019 г. увеличились на 13 пробных площадях, впервые описанных в 2017 г. (рисунки Б.1 – Б.8 Приложения) Сильнее всего изменились запасы фитомассы на пробных площадях 10, 11, 12, 13, 15 – в четыре раза; на пробной площади 9 – в три раза. Запасы биомассы наиболее сильно изменились на пробной площади 9 – в 9 раз; на пробной площади 15 – в 7 раз; на пробной площади 11 – в 6 раз; на пробных площадях 10 и 11 – в пять раз; на пробной площади 12 – в четыре раза. Кормовые запасы в 2019 г. сильнее всего изменились на пробных площадях 10 и 13 – в 8 раз; на пробных площадях 11 и 12 – в четыре раза; на пробной площади 9 – в три раза. Снизились запасы от 2017 к 2019 гг. только на двух пробных площадях.

Структура запасов фитомассы, биомассы и кормовых запасов на пробных площадях, впервые обследованных в 2017 г. и повторно обследованных в 2019 г., показаны на Рисунке 3.18.

В структуре фитомассы на пробных площадях, впервые описанных в 2017 г., в 2019 г. увеличилась доля ветоши (с 2 до 8%), снизилась доля лишайников (с 12 до 7%) и подстилки (с 32 до 22%). Структура биомассы на пробных площадях, впервые описанных в 2017 г., в 2019 г. практически не изменилась: незначительно варьировали доли разнотравья, лишайников и кустарничков. В структуре кормовых запасов на пробных площадях, впервые описанных в 2017 г., в 2019 г. значительно увеличилась доля ветоши (с 7 до 25%) и снизилась доля лишайников (с 44 до 22%); незначительно изменились доли кустарников и разнотравья.

На пробных площадях, впервые описанных в 2018 г., 100% которых – малонарушенные сообщества, по результатам повторного исследования в 2019 г. все показатели запасов были ниже: запасы надземной фитомассы – в 1.9 раз (с 81.8 ± 8.9 ц/га до $43.6 \pm$ ц/га), значимость различий оценивается с помощью критерия Стьюдента для повторных измерений $t = 3.55$, $dF = 4$, $P = 0.0237$; запасы биомассы – в 1.4 раза (с 48.6 ± 4.4 ц/га до 34.8 ± 3.9 ц/га), кормовые запасы – в 1.3 раза (с 28.7 ± 4.9 ц/га до 22.8 ± 5.1 ц/га); статистически различия запасов биомассы и кормовых запасов в разные годы не подтвердились.

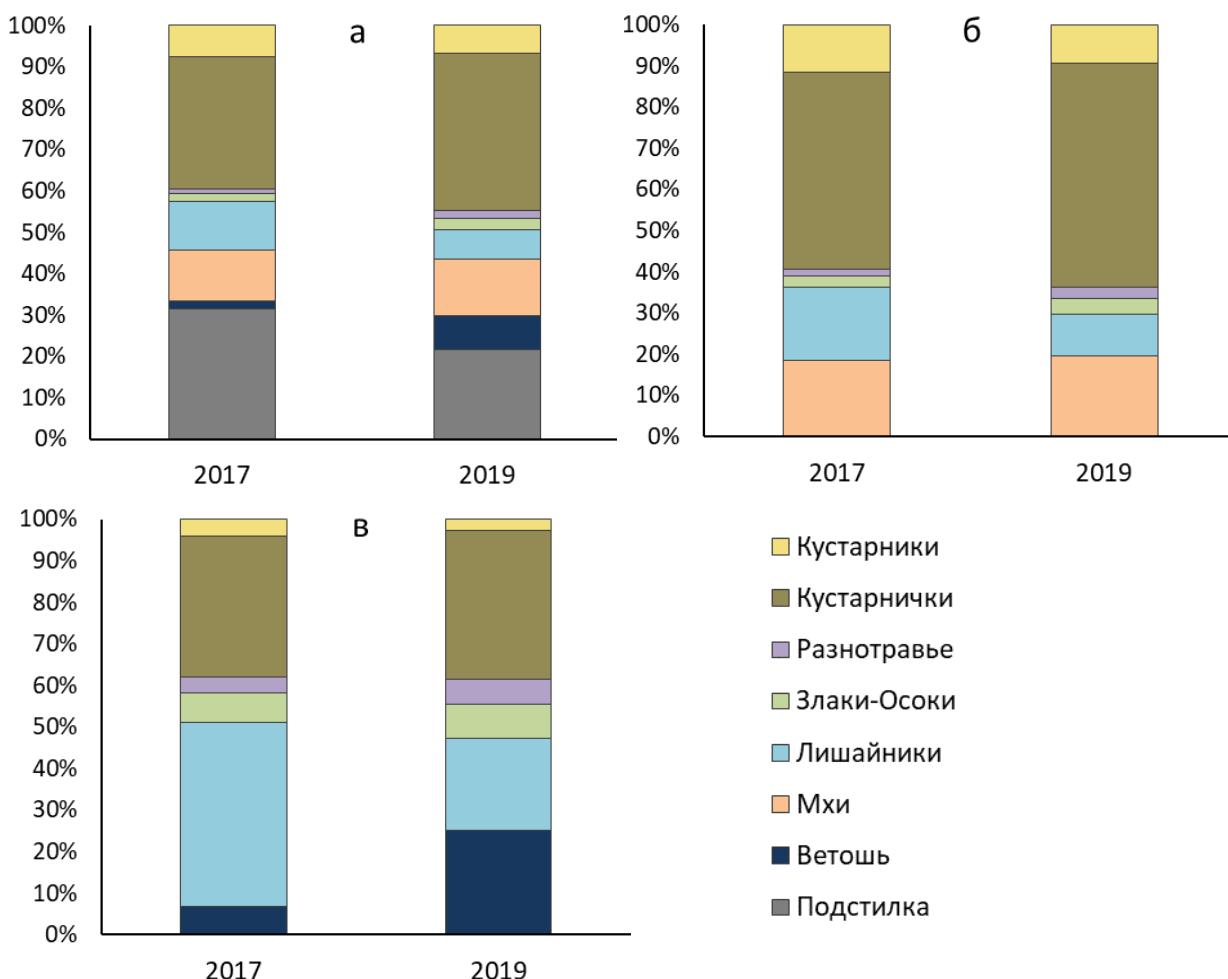


Рисунок 3.18 – Изменение структуры запасов в сообществах, впервые исследованных в 2017 г. и повторно – в 2019 г.: а) фитомасса; б) биомасса; в) кормовые запасы

Такое снижение показателей продуктивности объясняется особенностями вегетационного сезона. В 2018 г. полевые работы совпали с пиком значений NDVI за сезон вегетации, а в 2019 г. – не совпали, пик развития растительности был позже. Таким образом, в 2019 г. удалось собрать не максимально возможный запас фитомассы [Горбунова, 2021б]. NDVI_{MAX} в 2017–2019 гг. варьировал на разных пробных площадях с 27^й по 33^ю неделю года, т.е. примерно с 1 июля по 16 августа.

Запасы надземной фитомассы в 2019 г. снизились на всех пробных площадях, впервые описанных в 2018 г. (рисунки Б.9 – Б.11 Приложения); сильнее всего – на пробных площадях Е1.3 и Е1.5 – в три раза. Запасы биомассы снизились на всех пробных площадях, кроме площади Е1.1, на ней – запасы биомассы не изменились; сильнее всего – на пробных площадях Е1.3 и Е1.5 – в два раза. Кормовые запасы в 2019 г. увеличились на пробной площади Е1.1 (в 1.7 раз), а на остальных пробных площадях – снизились; сильнее всего – на пробных площадях Е1.3 и Е1.5 – в два раза.

Структура запасов фитомассы, биомассы и кормовых запасов на пробных площадях, впервые обследованных в 2018 г. и повторно обследованных в 2019 г., показана на Рисунке 3.19.

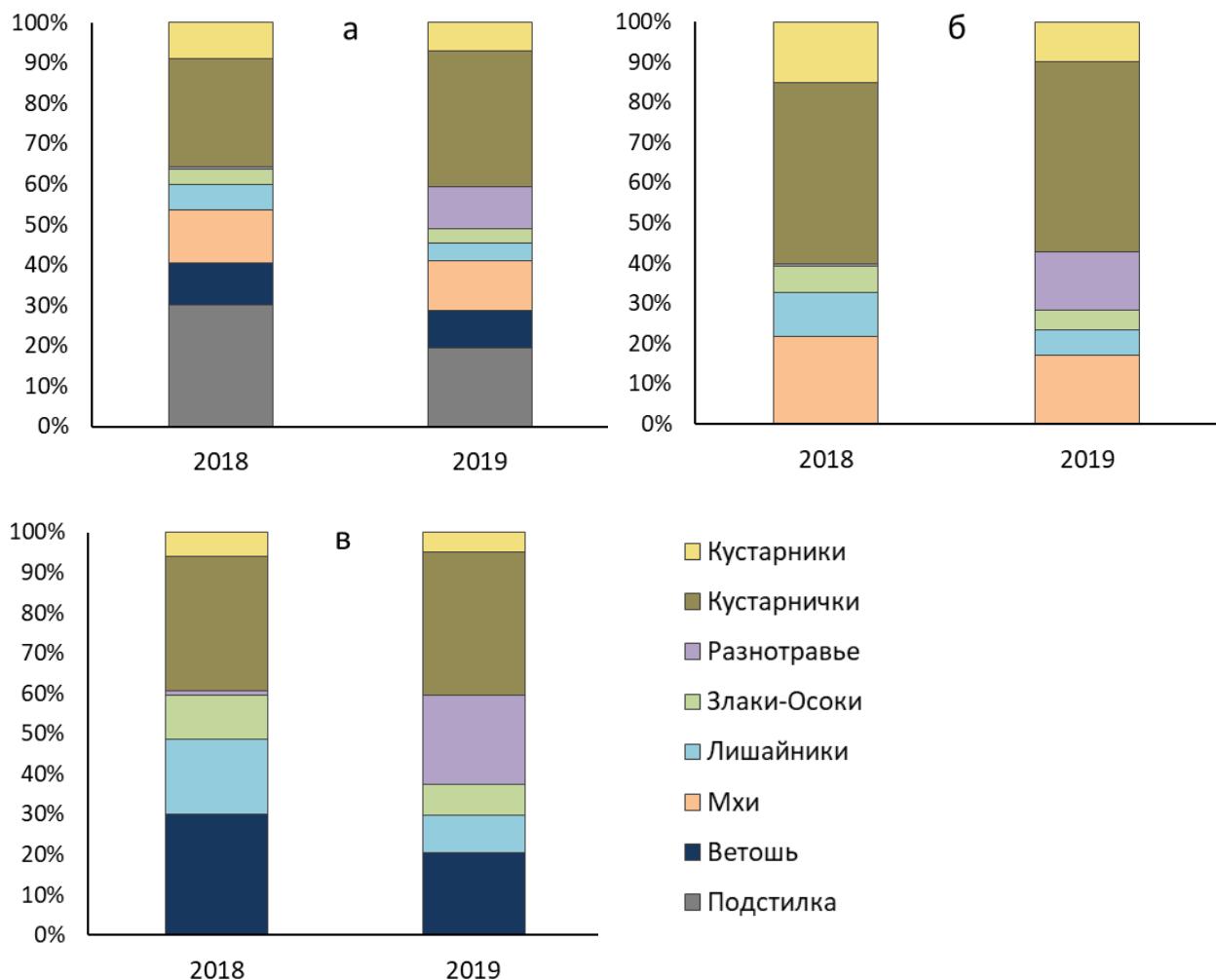


Рисунок 3.19 – Изменение структуры запасов в сообществах, впервые обследованных в 2018 г. и повторно – в 2019 г.: а) фитомасса; б) биомасса; в) кормовые запасы

В структуре фитомассы на пробных площадях, впервые описанных в 2018 г., в 2019 г. значительно увеличилась доля разнотравья (с 0.4 до 10%), снизилась доля лишайников (с 6 до 4%) и подстилки (с 30 до 19%), и увеличилась доля кустарничков (с 27 до 34%). В структуре биомассы на пробных площадях, впервые описанных в 2018 г., в 2019 г. также значительно увеличилась доля разнотравья (с 0.6 до 15%), и снизились доли лишайников (с 11 до 6%) и кустарничков (с 15 до 10%). В структуре кормовых запасов на пробных площадях, впервые описанных в 2018 г., в 2019 г. значительно увеличилась доля разнотравья (с 1 до 22%), и снизились доли лишайников (с 19 до 9%), злаков и осок (с 11 до 8%), и ветоши (с 30 до 20%).

Таким образом, учет межгодовой изменчивости может в определенной степени модифицировать заключения о том, насколько велики различия, обусловленные пастбищной нарушенностью, но, несмотря на межгодовую изменчивость, различия между деградированными и малонарушенными пробными площадями во все периоды сохраняются (Рисунок 3.20). Для подтверждения этого тезиса сопоставили значения фитомассы, биомассы и кормовых запасов разной по годам и по степени нарушенности.

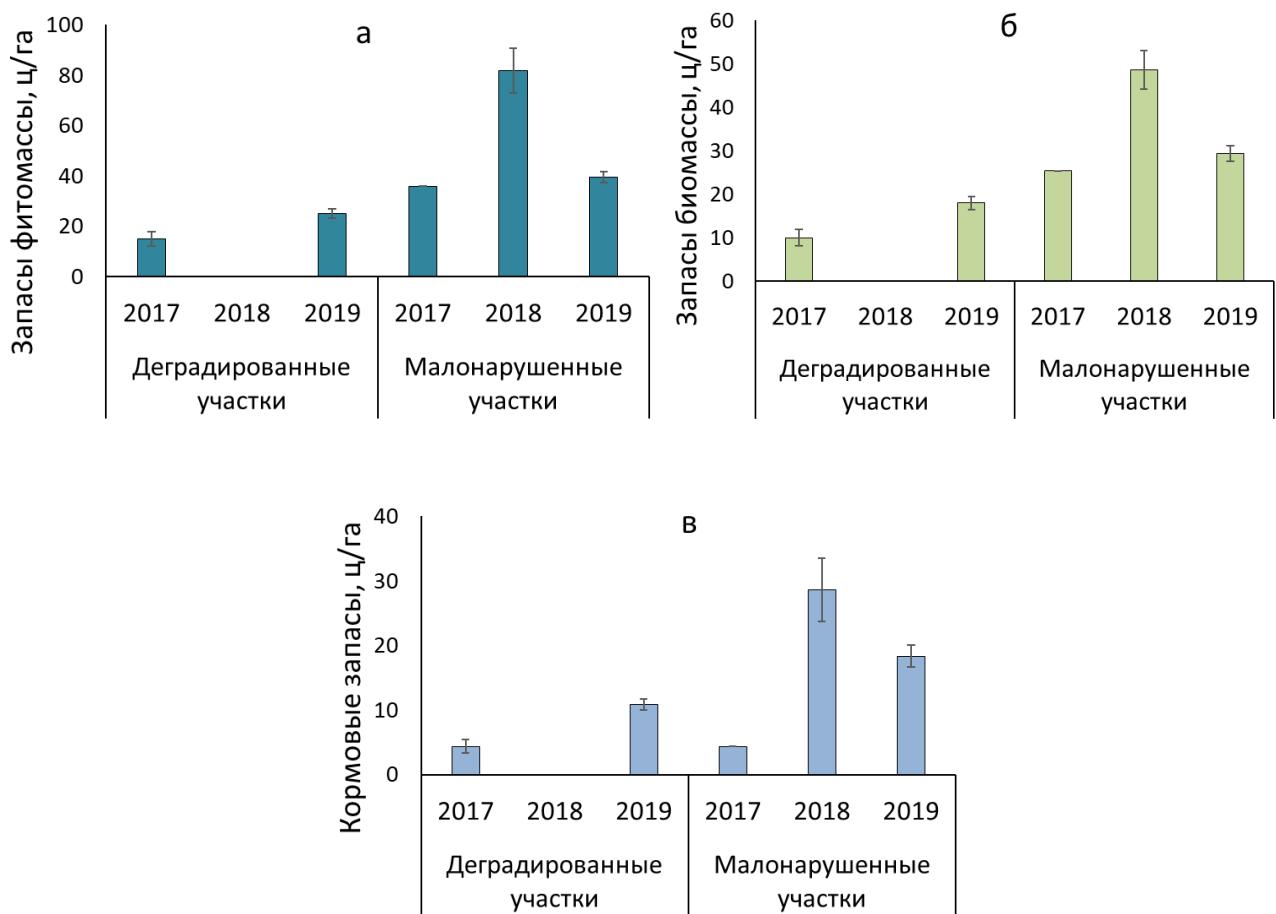


Рисунок 3.20 – Изменение запасов фитомассы (а), биомассы (б) и кормовых запасов (в) на пробных площадях в 2017–2019 гг.

Основные характеристики состояния растительных сообществ оленевых пастбищ в подзоне южных субарктических тундр Ямала очень изменчивы и определяются комплексом таких взаимосвязанных факторов как тип пастбища (тип растительного сообщества), рельеф, степень нарушенности выпасом. Помимо этого, состояние сообществ пастбищ сильно изменчиво в разные годы. Наибольшие показатели запасов (фитомассы, биомассы и кормов) свойственны травяным тундрам и в меньшей степени – моховым тундрам. Наименьшие запасы наблюдаются на лугах и в кустарничковых тундрах. Связь с рельефом в большей степени проявляется для характеристик проективного покрытия, в то время как для величины запасов значимой сопряженности с элементами рельефа не установлено. Связь характеристик состояния сообществ со степенью нарушенности сообществ выпасом однозначна: в нарушенных, сильно стравленных сообществах, по сравнению с малонарушеными снижается общее проективное покрытие (в 1.3 раза), покрытие мхов (в 1.9 раз), высота всех ярусов и сильно, примерно в 2 раза, снижаются все запасы (фитомассы, биомассы, кормовые). Несмотря на то, что характеристики состояния сообществ сильно изменчивы в разные годы, различия между

деградированными и малонарушенными участками сохраняются и с учетом межгодовой изменчивости.

Глава 4. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ХАРАКТЕРИСТИК РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И ЧИСЛЕННОСТИ ОЛЕНЕЙ

Материалы главы характеризуют динамику ключевых компонентов тундровых экосистем – растительного (запасы растительных и лишайниковых кормов) и животного (домашние северные олени) на протяжении значительного времени, в течение многих десятилетий. Этот блок направлен на решение одной из задач диссертационного исследования, которая направлена на оценку изменения запасов разных фракций кормов на оленевых пастбищах в подзоне южных субарктических тундр полуострова Ямал с 1930-х гг. по 2017–2019 гг.

4.1 Изменение кормовых запасов в растительных сообществах с 1930-х гг. по 2017–2019 гг.

При анализе динамики запасов кормов на оленевых пастбищах южных субарктических тундр Ямала с 1930-х гг. по 2017–2019 гг. проверяли две гипотезы. Во-первых, предполагали, что общий запас кормов за период с 1930-х гг. на Ямале снизился. Во-вторых, предполагали, что в наибольшей степени снижение запасов затронуло лишайниковый компонент, а запасы растительных кормов или снизились в меньшей степени, или не снизились, или, возможно, даже возросли. Эти гипотезы сформулированы на основе сведений, проанализированных в главе 1.

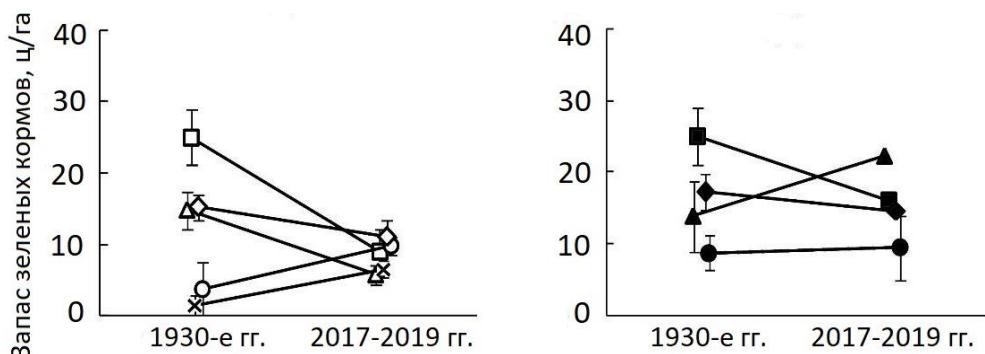
Оценки оленевых кормов в 1930-х гг. приведены на основании личных исследований В.Н. Андреева 1932 г. и исследований других авторов [Андреев, 1934]. Андреев В.Н. не просто оценил кормовые запасы в ЯНАО, а «определил продуктивность пастбищ с привязкой к точно установленным типам угодий», а также «путем выборочной геоботанической съемки установил площади типов угодий» [Андреев, 1934, с. 101]. В настоящей работе тоже исследованы запасы кормов с привязкой к разным типам тундровых растительных сообществ, но площади этих сообществ на исследуемой территории не определялись.

Для определения запасов кормов В.Н. Андреев использовал укосы с площадок размером 1 м² в воздушно-сухом состоянии [Андреев, 1934; Андреев, 1977]. Он раздельно привел данные для лишайниковых и зеленых кормов; в зеленых кормах анализировал листья кустарников, осоки, злаки, разнотравье и кустарнички. Использовали сведения из этой работы [Андреев, 1934] следующим образом: использовали оценки только для Южно-Ямальского (Юребейского) и Приуральского районов; свели все фракции запасов кормов к двум – лишайниковые и зеленые корма; учитывали все сведения как независимые наблюдения (25 оценок для полигона Еркута и 20 – для полигона Байдарата). Ветошь в рамках данного сравнения в кормовом запасе не

учитывали, поскольку в исследовании В.Н. Андреева [Андреев, 1934] были оценены только «зеленые» растительные корма, к которым ветошь не относится [Андреев, 1934; Тюрин, 2014; Байкалова, Сибирякова, 2018; Шимит, Кунга, 2018]. Неучет ветоши – важное обстоятельство. Из данных главы 3 следует, что в некоторых типах пастбищ доля ветоши в кормовых запасах достигает в настоящее время 32–41%; т.е. очень существенна. Поскольку при сравнении с данными В.Н. Андреева ветошь в составе кормов не учитывали, абсолютные значения запасов, анализируемых в настоящей главе, получались иными, иногда – заметно иными.

Поскольку данные по запасам для кустарничковых тундр в 1930-е гг. [Андреев, 1934] не приведены, а для травяных тундр немногочисленны, объединили лишайниковые тунды с кустарничковыми, а моховые с травяными, и исследовали в итоге пять типов пастбищ: 1) лишайниково-кустарничковые тунды; 2) травяно-моховые тунды; 3) кустарниковые тунды; 4) луга; 5) болота [Горбунова и др., 2023].

Запасы зеленых кормов, средние по типам пастбищ, на полигоне Еркута в 1930-е гг. варьировали в диапазоне 1.4–25.0 ц/га, в 2017–2019 гг. – 5.7–11.1 ц/га (Рисунок 4.1); на полигоне Байдарата в 1930-е гг. – 8.8–25.0 ц/га, в 2017–2019 гг. – 9.5–22.3 ц/га. В целом меньше всего зеленых кормов было в лишайниково-кустарничковых тундрах и травяно-моховых тундрах, больше всего – в кустарниковых тундрах и на болотах.

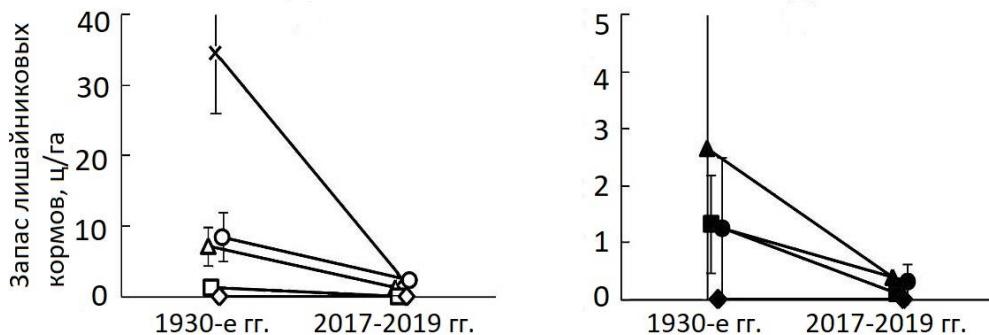


Условные обозначения: Еркута – ○; Байдарата – ●; косой крест – лишайниково-кустарничковые тунды; квадрат – кустарниковые тунды; круг – травяно-моховые тунды; треугольник – болота; ромб – луга.

Представлены средние значения и стандартная ошибка среднего (SE)

Рисунок 4.1 – Запасы зеленых кормов в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах Еркута и Байдарата

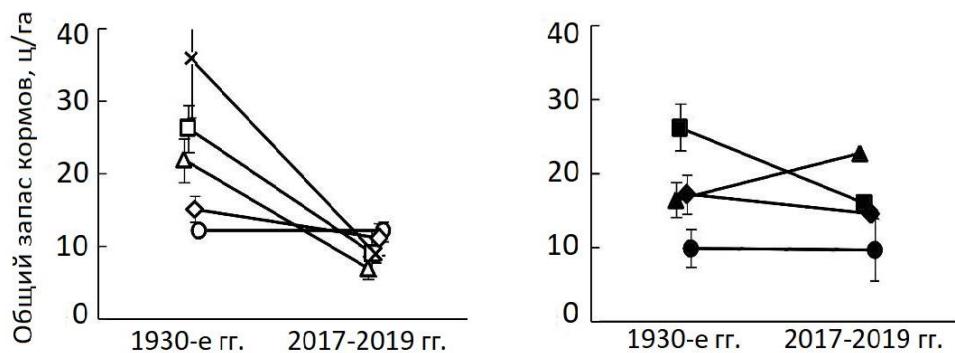
Средние запасы лишайниковых кормов (Рисунок 4.2) на обоих полигонах сильно различались между типами пастбищ в 1930-е гг. и меньше – в 2017–2019 гг. На полигоне Еркута в 1930-е гг. средние запасы по типам пастбищ варьировали в диапазоне 0–34.6 ц/га; в 2017–2019 гг. запасы лишайниковых кормов здесь были ниже и изменялись от 0 до 2.5 ц/га. На полигоне Байдарата лишайников было меньше, чем на Еркуте: в 1930-е гг. – 0–2.7 ц/га, в 2017–2019 гг. – 0–0.4 ц/га, причем лишайники не образовывали кормового запаса на лугах, а больше всего их было в лишайниково-кустарничковых тундрах.



Условные обозначения: Еркута – ○; Байдарата – ●;
косой крест – лишайниково-кустарничковые тундры; квадрат – кустарниковые тундры;
круг – травяно-моховые тундры; треугольник – болота; ромб – луга.
Представлены средние значения и стандартная ошибка среднего (SE)

Рисунок 4.2 – Запасы лишайниковых кормов в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах Еркута и Байдарата

Общий запас кормов – это сумма зеленых и лишайниковых кормов (Рисунок 4.3). В 1930-е гг. на полигоне Еркута общий запас кормов изменялся в диапазоне 12.3–36 ц/га, в 2017–2019 гг. на этом же полигоне он был ниже – 7.0–12.1 ц/га. Наибольший запас кормов в 1930-е гг. на Еркуте был в лишайниково-кустарничковых и кустарниковых тундрах; в 2017–2019 гг. – в травяно-моховых тундрах и на лугах. На полигоне Байдарата изменчивость средних запасов во времени не выражена: в 1930-е гг. – 10.0–26.3 ц/га, в 2017–2019 гг. – 9.8–22.7 ц/га, причем наибольший запас был в кустарниковых тундрах и на болотах, а наименьший – в травяно-моховых тундрах.

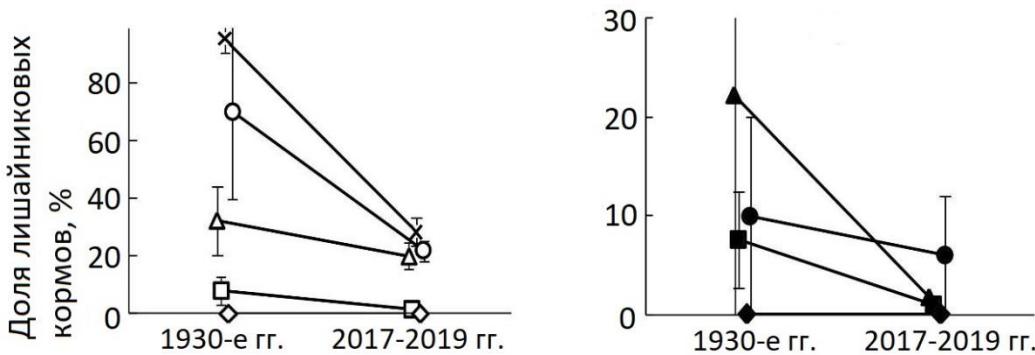


Условные обозначения: Еркута – ○; Байдарата – ●;
косой крест – лишайниково-кустарничковые тундры; квадрат – кустарниковые тундры;
круг – травяно-моховые тундры; треугольник – болота; ромб – луга.
Представлены средние значения и стандартная ошибка среднего (SE)

Рисунок 4.3 – Общий запас кормов в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах Еркута и Байдарата

Доля лишайниковых кормов сильно различалась между полигонами, во времени и между типами пастбищ (Рисунок 4.4). На полигоне Еркута в 1930-е гг. средние значения по типам пастбищ варьировали в диапазоне 0–95%, в 2017–2019 гг. – 0–28%. На полигоне Байдарата доля

лишайников в общем кормовом запасе была примерно в 2–4 раза ниже: в 1930-е гг. – 0–22%, в 2017–2019 гг. – 0–6%. Сильнее всего в период с 1930-х гг. по 2017–2019 гг. участие лишайников снизилось на тех пастбищах, где в 1930-е гг. их было больше всего.



Условные обозначения: Еркута – ○; Байдарата – ●;
косой крест – лишайниково-кустарничковые тундры; квадрат – кустарниковые тундры;
круг – травяно-моховые тундры; треугольник – болота; ромб – луга.
Представлены средние значения и стандартная ошибка среднего (SE)

Рисунок 4.4 – Доля лишайниковых кормов в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах и Байдарата

Для полигона Байдарата отсутствуют оценки запасов кормов в лишайниковых и кустарничковых тундрах за 1930-е гг. Поэтому при проведении статистической оценки изменчивости запасов кормов в разные годы на разных полигонах использовали трехфакторный дисперсионный анализ с оценкой только главных эффектов "период исследований", "полигон", " тип пастбища" и двухфакторных взаимодействий между ними [Горбунова и др., 2023] (Таблица 4.1).

Таблица 4.1. – Значимость разных факторов изменчивости фракций кормовых запасов и их соотношения

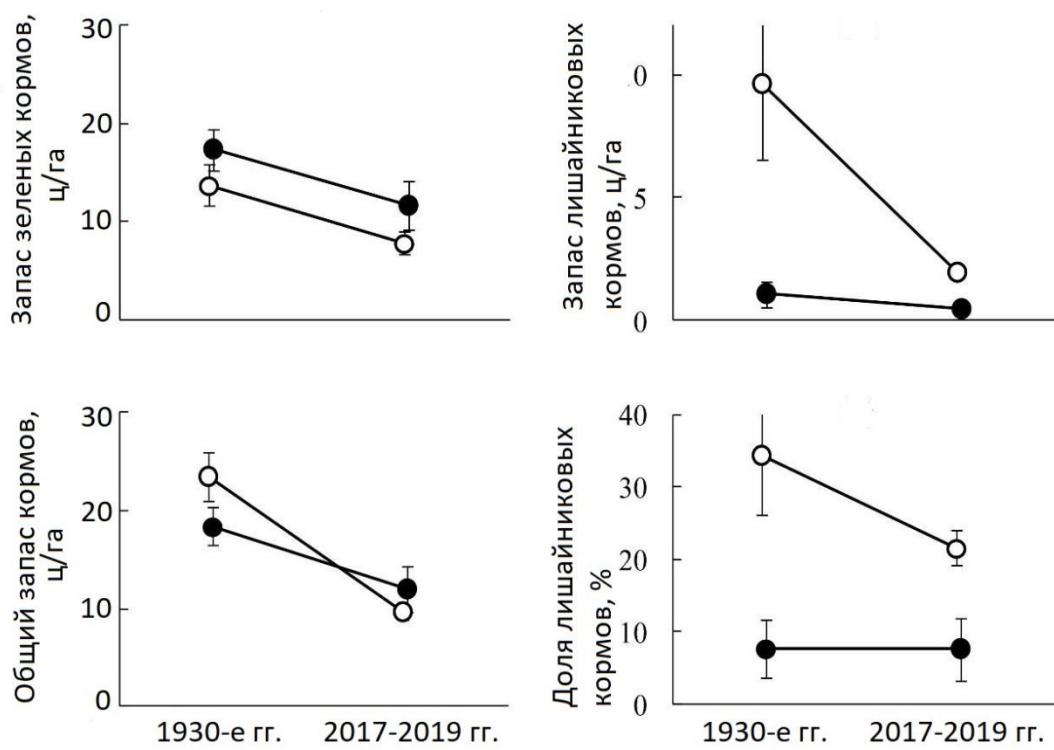
Источники изменчивости	dF	Запасы кормов						Доля лишайниковых кормов	
		зеленых		лишайниковых		общий запас			
		F	P	F	P	F	P	F	P
Период исследований [1]	1	0.37	0.5456	17.69	0.0001	12.2	0.0007	10.98	0.0012
Полигон [2]	1	2.70	0.1029	7.89	0.0058	0.34	0.5629	7.42	0.0074
Тип пастбища [3]	4	8.10	<0.0001	9.64	<0.0001	1.10	0.3579	11.85	<0.0001
[1] × [2]	1	0.42	0.5162	1.02	0.3140	3.16	0.0783	1.19	0.278
[1] × [3]	4	7.84	<0.0001	7.07	<0.0001	2.49	0.0468	7.05	<0.0001
[2] × [3]	4	0.22	0.9284	2.34	0.0594	0.85	0.4947	2.77	0.0303

Примечание – dF – число степеней свободы; F – критерий Фишера; P – уровень значимости

Запас зеленых кормов существенно варьировал только между разными типами оленевых пастбищ. Главные эффекты, характеризующие различия между периодами исследований и

полигонами, были незначимыми. Запас лишайниковых кормов и их доля в общем запасе были более изменчивыми и на высоких уровнях значимости различались между периодами исследований, полигонами и типами пастбищ. Общий запас кормов неожиданно оказался зависимым только от периода исследований. Ни для одного показателя не установлено значимого взаимодействия между факторами "период исследований" и "полигон", следовательно, можно считать, что изменения запасов от 1930-х гг. к 2017–2019 гг. на обоих полигонах происходили в одном и том же направлении.

Для обобщенного представления об изменениях запасов кормов их анализировали без учета типов пастбищ (Рисунок 4.5).



Условные обозначения: Еркута – ○; Байдарата – ●.
Представлены средние значения и стандартная ошибка среднего (SE)

Рисунок 4.5 – Запасы и соотношение кормов разных фракций в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах Еркута и Байдарата

Хотя на основе статистических оценок запас зеленых кормов за 85–87 лет не изменился, видна тенденция его снижения в сообществах обоих полигонов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз на полигоне Еркута и в 2 раза – на полигоне Байдарата. Общий запас кормов за период 85–87 лет также значимо снизился: в 2.3 раза – на Еркуте и в 1.5 раза – на Байдарата. Снижение на Еркуте преимущественно обусловлено уменьшением запасов лишайников, а на Байдарата – примерно равным изменением запасов и зеленых, и лишайниковых кормов. Об этом свидетельствует то, что на Еркуте доля лишайников в общем кормовом запасе со временем убывала опережающими темпами по сравнению с

зелеными кормами, а на Байдарате соотношение между запасами зеленых и лишайниковых кормов было стабильным.

Таким образом, на южном Ямале за 85–87 лет, прошедших после 1932 г., запасы зеленых оленевых кормов не изменились, а запасы лишайниковых кормов значимо уменьшились. Из-за снижения запасов лишайников уменьшились общие запасы кормов и изменилось соотношение между фракциями в сторону усиления преобладания зеленых кормов. Эти изменения наблюдаются на обоих исследованных полигонах. Т.е., по сути, установлен один основной феномен, который описывается термином делихенизация сообществ.

Сравнение полученных оценок с оценками 1930-х гг. обосновано. Такая уверенность обусловлена методической ясностью оценок, опубликованных В.Н. Андреевым [Андреев, 1934]. Во-первых, в этой работе приведены данные, полученные понятным и воспроизводимым способом, что позволило повторить измерения с использованием, хотя и не полностью идентичной, но близкой методики. Во-вторых, В.Н. Андреевым [Андреев, 1934] использована понятная классификация растительных сообществ, что позволило учесть изменчивость, обусловленную неоднородностью растительного покрова. В-третьих, В.Н. Андреев [Андреев, 1934] указал для своих данных географические привязки, и это позволило учесть географическую изменчивость. В-четвертых, В.Н. Андреев [Андреев, 1934] привел исходные эмпирические измерения, что позволило использовать для сравнения стандартные методы статистического анализа.

Часть существовавших в 1930-е гг. запасов в сводке [Андреев, 1934], по-видимому, не учтены. Это связано с тем, что "для угодий летнего сезона ... дается продуктивность только зелёной массы ... В угодьях зимнего, весеннего и осеннего сезонов ... приводятся показатели продуктивности лишь для лишайников" [Андреев, 1934, с. 124]. Лишайниковые корма – основная кормовая фракция в снежный период, зеленые корма – соответственно в бесснежный [Системный анализ биогеоценозов..., 2011; Баскин, 2009]. Следовательно, оценки за 1930-е гг. в какой-то степени недоучитывают существовавшие в то время в тундрах Ямала кормовые запасы. Но в данной работе в каждом сообществе с равной точностью учитывали запасы и зеленых кормов, и лишайников. Поэтому, если и существует ошибка при сопоставлении запасов кормов в прошлом и настоящем, то только в сторону занижения вероятных временных различий.

Изменения величин запасов кормов могут быть интерпретированы экологически, но с определенными ограничениями. Зеленые корма – характеристика, близкая к годовой надземной продукции растений. Чистая годовая продукция надземной части сообществ включает, кроме кормовых запасов, еще неучтенные части всех растений, расположенные близко к поверхности земли, и непоедаемые компоненты (мхи, плауны, *Veratrum lobelianum* Bernh., древесина

кустарников, кустарнички *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Empetrum nigrum* L., *Arctous alpina* (L.) Nied., *Diapensia lapponica* L., *Andromeda polifolia* L.). Таким образом, запас зеленых кормов – это коррелятивная характеристика биомассы растений и фитомассы. В разных типах тундровых пастбищ зеленые корма составляют 38–76%, а по оценкам [Базилевич, 1993] – 18–88% надземной биомассы. Несмотря на столь существенный разброс, изменение величины зеленых кормов можно интерпретировать как свидетельство такого же по направлению и близкого по масштабу изменения биомассы растений, их продукции и фитомассы сообществ. Лишайниковые корма формируются в течении длительного периода; это характеристика общей массы, но не годовой продукции кустистых лишайников.

Приведенные результаты указывают на делихенизацию как на ведущий процесс трансформации растительных сообществ южных субарктических тундр Ямала. Этот результат подтверждает ранее описанные для Ямала феномены, связанные с пастбищной трансформацией [Bogdanov, Golovatin, 2017; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; Изменение растительности..., 2008; Морозова, Эктора, 2010; Социально-экологические условия..., 2012; Логинов и др., 2017; Системный анализ биогеоценозов..., 2011], но установленные на более коротких временных интервалах. Уменьшение обилия лишайников в связи с антропогенными нарушениями, в частности в связи с перевыпасом, хорошо известно [Андреев, 1934; Legacies of Historical..., 2017]. Уже в 1930-х гг. поголовье оленей в районах исследования считалось близким к максимально возможному [Андреев, 1934]. Дальнейшее возрастание численности оленей на Ямале [Can reindeer..., 2020; Веселкин и др., 2021] сопровождается уменьшением доли лишайников в общем кормовом запасе.

Изменения запасов зеленых кормов оленевых пастбищ за 85–87 лет не обнаружены. Данные, которые представлены выше, не позволяют подтвердить ни их увеличение (что можно было бы ожидать, если опираться на результаты работ о ведущих климатогенных трендах), ни снижение. В других районах Ямала описано снижение запасов трав и кустарников [Bogdanov, Golovatin, 2017; Изменение растительности..., 2008; Социально-экологические условия..., 2012; Системный анализ биогеоценозов..., 2011], которое авторы объясняют последствиями перевыпаса. В районах исследования на уровне структуры биомассы не подтверждены феномены, описываемые как "позеленение", "олугование" или "отравянивание" [Spatial variation..., 2017; «Позеленение» тундры..., 2018; «Позеленение» Российской Арктики..., 2016; Effects of summer grazing..., 2001], если под этими феноменами подразумевать увеличение абсолютных масс фракций, образуемых сосудистыми растениями. Имеющиеся оценки позволяют говорить о "позеленении" только в том смысле, что в связи с делихенизацией повышается доля сосудистых растений в общей сумме кормов или биомассы.

При интерпретации изложенных результатов необходимо учитывать их строгую привязанность к исследованным типам оленевых пастбищ. Соотношение площадей, занятых разными пастбищами, не анализировали. Между тем климатогенные изменения арктической растительности могут в первую очередь отражаться в изменении соотношения площадей, занимаемых разными пастбищами. Описанные результаты характеризуют изменения структуры растительных компонентов только в пределах отдельных типов пастбищ южных субарктических тундр Ямала.

4.2 Численность оленей на Ямале и в ЯНАО

Оценки численности оленей, выпасающихся на полуострове Ямал, известны с большой неопределенностью. При этом важно отметить, что оценки, опубликованные разными авторами, по-видимому, нельзя рассматривать как независимые. С очень большой вероятностью можно предполагать, что последующие по времени опубликованные оценки каким-то образом учитывают предшествующие оценки. Это затрудняет формальный статистический анализ данных.

На основании доступных литературных данных [Андреев, 1934; Иванов, 2014; Логинов, 2014; Зуев, 2016; Деттер, 2017; Филант, 2017; Южаков, 2017а] охарактеризована динамика численности домашних оленей в ЯНАО (Рисунок 4.6). Общее число оленей в ЯНАО в 1930 г. было около 340–350 тыс. особей [Южаков, 2017а]. На тот момент численность оленей в течение ряда лет держалась в среднем около этой величины, испытывая в разные годы колебания [Андреев, 1934]. Численность домашних оленей в ЯНАО увеличивалась с 1990 г.; в этот период в округе стала сокращаться численность оленей в сельхозпредприятиях, и рости – в личных хозяйствах [Южаков, 2017б]. К 2016 г. численность оленей в ЯНАО достигла 769 тыс. особей.

Так же на основании литературных данных [Андреев, 1934; Системный анализ биогеоценозов..., 2011; Зуев, 2013; Логинов, Балашенко, 2014; Логинов и др., 2017; Bogdanov, Golovatin, 2017; Гилёва, 2018; Can reindeer..., 2020] охарактеризована динамика численности домашних оленей на полуострове Ямал (Рисунок 4.7). В 1847 г. на Ямале было около 95 тыс. домашних оленей [Bogdanov, Golovatin, 2017]. В 1933 г. число домашних оленей на полуострове оценивалось в 100 тыс. особей [Андреев, 1934], т.е. за 86 лет численность возросла незначительно. Начиная с 1950 г. на Ямале происходил рост численности домашних оленей [Морозова, Малыгина, 2013]; прежде всего, увеличивается число частных стад [Морозова, Малыгина, 2013; Головнёв, Абрамов, 2014] и их поголовье [Колпащиков и др., 2011; Морозова, Малыгина, 2013]. На 2021 г. на полуострове по разным оценкам выпасалось от 300 до 350 тысяч домашних оленей. При этом на протяжении последних 100 лет доля оленей, выпасающихся на Ямале, от общего числа в ЯНАО увеличивалась, но незначительно (Рисунок 4.8):

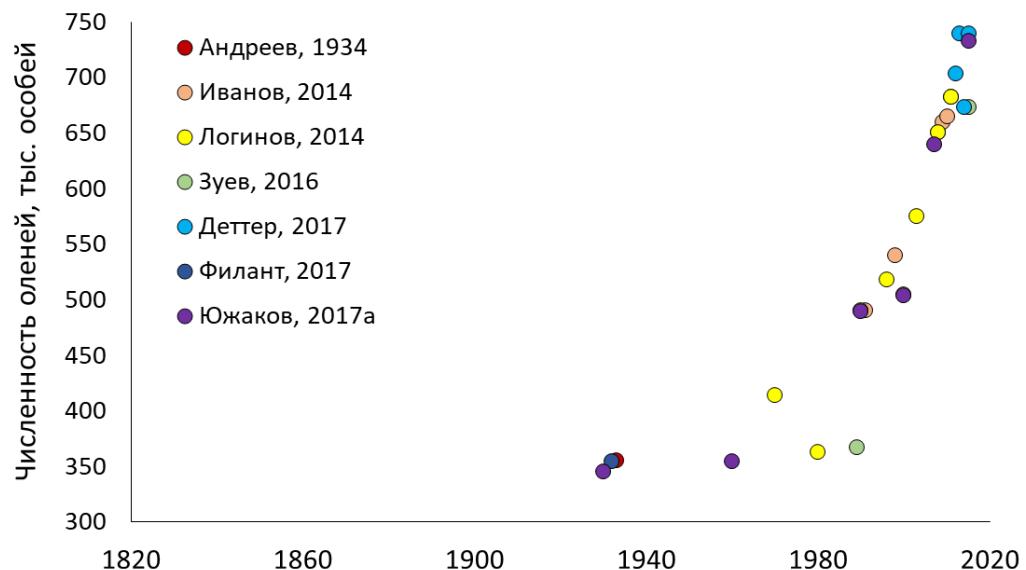


Рисунок 4.6 – Численность оленей в ЯНАО по опубликованным данным

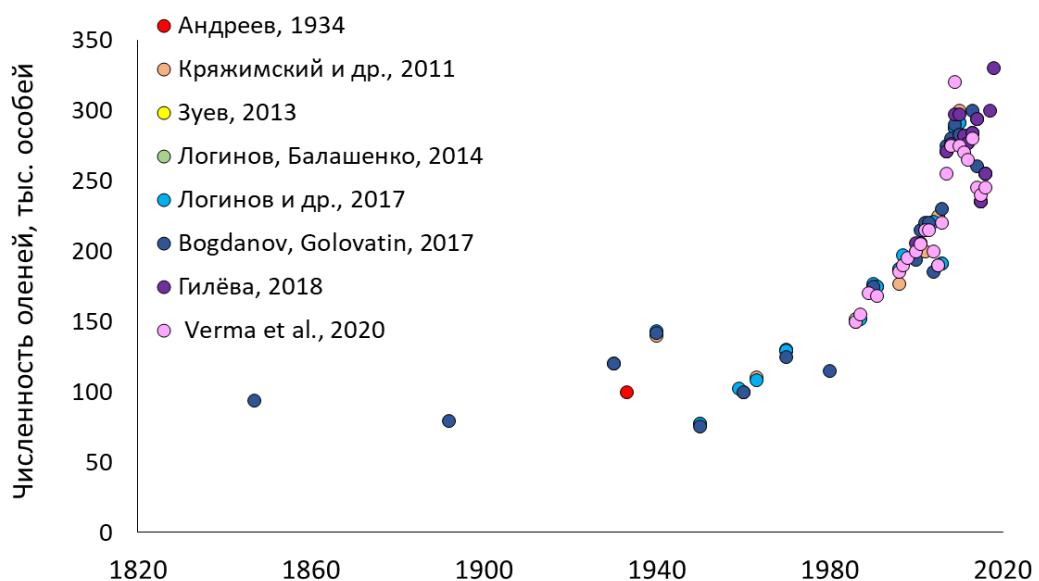


Рисунок 4.7 – Численность оленей на Ямале по опубликованным данным



Рисунок 4.8 – Доля поголовья оленей на Ямале в общем поголовье ЯНАО по опубликованным данным

В целом на Ямале в период с 1930 г. выпасается в среднем около 38% всех домашних оленей Ямало-Ненецкого автономного округа: от 28% (в 1933 и 1960 гг.) до 49% (в 2020 г.).

Следствием возрастания численности оленей стало снижение площади пастбищ, приходящихся на одну особь. В 2001–2005 гг. плотность выпасающихся оленей составляла 1.8–2.2 особи / км². В период наибольшей численности она поднималась до 3.1–3.5 особи / км², а, с учетом изъятия части пастбищ под объекты промышленной инфраструктуры и разрушения части пастбищ вследствие избыточного стравливания даже до 3.9–4.0 особей / км² [Веселкин и др., 2021]. Известная оценка критической плотности популяции, при которой северные олени эффективно препятствуют распространению кустарниковой растительности, составляет 5 особей / км² [Rangifer management..., 2017].

Ведущая тенденция трансформации структуры растительных сообществ оленевых пастбищ в подзоне южных субарктических тундр Ямала – делихенизация, т.е. уменьшение абсолютных запасов лишайниковых кормов (участия лишайников) и их доли в общем объеме кормов. Это заключение относится именно к структуре сообществ, а не к изменению соотношения площадей, занятых разными типами сообществ (сообществ с разным участием лишайников в сложении). Вследствие уменьшения запасов лишайниковых кормов происходит также снижение общих величин кормовых запасов, т.е. истощение кормовой базы северного оленя. Это утверждение, конечно, не является новым, так как в том или ином виде его высказывали и обосновывали многие специалисты, работавшие на Ямале [Магомедова, 2006; Изменение растительности..., 2008; Terrestrial Ecosystems, 2013]. Однако впервые эта тенденция подтверждена прямым количественным сопоставлением методически сходных данных, охватывающих почти 90-летний период. Анализ динамики численности северных оленей представляет собой отдельную специальную задачу, и не является целью диссертационной работы. Но для понимания вероятных причин изменений, происходящих в структуре тундровых сообществ, важно отметить, что имеющиеся данные однозначно указывают на все возрастающую (и возраставшую в период от 1930-х гг. к 2017–2019 гг.) численность северных оленей, выпасающихся на Ямале. Таким образом, пресс крупных фитофагов – домашних северных оленей – должен обоснованно рассматриваться как причина перестроек, происходящих в растительных сообществах Ямала.

Глава 5. СВЯЗЬ МЕЖДУ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И NDVI

Для улучшения методических возможностей исследования сообществ и экосистем важно понимать, в какой степени сопоставимы результаты, получаемые с помощью методов, основанных на наземных обследованиях, и с помощью анализа данных дистанционного зондирования. Этот вопрос особенно актуален для труднодоступных арктических территорий. Поэтому одной из задач диссертационной работы было исследование тесноты корреляций между характеристиками растительных сообществ оленевых пастбищ и значениями вегетационного индекса NDVI.

5.1 Проективное покрытие и запасы биомассы на пробных площадях и NDVI

С использованием среды <https://earthengine.google.com> значения индекса NDVI получены на основании из данных 5 и 4 каналов спутниковых снимков Landsat 8 для полигона Еркута за 2017–2019 гг. [Горбунова, Низаметдинов, 2025]

На основе анализа 99 описаний с полигона Еркута средние значения общего проективного покрытия и покрытия травяно-кустарничкового яруса были положительно связаны со средними значениями NDVI. Средние значения NDVI составляли: в 2017 г. – 0.22 ± 0.01 , в 2018 г. – 0.31 ± 0.01 , в 2019 г. – 0.28 ± 0.01 [Горбунова, Низаметдинов, 2025]. Средние значения ОПП составили в 2017 г. $74 \pm 7\%$, в 2018 г. – $85 \pm 4\%$, а в 2019 г. – $83 \pm 3\%$ [Горбунова, Низаметдинов, 2025]. Среднее покрытие травяно-кустарничкового яруса в 2017 г. составило $49 \pm 6\%$, в 2018 г. – $66 \pm 5\%$, а в 2019 г. – $62 \pm 3\%$. Т.е. в годы с хорошим развитием растений в целом и хорошим развитием травяно-кустарничкового яруса также наблюдался и высокий NDVI. Напротив, средние значения проективного покрытия лишайников были отрицательно связаны со средними значениями NDVI. Проективное покрытие лишайников в 2017 г. составило $33 \pm 9\%$, в 2018 г. – $5 \pm 2\%$, а в 2019 г. – $12 \pm 2\%$. Т.е. в годы с регистрацией хорошего состояния лишайников наблюдался низкий NDVI и наоборот, что, отчасти, объяснимо, поскольку лишайники содержат незначительное количество хлорофилла по сравнению с сосудистыми растениями.

Данные по 99 пробным площадям полигона Еркута были проанализированы для оценки связи между значениями индекса NDVI и значениями ОПП растений, покрытия травяно-кустарничкового яруса, покрытия мхов, лишайников и кустарникового яруса путем расчета корреляций. Также, поскольку в 2017 г. были исследованы преимущественно деградированные, а в 2018 г. – преимущественно малонарушенные сообщества, отдельно выполнен анализ таких же корреляций по материалам только 2019 г. на полигоне Еркута (60 пробных площадей) для

исключения эффектов, обусловленных неслучайным выбором площадей в 2017 и 2018 гг. и для исключения эффектов, возможно обусловленных межгодовой изменчивостью.

Выявлена положительная корреляция между значениями NDVI и общим проективным покрытием растений на площади: по данным 2017–2019 гг. (Рисунок 5.1.а) – $r_s = 0.42$ ($P < 0.0001$) и по данным только 2019 г. (Рисунок 5.1.б) – $r_s = 0.44$ ($P = 0.0004$).

Близкие положительные корреляции получены для проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса и мхов. Так, по оценкам 2017–2019 гг. выявлена положительная корреляция между проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса на площади и значениями NDVI (Рисунок 5.2.а) – $r_s = 0.34$ ($P = 0.0005$). По данным 2019 г. связи между NDVI и ПП травяно-кустарничкового яруса выявить не удалось (Рисунок 5.2.б) – $r_s = 0.12$ ($P = 0.3524$).

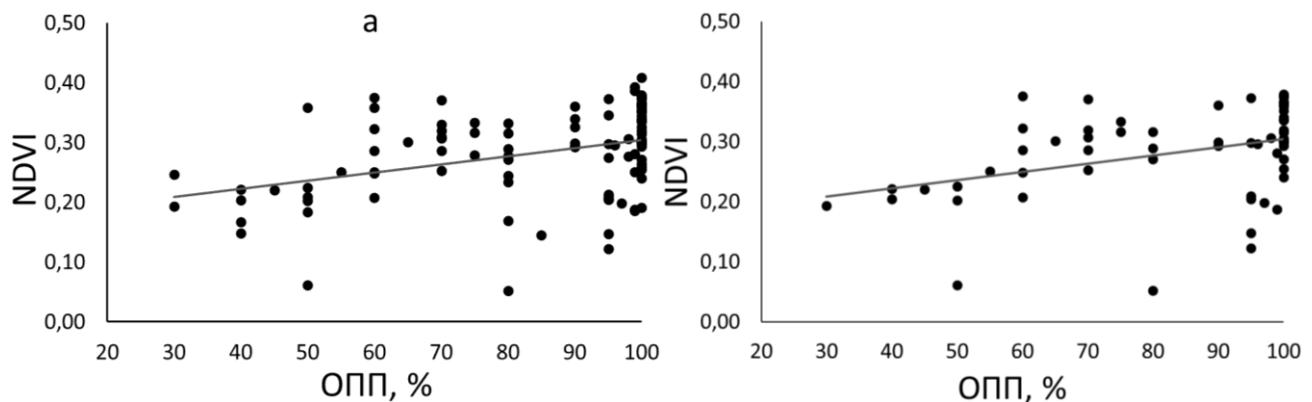


Рисунок 5.1 – Связь между NDVI по Landsat и ОПП: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.42$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.44$; $n = 60$)

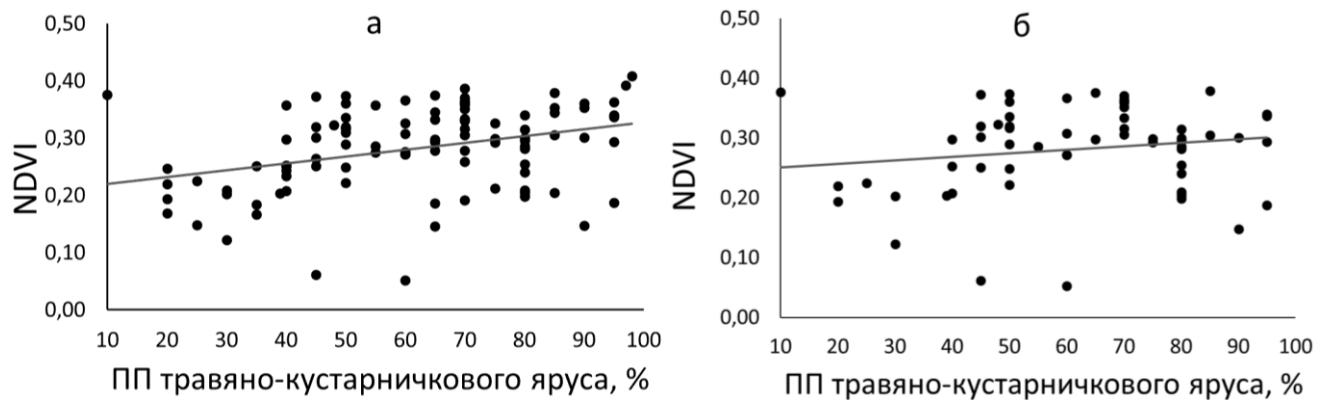


Рисунок 5.2 – Связь между NDVI по Landsat и ПП травяно-кустарничкового яруса: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.34$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.12$; $n = 60$)

Также выявлена положительная корреляция между значениями NDVI и проективным покрытием мхов на площади по данным 2017–2019 гг. (Рисунок 5.3.а) – $r_s = 0.26$ ($P = 0.0096$) и по данным только 2019 г. (Рисунок 5.3.б) – $r_s = 0.37$ ($P = 0.0032$).

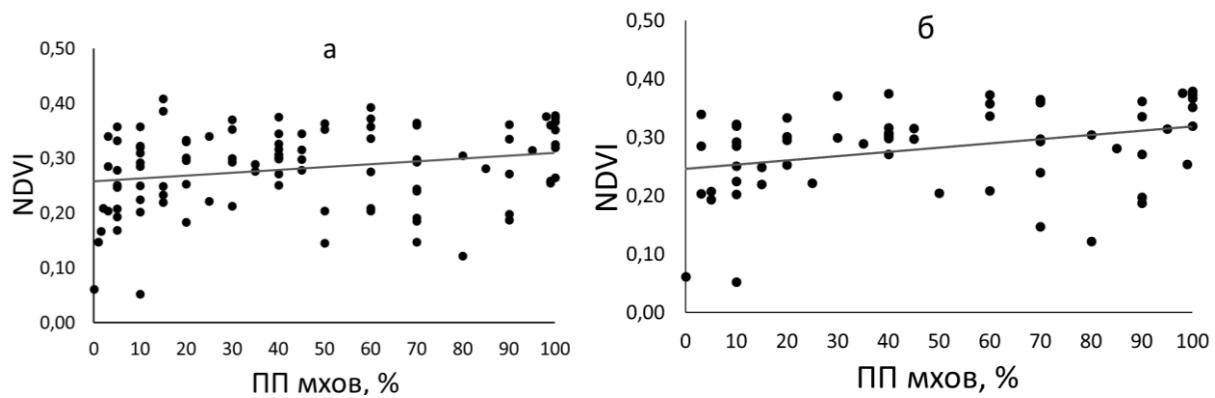


Рисунок 5.3 – Связь между NDVI по Landsat и ПП мхов: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.26$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.37$; $n = 60$)

В массиве данных, собранных в 2017–2019 гг., выявлена отрицательная корреляция между проективным покрытием лишайников на пробной площади и значениями NDVI (Рисунок 5.4.а) – $r_s = -0.27$ ($P = 0.0071$), но по данным только 2019 г. связи между NDVI и ПП лишайников подтвердить не удалось (Рисунок 5.4.б) – $r_s = -0.18$ ($P = 0.1647$).

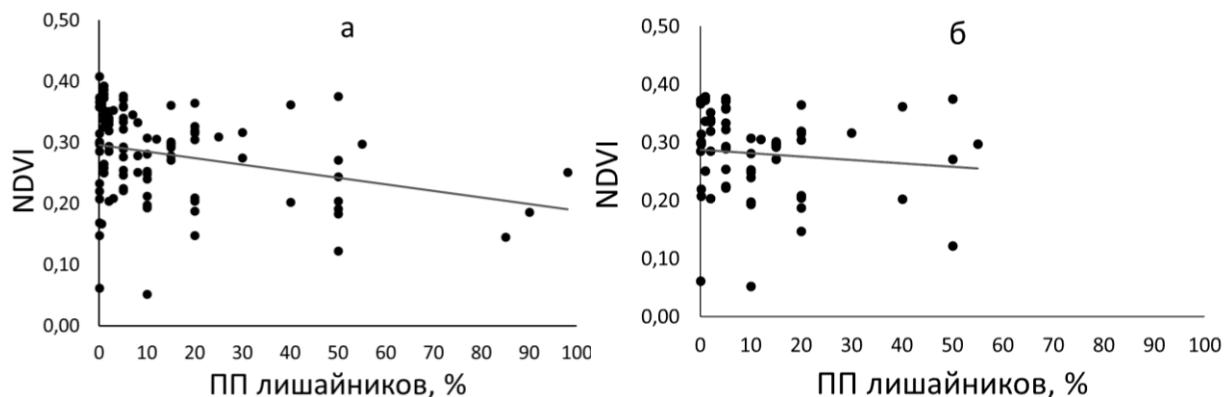


Рисунок 5.4 – Связь между NDVI по Landsat и ПП лишайников: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = -0.27$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = -0.18$; $n = 60$)

Корреляции между значениями индекса NDVI и значениями проективного покрытия кустарников по объединенным материалам 2017–2019 гг. выявить не удалось (Рисунок 5.5.а) – $r_s = 0.07$ ($P = 0.4641$). Однако, по оценкам 2019 г. выявлена положительная корреляция между ПП кустарникового яруса на площади и значениями NDVI (Рисунок 5.5.б) – $r_s = 0.35$ ($P = 0.0067$).

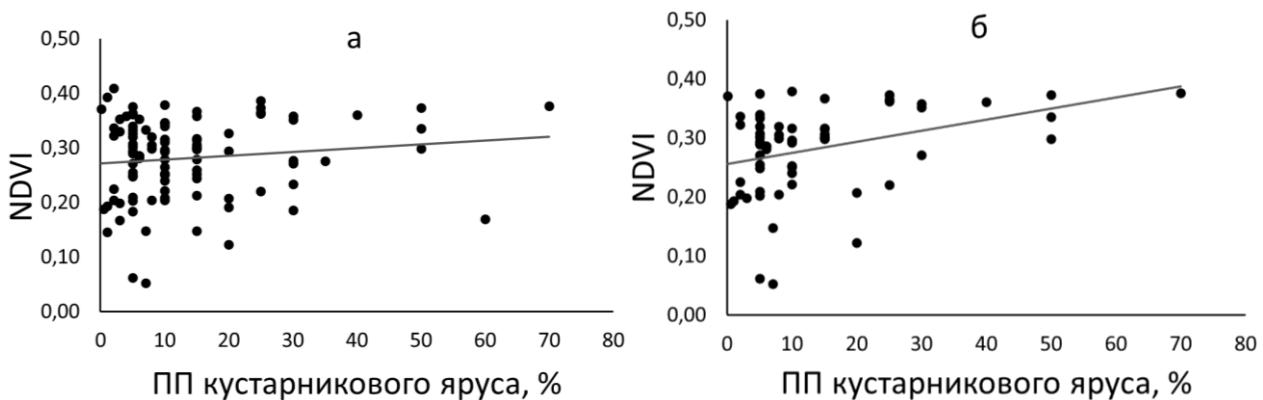


Рисунок 5.5 – Связь между NDVI по Landsat и ПП кустарникового яруса: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.07$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.35$; $n = 60$)

Данные по 80 пробным площадям, описанным на полигоне Еркута в 2017–2019 гг., и по 60 пробным площадям, описанным на полигоне Еркута только в 2019 г., были использованы для оценки связи между значениями индекса NDVI и запасов разных компонентов. Прежде всего, следует отметить согласованные изменения средних значений запасов фитомассы, запасов биомассы и кормовых запасов в массиве данных за 2017–2019 гг. с одной стороны, и значений NDVI с другой стороны. Средние значения NDVI были следующими: в 2017 г. – 0.22 ± 0.01 , в 2018 г. – 0.31 ± 0.01 , в 2019 г. – 0.28 ± 0.01 [Горбунова, Низаметдинов, 2025]. Запасы фитомассы в 2017 г. составили 16.5 ± 3.0 ц/га, в 2018 г. – 81.8 ± 8.9 ц/га, в 2019 г. – 32.3 ± 1.6 ц/га. Т.е. между годами запасы фитомассы и NDVI изменялись согласовано: в годы, когда значения фитомассы были высокими, NDVI также был высокий. Такая же зависимость установлена для запасов биомассы и для кормовых запасов. В 2017 г. средние запасы биомассы составили 11.0 ± 2.1 ц/га, в 2018 г. – 48.6 ± 4.4 ц/га, в 2019 г. – 23.9 ± 1.4 ц/га [Горбунова, Низаметдинов, 2025]. Средняя величина кормовых запасов в 2017 г. составляла 4.4 ± 1.0 ц/га, в 2018 г. – 28.7 ± 4.9 ц/га, в 2019 г. – 14.0 ± 1.0 ц/га.

При использовании в качестве единицы наблюдения пробной площади, значения NDVI также положительно коррелируют с фитомассой как в полном массиве данных, т.е. в массиве данных 2017–2019 гг. (Рисунок 5.6.а) – $r_s = 0.53$ ($P < 0.0001$), так и при ограниченности массива только данными 2019 г. (Рисунок 5.6.б) – $r_s = 0.39$ ($P = 0.0019$). Близкие положительные корреляции установлены также для биомассы. В массиве данных за 2017–2019 гг. (Рисунок 5.7.а) $r_s = 0.56$ ($P < 0.0001$), а в массиве данных только за 2019 г. (Рисунок 5.7.б) $r_s = 0.44$ ($P = 0.0004$). Несколько иная взаимосвязь со значениями NDVI установлена для кормовых запасов. В массиве данных за 2017–2019 гг. такая зависимость есть: $r_s = 0.37$ ($P = 0.0007$) (Рисунок 5.8.а), но по данным только 2019 г. такой связи нет (Рисунок 5.8.б) – $r_s = 0.15$ ($P = 0.2622$).

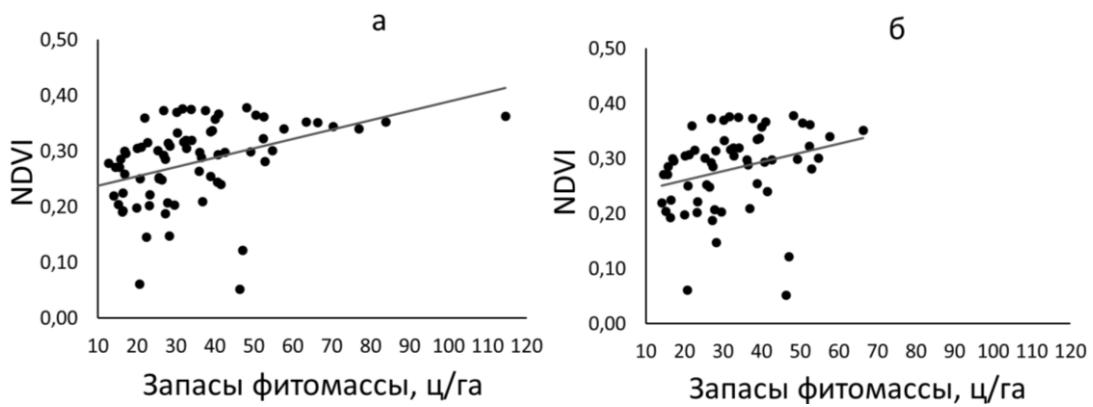


Рисунок 5.6 – Связь между NDVI по Landsat и фитомассой: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.53$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.39$; $n = 60$)

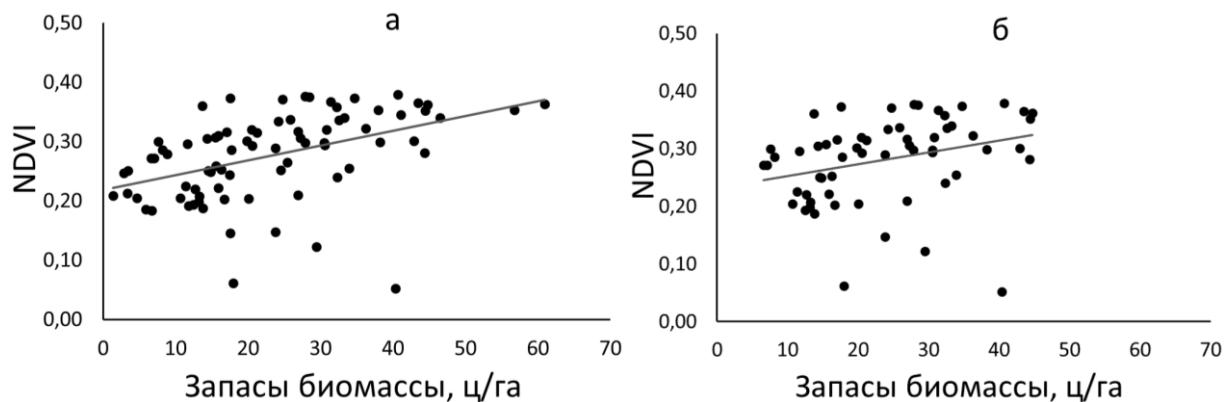


Рисунок 5.7 – Связь между NDVI по Landsat и биомассой: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.56$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.44$; $n = 60$)

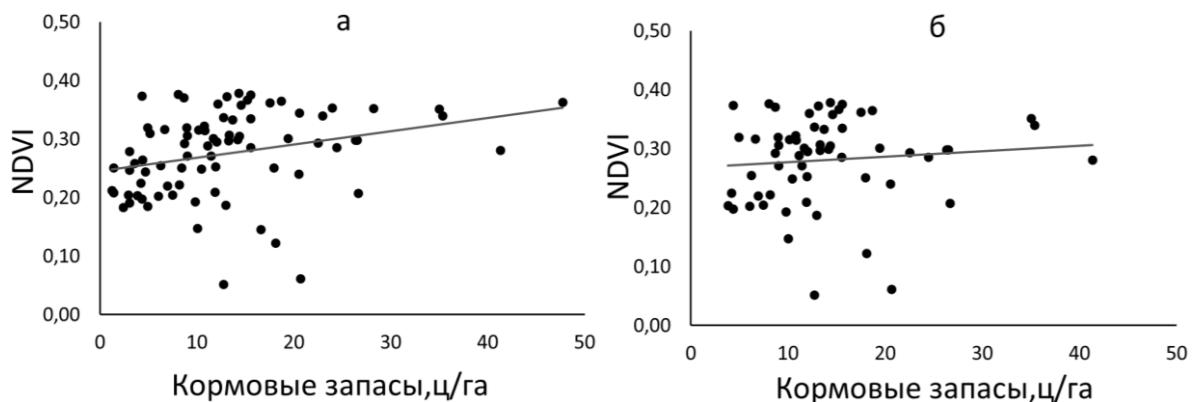


Рисунок 5.8 – Связь между NDVI по Landsat и кормовыми запасами: а) в 2017–2019 гг. ($r_s = 0.37$; $n = 99$); б) в 2019 г. ($r_s = 0.15$; $n = 60$)

Дополнительно к разделению массива на разные части по времени получения данных (2017–2019 гг. и только 2019 г.) использовали расчет корреляций для рядов наблюдений в отдельных типах оленевых пастбищ. Это сделано для дальнейшей проверки устойчивости связи между характеристиками состояния сообществ и значениями NDVI.

Используя массив данных за 2017–2019 гг., полученный на полигоне Еркута (80 пробных площадей, с которых были взяты укосы), проанализировали данные по 7 типам оленевых

пастбищ для обнаружения связи между индексом NDVI по Landsat и запасами надземной фитомассы, биомассы и кормовыми запасами. Установлены следующие зависимости. В травяных тундрах ($n = 7$) NDVI коррелирует с фитомассой ($r_s = 0.82; P = 0.0234$) и мортмассой ($r_s = 0.86; P = 0.0137$). В лишайниковых тундрах ($n = 6$) NDVI коррелирует с фитомассой ($r_s = 0.94; P = 0.0048$) и биомассой ($r_s = 0.94; P = 0.0048$). В кустарничковых тундрах ($n = 22$) NDVI коррелирует с фитомассой ($r_s = 0.51; P = 0.0164$), биомассой ($r_s = 0.44; P = 0.0399$) и мортмассой ($r_s = 0.50; P = 0.0188$). На болотах ($n = 17$) NDVI коррелирует с фитомассой ($r_s = 0.78; P = 0.0002$), биомассой ($r_s = 0.80; P = 0.0001$) и кормовыми запасами ($r_s = 0.52; P = 0.0325$). В моховых ($n = 20$), кустарниковых тундрах ($n = 2$) и в луговых сообществах ($n = 6$) корреляцию NDVI с запасами выявить не удалось.

5.2 Проективное покрытие на полигонах и NDVI

При оценке взаимосвязи между состоянием растительности и значениями NDVI в большем пространственном масштабе, т.е. на 15 полигонах размером 3.1–3.5 тыс. га, расположенных в южных субарктических тундрах Ямала (описания полигонов – см. раздел 2.5), выявлена положительная зависимость между средним общим проективным покрытием растений и значениями NDVI [Веселкин и др., 2021]. Связь между средним общим проективным покрытием и $NDVI_{AVG}$ характеризовалась коэффициентом корреляции $r = 0.51$ ($P = 0.0351$), а при использовании $NDVI_{MAX}$ $r = 0.55$ ($P = 0.0217$) (Рисунок 5.9). Дополнительно можно отметить, что в точках внутри больших полигонов, где были выполнены геоботанические описания, значения $NDVI_{AVG}$ в годы выполнения описаний были ниже в сообществах, в которых не было древесных растений (0.52 ± 0.05), по сравнению с сообществами с кустарничками (0.59 ± 0.04) и кустарниками (0.61 ± 0.01).

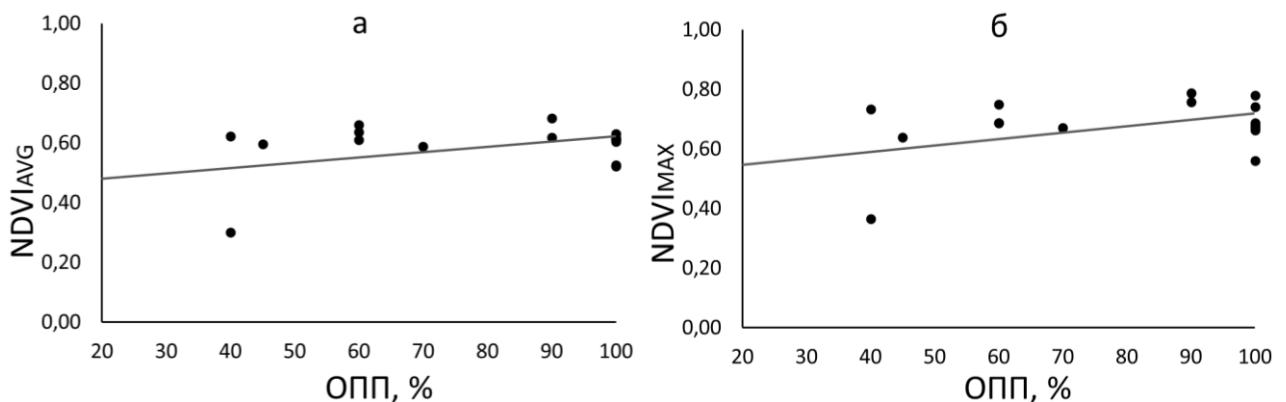


Рисунок 5.9 – Связь $NDVI_{AVG}$ (а) и $NDVI_{MAX}$ (б) по MODIS и общего проективного покрытия растений на 15 полигонах

Выраженная сопряженность между величинами NDVI и общим проективным покрытием установлена в двух пространственных масштабах. В обоих случаях эта связь положительная,

хотя и не тесная. При использовании в качестве единицы наблюдения пробной площади между значениями NDVI и характеристиками состояния растительности, учитывающими массу компонентов (фитомасса, биомасса, кормовые запасы) корреляции зарегистрированы также только положительные. Отрицательные корреляции установлены между NDVI и покрытием лишайников. Эти заключения относительно устойчивы к такому вероятному затушевывающему фактору, как межгодовая изменчивость, так как близкие значения r_s установлены как на массиве трехлетних наблюдений (2017–2019 гг.), так и на данных только одного (2019 г.) года.

В массиве обсуждавшихся в главе значений r_s есть интересная особенность. Значения NDVI теснее коррелируют с характеристиками, описывающими состояние сообществ интегрально, чем с характеристиками, описывающими состояние отдельных компонентов (Рисунок 5.10). Для подготовки рисунка: (1) использовали 16 значений r_s между NDVI и характеристиками состояния сообществ на полигоне Еркута: 8 значений r_s на основе массива данных за 2017–2019 гг. и 8 значений r_s на основе массива данных за 2019 г.; (2) характеристики разделили на три группы: описывающие состояние сообществ интегрально (фитомасса, биомасса, общее проективное покрытие); описывающие состояние отдельных компонентов (покрытие мхов, лишайников, травяно-кустарничкового или кустарникового яруса); отдельно анализировали r_s для кормовых запасов; (3) использовали модули значений r_s .

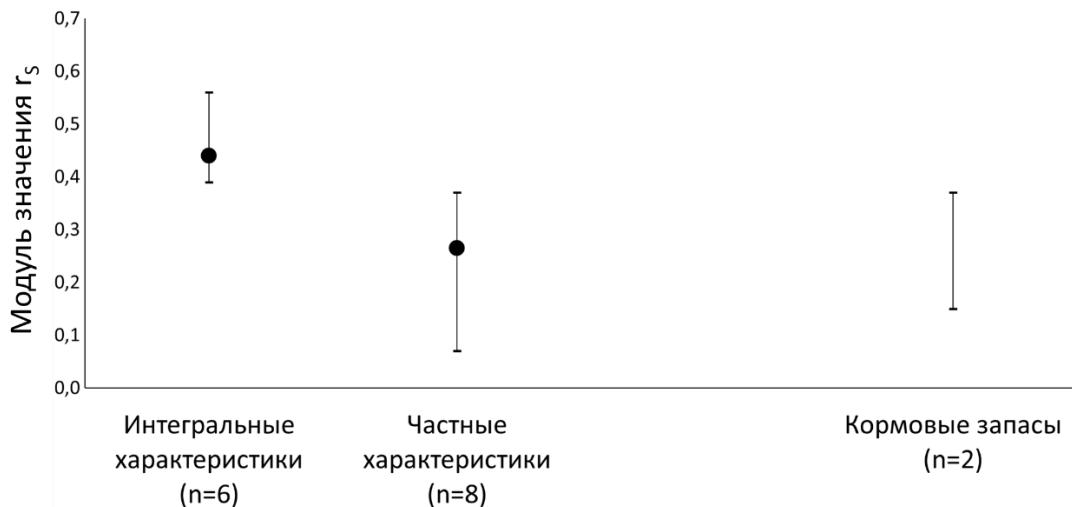


Рисунок 5.10 – Диапазоны (минимум, медиана, максимум) модулей коэффициентов корреляции Спирмена (r_s), описывающие корреляцию NDVI с разными характеристиками растительных сообществ

Данные рисунка иллюстрируют, что NDVI действительно более тесно связан с интегральными характеристиками состояния сообществ, описывающими состояние всех ярусов, чем с частными характеристиками (по критерию Краскелла-Уоллеса различия значимы: $H (2; 16) = 10.68; P = 0.0048$). Этот результат соответствует интерпретации вегетационных индексов, NDVI в частности, как обобщенных показателей состояния и продуктивности

растительности. В такой интерпретации менее тесная корреляция между кормовыми запасами и NDVI, чем, например, между ОПП и NDVI, объяснима, так как к кормовым запасам относятся не все фракции биомассы и частично относятся фракции, не относящиеся к биомассе (не содержащая хлорофилла ветошь). Следовательно, этот результат показывает, что на основании значений NDVI более вероятен и может быть более точным прогноз значений ОПП или биомассы сообществ, но не кормовых запасов. Конечно, этот вывод не абсолютно надежен, он базируется пока на небольшом объеме данных и требует специального изучения. Но этот вывод подчеркивает ценность эмпирических наземных наблюдений и показывает, что для оценки (прогнозирования) кормовых запасов использование расчетов на основании ДЗЗ менее вероятно, чем для таких интегральных характеристик как общее проективное покрытие или биомасса сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные оценки состояния растительных сообществ оленевых пастбищ позволили охарактеризовать некоторые компоненты изменчивости показателей продуктивности тундр и выявить многолетнюю динамику запасов кормов северного оленя. Установлено снижение запасов кормов на юге Ямала от начала XX в. к началу XXI в. Поскольку лишайниковых кормов стало меньше, а изменения запасов зеленых кормов не подтверждено, изменилось соотношение между ними в сторону усиления преобладания зеленых кормов. Установленные делихенизация пастбищ и увеличение в структуре фитомассы доли плохо поедаемых кустарничков количественно дополняют результаты других исследований на Ямале [Андреев, 1972; Мониторинг биоты..., 1997; Морозова, 2003; Андреяшкина, Пешкова, 2005; Морозова, Эктора, 2012; Terrestrial Ecosystems, 2013]. Такие перестройки обусловлены прессом травоядных – домашних северных оленей [Мониторинг биоты..., 1997; Магомедова, 2006; Изменение растительности..., 2008; Terrestrial Ecosystems, 2013]. Важное свойство этого блока результатов состоит в том, что делихенизация установлена как изменение структуры сообществ, а не как изменение соотношения площадей, занятых разными типами сообществ. В целом, исследование подтверждает, что глобальные климатогенные тренды изменения растительности могут трансформироваться на локальном и региональном уровнях спецификой условий. На Ямале такая специфика условий связана с большой численностью выпасаемых домашних северных оленей.

Поскольку результаты наземных обследований арктических экосистем немногочисленны, перспективным считается использование методов их оценки, основанных на ДЗЗ. Поэтому в работе проверено предположение о возможности оценки (прогноза) характеристик продуктивности пастбищ на основании значений индекса NDVI. Установлена в целом положительная, но не тесная (не функциональная) связь значений NDVI с такими интегральными характеристиками состояния тундровых сообществ как фитомасса, биомасса, общее проективное покрытие. Однако материалы работы показали, что на основании значений NDVI прогноз значений проективного покрытия или биомассы может быть более точным, чем прогноз количества кормов. Таким образом, материалы работы с одной стороны свидетельствуют о перспективности технологий ДЗЗ для оценки состояния тундровых экосистем, но, с другой стороны, подтверждают, что многие свойства сообществ и экосистем в настоящее время не удается отследить из космоса с желательной точностью [Terrestrial Ecosystems, 2013]. Поэтому полевые наблюдения и измерения по-прежнему имеют большое значение для оценки количества, состава, распределения и временных изменений растительности (фитомассы) в арктических экосистемах [The Arctic plant..., 2024].

ВЫВОДЫ

1. Оценка общей надземной фитомассы и массы кормовых фракций растений и лишайников в южных субарктических тундрах Ямала проведены в 2017–2019 гг. на площади 3085 га в южном течении р. Еркатаяха (средняя фитомасса – 32.4 ц/га; средняя масса поедаемых оленями фракций – 13.3 ц/га) и на площади 774 га в южном течении р. Байдаратаяха (34.2 ц/га и 19.9 ц/га, соответственно). Из 7 типов оленевых пастбищ больше всего фитомассы было в травяных тундрах (51.2 ц/га), меньше всего – в луговых сообществах (22.1 ц/га); больше всего масса поедаемых оленями фракций была в травяных тундрах (23.3 ц/га), меньше всего – в луговых сообществах (7.1 ц/га) и в кустарничковых тундрах (7.5 ц/га).
2. Около половины обследованных пробных площадей были сильно нарушены вследствие выпаса северных оленей. Около 80% сильно нарушенных участков пастбищ были приурочены к положительным элементам рельефа. Связь характеристик состояния сообществ со степенью нарушенности выпасом однозначна: в сильно нарушенных сообществах, по сравнению с малонарушенными, снижается общее проективное покрытие (в 1.3 раза), покрытие мхов (в 1.9 раз), высота всех ярусов и сильно, примерно в 2 раза, снижаются все запасы (фитомассы, биомассы, кормовые). Несмотря на то, что характеристики состояния сообществ сильно изменчивы в разные годы, различия между деградированными и малонарушенными участками сохраняются и с учетом межгодовой изменчивости.
3. Самые высокие значения общего проективного покрытия, проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса и мхов, запасов биомассы приурочены к плакорам, самые низкие – к поймам и к вершинам холмов.
4. При сравнении запасов кормов северного оленя на Южном Ямале в 1930-х и в 2017–2019 гг. выявлено, что за почти 90 лет запасы зеленых кормов не изменились, а запасы лишайниковых – уменьшились (в 2–5 раз на двух исследованных полигонах). Из-за снижения запасов лишайниковых кормов уменьшились общие запасы и изменилось соотношение между фракциями в сторону усиления преобладания зеленых кормов.
5. Между значениями NDVI и основными характеристиками состояния тундровых сообществ зарегистрированы положительные корреляции: для общего проективного покрытия $r_s = 0.42–0.44$; для фитомассы $r_s = 0.39–0.53$; для биомассы $r_s = 0.44–0.56$; для массы поедаемых оленями фракций фитомассы $r_s = 0.37$.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АЗРФ – Арктическая зона Российской Федерации

ДЗЗ – дистанционное зондирование Земли

ОПП – общее проективное покрытие

ПП – проективное покрытие

ЯНАО – Ямало-Ненецкий автономный округ

ANOVA – дисперсионный анализ (Analysis of Variance)

NDVI – нормализованный разностный индекс состояния растительного покрова (Normalized Difference Vegetation Index)

NIR – диапазон ближнего инфракрасного электромагнитного излучения

RED - диапазон красного электромагнитного излучения

NDVIAVG – средний за сезон вегетации NDVI

NDVIMAX – максимальный за сезон вегетации NDVI

PVI – перпендикулярный вегетационный индекс (Perpendicular Vegetation Index)

SE – стандартная ошибка среднего

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров, Б. Д. Опыт количественной оценки продукции надземной фитомассы и ее составляющих на степном пастбище / Б. Д. Абатуров, Ю. Д. Нухимовская // Аридные экосистемы. – 2013. – Т. 19, №. 4 (57). – С. 14–22.
2. Аврамчик, М. Н. Зимнее питание оленей на Ямальском севере / М.Н. Аврамчик // Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия Оленеводство. – 1939. – Вып. 4. – С. 47–66.
3. Александрова, В. Д. Методика определения запасов и структуры фитомассы тундровых сообществ / В.Д. Александрова, В.Ф. Шамурина // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. – Л., 1972. – С. 60–64.
4. Андреев, В. Н. Кормовая база Ямальского оленеводства / В. Н. Андреев // Советское оленеводство. – Л., 1934. – Т. 1, вып.1. – С. 99–164.
5. Андреев, В. Н. Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья / В. Н. Андреев, К. Н. Игошина, А. И. Лесков // Советское оленеводство. – Л., 1935. – Вып.5. – С. 171–406.
6. Андреев, В. Н. Некоторые географические закономерности в распределении надземной фитомассы в тундровой зоне в связи с продвижением на север древесно–кустарниковой растительности / В. Н. Андреев // Биологические основы природопользования Севера. – Сыктывкар, 1970. – С. 6–13.
7. Андреев, В. Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность Арктики и Субарктики / В. Н. Андреев // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. – Л., 1972. – С. 43–49.
8. Андреев, В. Н. Состояние кормовой базы северного оленеводства и вопросы использования пастбищ диким северным оленем / В. Н. Андреев // Дикий северный олень в СССР. – М., 1975. – С. 68–79.
9. Андреев, В. Н. Состояние мирового оленеводства и его классификация / В. Н. Андреев // Экология. – 1977. – №. 4. – С. 5–10.
10. Андреяшкина, Н. И. Запас и прирост надземной фитомассы тундровых сообществ Зауралья / Н. И. Андреяшкина // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. – Свердловск, 1981. – С. 3–11.
11. Андреяшкина, Н. И. Современное состояние равнинных и горных растительных сообществ: состав и структура (полуостров Ямал, Полярный Урал) / Н. И. Андреяшкина // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2013. – №. 1 (21). – С. 30–43.

12. Андреяшкина, Н. И. Первичная продуктивность биогеоценозов лесотундры / Н. И. Андреяшкина, П. Л. Горчаковский, Г. В. Троценко // Биологические проблемы Севера: VII Симп.: тез. докл. – Петрозаводск, 1976. – С. 17–18.
13. Андреяшкина, Н. И. Структура, продуктивность растительного покрова Крайнего севера и его реакция на антропогенные воздействия / Н. И. Андреяшкина, Н. В. Пешкова // Научный вестник ЯНАО. – 2005. – №. 1 (32). – С. 88–92.
14. Андреяшкина, Н. И. Анализ некоторых антропогенных изменений в структуре продуктивности тундрового фитоценоза / Н. И. Андреяшкина, Г. В. Троценко // Биологическая роль консументов. – Свердловск, 1979. – С. 75–79.
15. Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения/ под ред. Б.А. Юрцева // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. – 1995. – Вып. 15. – С. 1–185.
16. Атлас Ямalo–Ненецкого автономного округа / гл. ред. С.И. Ларин – Омск: Омская картограф. фабрика, 2004. – 303 с.
17. Базилевич, Н. И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н. И. Базилевич. – М.: Наука, 1993. – 293 с.
18. Базилевич, Н. И. Первичная продуктивность зональных экосистем Полярного пояса / Н. И. Базилевич, А. А. Тишков // Биологические проблемы Севера: X Всесоюз. симп.: тез. докл. – Магадан, 1983. – Ч. 1.– С. 197–198.
19. Базилевич, Н. И. Продуктивность лугов лесной зоны СССР / Н. И. Базилевич, Н. Г. Царевская // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1988. – Т. 9. – С. 33–60.
20. Байкалова, Л. П. Сезонные изменения питания северных оленей в связи с состоянием кормовых угодий Арктики / Л. П. Байкалова, П. С. Сибирякова // Арктика – 2018: международное сотрудничество, экология, безопасность, инновационные технологии и логистика, правовое регулирование, история и современность: материалы Междунар. науч.–практ. конф. – Красноярск, 2018. – С. 27–34.
21. Баскин, Л. М. Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота / Л. М. Баскин. – М., 2009. – 284 с.
22. Биотически значимые тренды климата и динамика биоты российской Арктики / А. А. Тишков, М. А. Вайсфельд, П. М. Глазов [и др.] // Арктика: экология и экономика. – 2019. – №. 1 (33). – С. 71–87.
23. Бобков, А. А. Влияние климатических изменений на состояние растительного покрова северной полярной области России / А. А. Бобков, Е. А. Паниди, В. Ю. Цепелев // Вестник СПбГУ. Серия 7. – 2014. – Вып. 3. – С. 104–115.

24. Быков, Б. А. Геоботанический словарь / А. Б. Быков. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – Алма-Ата, 1977. – 288 с.

25. Быков, Б. А. Геоботаника / А. Б. Быков. – Изд. 3-е, перераб. – Алма-Ата, 1978. – 288 с.

26. Варламова, Е. В. Исследование вариаций вегетационного индекса NDVI арктической зоны Якутии / Е. В. Варламова, В. С. Соловьев // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2010. – Т. 7, №. 3. – С. 226–230.

27. Варламова, Е. В. Исследование динамики индекса растительности арктической зоны Восточной Сибири по спутниковым данным / Е. В. Варламова, В. С. Соловьев // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из Космоса. – 2012. – Т. 9, №. 1. – С. 65–70.

28. Вашкевич, Ф.В. Изучение пастбищ оленей на Тобольском севере / Ф. В. Вашкевич // Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. – М., 1932. – С. 63–97.

29. Веселкин, Д. В. Снижение значений NDVI в южных тундрах Ямала в 2001–2018 гг. коррелирует с численностью домашних северных оленей / Д. В. Веселкин, Л. М. Морозова, А. М. Горбунова // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2021. – Т. 18, №. 2. – С. 143–155.

30. Виноградов, Б. В. Основы ландшафтной экологии / Б. В. Виноградов. – М., 1998. – 418 с.

31. Влияние сокращения ледовитости Баренцева и Карского морей на традиционное оленеводство полуострова Ямал / Б.К. Форбс, Т. Кумпула, Н. Месштыб [и др.] // Известия Русского географического общества. – 2018. – Т. 150, №. 1. – С.3–19.

32. Возможности использования спутникового сервиса ВЕГА для решения различных задач мониторинга наземных экосистем / С. А. Барталев, Д. В. Ершов, Е. А. Лупян [и др.] // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2012. – Т. 9, №. 1. – С. 49–56.

33. Возможности работы с долговременным архивом данных спутников LANDSAT по территории России и приграничных стран / Е. А. Лупян, И. В. Балашов, М. А. Бурцев [и др.] // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2012. – Т. 9, №. 3. – С. 307–315.

34. Галактионова, Т. Ф. Динамика запаса фитомассы в субарктической тундре / Т. Ф. Галактионова // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах: Всесоюз. совещ.: тез. докл., 5–8 сент. 1989 г. – Сыктывкар, 1989. – С. 47–48.

35. Гилева, Л. Н. Организация рационального использования олених пастбищ с применением оптимизационных моделей / Л. Н. Гилева // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия Естественные науки. – 2018. – Т. 42, №. 3. – С. 435–445.

36. Головацкая, Е. А. Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири / Е. А. Головацкая // Журнал СФУ. Биология. – 2009. – №. 2 (1). – С. 38–53.

37. Головнёв, А. В. Олени и газ: стратегии развития Ямала / А. В. Головнёв, И. В. Абрамов // Вестник археологии, антропологии и этнографии. – 2014. – №. 4 (27). – С. 122–131.

38. Горбунова, А. М. Запас и структура надземной фитомассы деградированных южных субарктических тундр на западном побережье Ямала (район нижнего течения р. Еркута) / А. М. Горбунова // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конф. молодых ученых, 10–13 апр. 2018 г. – Екатеринбург, 2018. – С. 16–17.

39. Горбунова, А. М. Совмещение данных наземных исследований и дистанционного зондирования для оценки пастбищных ресурсов южных субарктических тундр / А. М. Горбунова // Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии (памяти ученого-лесовода, акад. РАН А.С. Исаева): докл. VII Всеросс. конф. (Москва, 22-24 апр. 2019 г.). – М., 2019а. – С. 41–42.

40. Горбунова, А. М. Запас и структура надземной фитомассы южных субарктических тундр в районе нижнего течения р. Еркатаха / А. М. Горбунова // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Междунар. симп., посвящ. 100-летию акад. С. С. Шварца (1–5 апр., 2019, г. Екатеринбург). – Екатеринбург, 2019б. – С. 497–498.

41. Горбунова, А. М. Изменение кормовых запасов олених пастбищ в южных субарктических тундрах Ямала / А. М. Горбунова // Аграрный вестник Урала. – 2021а. – № 02 (205). – С.26–32.

42. Горбунова, А. М. Мониторинг запасов надземной фитомассы в южных тундрах Ямала / А. М. Горбунова // Климатические изменения и сезонная динамика ландшафтов: материалы Всеросс. науч.-практ. конф., 22–24 апреля 2021 г. – Екатеринбург, 2021б. – С. 204–211.

43. Горбунова, А. М. Изменение запасов зеленых и лишайниковых кормов в сообществах южных тундр Ямала с 1930-х гг. по 2017–2019 гг. / А. М. Горбунова, Л. С. Горбунов, Д. В. Веселкин // Экология. – 2023. – № 2. – С. 83–93.

44. Горбунова, А. М. Состояние растительных сообществ летних олених пастбищ в южных субарктических тундрах Ямала / А. М. Горбунова // Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера:

исследования, инновации, перспективы: тез. докл. Всеросс. науч. конф. с междунар. участием и школы для молодых ученых, 9–13 сентября 2024 г. – Петрозаводск, 2024. – С. 122.

45. Горбунова, А. М. Корреляция NDVI с запасами фитомассы в южных субарктических тундрах Ямала / А. М. Горбунова, Н. Ф. Низаметдинов // Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии: материалы IX Всеросс. конф. с междунар. участием (Москва, 15-17 апреля 2025 г.). – М., 2025. – С. 27–28.

46. Гортинский, Г. Б. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности / Г. Б. Гортинский, А. В. Калинина, В. М. Понятовская // Проблемы биогеоценологии. – М., 1973. – С. 58–71.

47. Горчаковский, П. Л. Изучение первичной продуктивности сообществ лесотундры на стационаре «Харп» / П. Л. Горчаковский, Н. И. Андреяшкина // Ресурсы биосфера (итоги советских исследований по международной биологической программе). – 1975. – Вып. 1. – С. 25–33.

48. Горышнина, Т. К. Экология растений: учеб. пособие / Т. К. Горышнина. – М., 1979. – 368 с.

49. Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М., 1967. – 359 с.

50. Гусейнов, М. С. Деградация пастбищных почв Азербайджана из-за перевыпаса скота и пути их улучшения / М. С. Гусейнов, В. Г. Вердиева // Наука и мир. – 2014. – №. 9. – С. 46–48.

51. Двораковский, М. С. Экология растений: учеб. пособие для вузов / М. С. Двораковский. – М., 1983. – 190 с.

52. Деградация и охрана почвенно-растительного покрова при освоении месторождений углеводородов Крайнего Севера / А.Г. Ишков, А.В. Баранов, В.Я. Григорьев [и др.]. – М., 2009. – 283 с.

53. Деттер, Г. Ф. Экономика северного оленеводства Ямала: проблемы и возможности / Г. Ф. Деттер // Научный вестник ЯНАО. – 2017. – №. 4 (97). – С. 4–17.

54. Динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби в течение вегетационного сезона / Л. Ф. Шепелева, Л. Г. Колесниченко, Е. Е. Чураков [и др.] // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2024. – №. 68. – С. 195–218.

55. Дусаева, Г. Х. Влияние пожара на динамику подземной фитомассы степных фитоценозов на участке «Буртинская степь» Оренбургского заповедника / Г. Х. Дусаева, О. Г. Калмыкова, Н. В. Дусаева // Экосистемы. – 2020. – №. 24. – С. 83–92.

56. Дымова, Т. В. Факторы антропогенной трансформации и их влияние на растительные сообщества дельты волги / Т. В. Дымова // Экологическая оценка и картографирование. – 2008. – №. 3. – С. 22–26.

57. Дьяченко, С. А. Заметки о влиянии перевыпаса на флору прибрежных лугов в Западной Монголии / С. А. Дьяченко // Труды ГПЗ «Тигирекский». – 2005. – Вып. 1. – С. 194–195.

58. Елсаков, В. В. Спутниковая съемка в продуктивной экосистеме Европейского Севера / В. В. Елсаков // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2012. – Т. 9, №. 1. – С. 71–79.

59. Елсаков В. В. Пространственная и межгодовая неоднородность растительного покрова тундровой зоны Евразии по материалам съемки MODIS 2000–2016 гг. / В. В. Елсаков // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2017. – Т. 14, №. 6. – С. 56–72.

60. Елсаков, В. В. Распределение запаса зеленых кормов на участках выпаса оленей по материалам спутниковых съемок разной детальности / В. В. Елсаков, С. М. Зуев, Т. А. Мыльникова // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2022. – Т. 19, №. 2. – С. 155–168.

61. Елсаков, В. В. Спутниковые технологии в исследованиях растительного покрова оленевых пастбищ п-ова Ямал / В. В. Елсаков, Л. М. Морозова // Научный вестник ЯНАО. – 2018. – Вып. 4 (101). – С. 21–23.

62. Елсаков, В. В. Межгодовые изменения индекса NDVI на территории европейского северо-востока России и западной Сибири в условиях климатических флюктуаций последних десятилетий / В. В. Елсаков, М. Ю. Телятников // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2013. – Т. 10, №. 3. – С. 260–271.

63. Елсаков, В. В. Современные изменения растительного покрова пастбищного севера оленя Тиманской тундры по результатам анализа данных спутниковой съемки / В. В. Елсаков, В. М. Щанов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2019. – Т. 16, №. 2. – С. 128–142.

64. Жуков, А. А. Динамика продуктивности восстановленной растительности угольного разреза «Черногорский» по спутниковым данным Terra/MODIS / А. А. Жуков, Е. Ю. Жукова // Лесной вестник. Forestry Bulletin. – 2023. – Т. 27., №. 2. – С. 96–103.

65. Запасы фитомассы и деструкция растений-торфообразователей на начальных этапах разложения в условиях ненарушенных и постпирогенных торфяников Западной Сибири / Л. Г. Никонова, Д. А. Калашникова, Е. А. Головацкая [и др.] // Почвы и окружающая среда. – 2024. – Т. 7., №. 2. – Ст. е258.

66. Зотова, Л. И. Оценка состояния оленевых пастбищ в зонах промышленной инфраструктуры месторождений Ямalo-Ненецкого автономного округа / Л. И. Зотова, С. Ю. Дедюсова // Проблемы региональной экологии. – 2016. – №. 5. – С. 92–98.

67. Зуев, С. М. Истощение оленевых пастбищ как причина трансформаций в оленеводстве и социальных изменений в традиционном образе жизни коренных малочисленных народов Севера ЯНАО / С. М. Зуев // Научный вестник ЯНАО. – 2013. – №. (2) 79. – С. 29–38.

68. Зуев, С. М. Оленеводство в ямalo-ненецком автономном округе: перспективы и проблемы / С. М. Зуев // Научный вестник ЯНАО. – 2015. – №. 3 (88). – С. 103–107.

69. Зуев, С. М. Проблемы устойчивого развития оленеводства в Ямalo-Ненецком автономном округе/ С. М. Зуев // Россия в глобальном мире. – 2016. – №. 9 (32). – С. 173–187.

70. Зуев, В. В. Климатически обусловленные изменения растительного покрова тайги и тундры западной Сибири в 1982–2015 гг. по данным спутниковых исследований / В. В. Зуев, Е. М. Короткова, А. В. Павлинский // Исследование Земли из космоса. – 2019. – №. 6. – С. 66–76.

71. Иванов, В. А. Оленеводство в арктическом субрегионе: состояние и направления развития / В. А. Иванов // Регион: экономика и социология. – 2014. – №. 2 (82). – С. 39–51.

72. Изменение растительности и животного населения в тундрах Ямала под действием интенсивного выпаса домашних оленей / М. Г. Головатин, Л. М. Морозова, С. П. Пасхальный [и др.] // Вестник СГАУ им. Н. И. Вавилова. – 2008. – №. 9. – С. 13–18.

73. Изменение состояния растительности и геокриологических условий Тазовского полуострова (восточная часть) за период 1988–2016 гг. / Д. В. Московченко, С. П. Арефьев, В. А. Глазунов [и др.] // Криосфера Земли. – 2017. – Т. 21, №. 6. – С. 3–13.

74. Изменения биологической продуктивности наземных экосистем российской Арктики в XXI в. / А. А. Тишков, Е. А. Белоновская, А. Н. Кренке [и др.] // Арктика: экология и экономика. – 2021. – Т. 11, №. 1. – С. 30–41.

75. Им, С.Т. Миграция северной границы вечнозелёных хвойных древостоев в Сибири в XXI столетии / С. Т. Им, В. И. Харук, В. Г. Ли // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2020. – Т. 17, №. 1. – С. 176–187.

76. Использование временных рядов вегетационного индекса NDVI для мониторинга растительного покрова степной зоны Западной Сибири / Н. Н. Михайлов, Л. А. Михайлова, Н. Ф. Харламова [и др.] // Научные ведомости. Серия Естественные науки. – 2010. – №. 15 (86), вып. 12. – С. 25–33.

77. Использование спутникового сервиса ВЕГА в региональных системах дистанционного мониторинга / Е. А. Лупян, С. А. Барталев, В. А. Толпин [и др.] // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2014. – Т. 11, №. 3. – С. 215–232.

78. Калмыкова, О. Г. Сезонная динамика надземной фитомассы разнотравно-типчаково-степномятликово-залесскоковыльного (*Stipa zalesskii*, *Poa transbaicalica*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposa*) сообщества со *Spiraea crenata* / О. Г. Калмыкова, Дусаева, Г. Х. Н. В. Максутова // Вопросы степеведения. – 2016. – №. 13 – С. 33–37.

79. Карелин, Д. В. Запасы и продукция углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России / Д. В. Карелин, Д. Г. Замолодчиков, Т. Г. Гильманов // Лесоведение. – 1995. – №. 5. – С. 29–36.

80. Карпов, Н.С. Влияние выпаса северных оленей на растительность пастбищ субарктических тундр Якутии / Н. С. Карпов. – Якутск, 1991. – 116 с.

81. Козлова, А. Е. Антропогенное преобразование рельефа в условиях хозяйственного освоения территории полуострова Ямал / Е. А. Козлова // Известия РАН. Серия Географическая. – 2013. – №. 4.– С. 87–94.

82. Колпащиков, Л. А. Экосистема: северные олени – пастбища – человек / Л. А. Колпащиков, В. В. Михайлов, А. Д. Мухачев. – СПб., 2011. – 336 с.

83. Комаров, А. А. Сравнительная характеристика различных вегетационных индексов при оценке состояния растительного покрова кормовых трав / А. А. Комаров, А. Д. Кирсанов, С. Н. Малашин // Известия Санкт-Петербургского гос. аграрного ун-та. – 2021. – №. 2 (63). – С. 18–29.

84. Коновалов, А. А. Зональное распределение биоты российского Заполярья / А. А. Коновалов, С. Н. Иванов // Арктика: экология и экономика. – 2018. – №. 4 (32). – С. 95–103.

85. Королев, П. Оленеводство на Ямале / П. Королев // Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. – М., 1932. – С. 98–158.

86. Крючков, В. В. Чуткая Субарктика / В. В. Крючков. – М., 1976. – 136 с.

87. Кулюгина, Е. Е. Влияние традиционного природопользования на растительность горных тундр Приполярного Урала / Е. Е. Кулюгина, Л. Н. Истомина // Вестник Института биологии КНЦ УрО РАН. – 2007. – №. 7 (117). – С. 16–21.

88. Лавренко, Е. М. Полевая геоботаника. / Е. М. Лавренко, А. А. Корчагин. – М.; Л., 1959. – Т. 1. – 444 с.

89. Лавренко, Е. М. Полевая геоботаника / Е. М. Корчагин, А. А. Корчагин. – М.; Л., 1964. – Т. 3. – 530 с.

90. Лавриненко, И. А. Динамика растительного покрова острова Вайгач под влиянием климатических изменений / И. А. Лавриненко // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2011. – Т. 8, №. 1. – С. 183–189.

91. Лавриненко, И. А. Влияние климатических изменений на растительный покров островов Баренцева моря / И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – №. 6. – С. 4–16.

92. Логинов, В. Г. Оленеводство как базовая отрасль традиционного сектора АПК Севера / В. Г. Логинов // Аграрный вестник Урала. – 2014. – №. 11 (129). – С. 74–77.

93. Логинов, В. Г. Срединный арктический регион: ресурсы, социум, экология и экономика. / В. Г. Логинов, В. В. Балашенко. – Екатеринбург, 2014. – 291 с.

94. Логинов, В. Г. Вред, причиненный ресурсам традиционного природопользования, и его экономическая оценка / В. Г. Логинов, М. Н. Игнатьева, В. В. Балашенко // Экономика региона. – 2017. – Т. 13, вып. 2. – С. 396–409.

95. Магомедова, М. А. Восстановление лишайникового покрова на гарях и выбитых оленевых пастбищах: экологические особенности, датировка стадий, обоснование мониторинга / М. А. Магомедова // Обь-Иртышский бассейн – национальное достояние России: материалы науч.-практ. конф. (г. Салехард, 4–5 окт. 2006 г.). – Салехард, 2006. – С. 66–69.

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

97. Методический подход к экономической оценке снижения ресурсного потенциала тундровых пастбищ Ямала / В. Г. Логинов, В. В. Балашенко, Л. В. Мельников [и др.] // Экономика природопользования. – 2012. – №. 6. – С. 34–46.

98. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности: учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М., 2000. – 264 с.

99. Миркин, Б. М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – М., 1983. – 134 с.

100. Миронычева-Токарева, Н. П. Запасы фитомассы и депонированных в ней элементов питания в травяном болоте Польши / Н. П. Миронычева-Токарева, С. В. Шибарева, П. Громадка // Сибирский экологический журнал. – 2009. – №. 2. – С. 261–267.

101. Многолетняя динамика NDVI-растительности различных классов тундры в зависимости от температуры и атмосферных воздействий / А. Г. Дегерменджи, Г. С. Высоцкая, Л. А. Сомова [и др.] // Доклады РАН. Науки о Земле. – 2020. – Т. 493, №. 2. – С. 103–106.

102. Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспортировки газа / отв. ред. Л. Н. Добринский. – Екатеринбург, 1997. – 191 с.

103. Морозова, Л. М. Изменение соотношения хозяйственных групп растений в злаково-ковыльном сообществе под воздействием выпаса / Л. М. Морозова // Экология, человек и проблемы охраны природы: тез. докл. обл. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов, 1–3 марта 1983 г. – Свердловск, 1983. – С. 79–80.

104. Морозова, Л. М. Динамика надземной фитомассы степных пастбищ Южного Урала / Л. М. Морозова // Ботанические исследования на Урале (информационные материалы). – Свердловск, 1984. – С. 11–12.

105. Морозова, Л. М. Динамика степной растительности Южного Урала под воздействием выпаса / Л. М. Морозова // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. – Свердловск, 1985. – С. 89–99.

106. Морозова, Л. М. Запасы и структура надземной фитомассы степных сообществ Южного Урала в связи с их пастбищной деградацией / Л. М. Морозова // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. – Свердловск, 1990. – С. 3–16.

107. Морозова, Л. М. Современная растительность Полярного Урала севернее р. Байдарата / Л. М. Морозова // Научный вестник ЯНАО. – 2003. – Вып. 3 (2). – С. 61–73.

108. Морозова, Л. М. Структура растительного покрова и растительные ресурсы полуострова Ямал / Л. М. Морозова, М. А. Магомедова. – Екатеринбург, 2004. – 63 с.

109. Морозова, Л. М. Состояние растительного покрова тундровых пастбищ в районах многолетнего выпаса домашних и диких северных оленей / Л. М. Морозова, Н. В. Малыгина // В мире научных открытий. – 2013. – №. 7.3 (43). – С. 49–79.

110. Морозова, Л. М. Растительный покров северной части Приуральского района ЯНАО (от р. Кара до берега Байдарацкой губы) / Л. М. Морозова, С. Н. Эктора // Научный вестник ЯНАО. – 2010. – №. 1(64). – С. 3–25.

111. Морозова, Л. М. Опустынивание тундровых экосистем полуострова Ямал / Л. М. Морозова, С. Н. Эктора // Материалы региональной научной конференции, посвященной 75-летию Ботанического сада УрО РАН и памяти члена-корреспондента РАН С.А. Мамаева. – Екатеринбург, 2012. – С. 110–114.

112. Надземная и подземная фитомассы луговых сообществ поймы Средней Оби (Кривошеинский район Томской области) / Л. Ф. Шепелева, М. С. Пудова, Е. А. Леденева [и др.] // Журнал Сибирского федерального ун-та. Биология. – 2023. – №. 16 (4). – С. 454–470.

113. Наумов, С. Ю. Геоботаника: учебное пособие / С. Ю. Наумов, И. В. Кирпичев. – Луганск, 2017. – 109 с.

114. Национальный доклад «Глобальный климат и почвенный покров России: опустынивание и деградация земель, институциональные, инфраструктурные, технологические меры адаптации (сельское и лесное хозяйство)» / ред. Р. С.–Х. Эдельгериев. – М., 2019. – Т. 2. – 476 с.

115. Пасхальный, С. П. Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал / С. П. Пасхальный, М. Г. Головатин. – Екатеринбург, 2004. – 79 с.

116. Перфильев, И. А. Схема организации обследования тундровых пастбищ в Сибири / И. А. Перфильев // Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. – М., 1932. – С. 58–62.

117. Платформа Google Earth Engine [Электронный ресурс]. – URL: <https://earthengine.google.com> (дата посещения 24.01.2025).

118. Подурец, О. И. Связь динамики запасов растительного вещества с фазами посттехногенного почвообразования / О. И. Подурец // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2011. – №. 346. – С. 169–173.

119. «Позеленение» Российской Арктики и современные тренды изменения ее биоты / Е. А. Белоновская, А. А. Тишков, М. А. Вайсфельд [и др.] // Известия РАН. Серия Географическая. – 2016. – №. 3. – С. 28–39.

120. «Позеленение» тундры как драйвер современной динамики арктической биоты / А. А. Тишков, Е. А. Белоновская, М. А. Вайсфельд [и др.] // Арктика: экология и экономика. – 2018. – №. 2 (30). – С. 31–44.

121. Полежаев, А. Н. Изменения растительности на пастбищах Чукотки под влиянием выпаса / А. Н. Полежаев // Экология. – 1980. – №. 5. – С. 5–13.

122. Полежаев, А. Н. Влияние выпаса оленей на продуктивность пастбищ Чукотки / А. Н. Полежаев // Биологические проблемы Севера: тез. докл. X Всесоюз. симп. – Магадан, 1983. – Ч. 1. – С. 179–180.

123. Полуостров Ямал: растительный покров / М. А. Магомедова, Л. М. Морозова, С. Н. Эктора [и др.]. – Тюмень, 2006. – 360 с.

124. Понятовская, В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах / В. М. Понятовская // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. – Т. 3. – С. 209–299.

125. Последствия изменений климата для экономического роста и развития отдельных секторов экономики российской Арктики / Б. Н. Порфириев, С. А. Воронина, В. В. Семикашев [и др.] // Арктика: экология и экономика. – 2017. – №. 4 (28). – С. 4–17.

126. Поспелова, Е. Б. Запас и структура фитомассы некоторых типов тундр восточного побережья оз. Таймыр / Е. Б. Поспелова // Биологические проблемы Севера: тез. докл. X Всесоюз. симп. – Магадан, 1983. – Ч. 1. – С. 206–207.

127. Поспелова, Е. Б. Флора подзоны южных тундр полуострова Таймыр / Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов // Растительный мир Азиатской России. – 2016. – №. 1 (21). – С. 80–88.

128. Принципы составления обзорной «Карты растительности Западно-Сибирской равнины» / И. С. Ильина, Е. И. Лапшина, В. Д. Махно [и др.] // Геоботаническое картографирование. – Ленинград, 1977. – С. 41–58.

129. Природа Ямала / отв. ред. Л.Н. Добринский – Екатеринбург, 1995. – 434 с.

130. Природная среда Ямала / В. Р. Цибульский, Э. И. Валеева, С. П. Арефьева [и др.]. – Тюмень, 1995а. – Т. 2. – 104 с.

131. Природная среда Ямала / В. Р. Цибульский, Э. И. Валеева, С. П. Арефьева [и др.]. – Тюмень, 1995б. – Т. 1. – 168 с.

132. Проблемы опустынивания земель республики Тыва / А. Д. Самбуу, А. Б. Дапылдай, А. Н. Куулар [и др.] // Аридные экосистемы. – 2012. – Т. 18, №. 4 (53). – С. 35–44.

133. Продуктивность травяных экосистем Тувы / А. А. Титлянова, Н. П. Косых, С.С. Курбатская [и др.] // Почвы и окружающая среда. – 2020. – Т. 3, №. 2. – Ст. е110.

134. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение I. Растительный покров / В. П. Седельников, Ю. С. Равкин, А. А. Титлянова [и др.] // Сибирский экологический журнал – 2011. – №. 3. – С. 311–323.

135. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период / И. С. Шереметьев, С. Б. Розенфельд, И. А. Дмитриев [и др.] // Сибирский экологический журнал – 2014. – №. 5. – С. 765–775.

136. Рябицев, В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в субарктике. / В. К. Рябицев. – Екатеринбург, 1993. – 296 с.

137. Самбыла, Ч. Н. Запасы надземной фитомассы и почвы лишайниковых сообществ Тувы / Ч. Н. Самбыла // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы V Междунар. науч.-практ. конф., 21–23 ноября 2006 г. – Барнаул, 2006. – С. 208–211.

138. Самбыла, Ч. Н. Запасы надземной фитомассы тундровых сообществ высокогорий Тувы : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05, 03.00.16 / Ч. Н. Самбыла. – Новосибирск, 2007. – 16 с.

139. Самбыла, Ч. Н. Фитомасса высокогорных растительных сообществ Алтае-Саянской горной области : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08, 03.02.01 / Ч. Н. Самбыла. – Кызыл, 2018. – 33 с.

140. Сараева, Л. И. Влияние перевыпаса на разнотравно-злаковые степи Южной Даурии / Л. И. Сараева, Т. Е. Ткачук // Экобиотех. – 2021. – Т. 4, №. 3. – С. 167–170.

141. Сафонов, В. М. Экология и использование дикого северного оленя в Якутии. / В. М. Сафонов. – Якутск, 2005. – 188 с.

142. Сезонные изменения микробиома рубца у северного оленя (*Rangifer tarandus*) в условиях российской Арктики / Л. А. Ильина, В. А. Филиппова, К. А. Лайшев [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2020. – Т. 55, №. 4. – С. 697–713.

143. Системный анализ биогеоценозов полуострова Ямал: имитационное моделирование воздействия крупностадного оленеводства на растительный покров / Ф. В. Кряжимский, К. В. Маклаков, Л. М. Морозова [и др.] // Экология. – 2011. – №. 5. – С. 323–333.

144. Словарь-справочник по агрофитоценологии и луговедению / отв. ред. А.М. Гродзинский, Ю.Р. Шеляг-Сосонко. – Киев, 1991. – 136 с.

145. Смирнов, В. С. Изменение продуктивности тундровых фитоценозов под влиянием консументов / В. С. Смирнов, С. Г. Токмакова // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. – Свердловск, 1974. – С. 170–180.

146. Современное состояние кормовых ресурсов и питание северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) в арктических тундрах острова Врангеля / В. Д. Казьмин, С. С. Холод, С. Б. Розенфельд [и др.] // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90, №. 3. – С. 377–384.

147. Создание инструментов для удаленной обработки спутниковых данных в современных информационных системах / А. В. Кашницкий, И. В. Балашов, Е. А. Лупян [и др.] // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2015. – Т. 12, №. 1. – С. 156–170.

148. Соковнина (Абдульманова), С. Ю. Прирост кормовых видов лишайников рода *Cladonia* (*Cladoniaceae*) на пастбищах домашнего северного оленя / С. Ю. Соковнина (Абдульманова), С. Н. Эктора // Растительные ресурсы. – 2020. – Т. 56, вып. 3. – С. 221–240.

149. Соколов, Н. Н. Геоморфологические наблюдения при геоботанических исследованиях / Н. Н. Соколов // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1959. – Т. 1. – С. 79–99.

150. Сорочинская, Д. А. Структура и распределение надземной фитомассы тундровых сообществ Западной Сибири / Д. А. Сорочинская, Н. Б. Леонова // Экосистемы: экология и динамика. – 2020. – Т. 4, №. 3, – С. 5–33.

151. Состояние и перспективы развития методов спутникового картографирования растительного покрова России / С. А. Барталев, В. А. Егоров, В. О. Жарко [и др.] // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2015. – Т. 12, №. 5. – С. 203–221.

152. Социально-экологические условия промышленного освоения полуострова Ямал / В. Д. Богданов, М. Г. Головатин, Л. М. Морозова [и др.] // Экономика региона. – 2012. – №. 3 (31). – С. 141–150.

153. Сочава, В. Б. Тундроведение и ягелеустройство. / В. Б. Сочава // Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. – М., 1932. – С. 53–57.

154. Специализированный спутниковый сервис "ВЕГА-Science" [Электронный ресурс]. – URL: <http://sci-vega.ru/> (дата посещения 16.12.2023).

155. Спутниковый сервис мониторинга состояния растительности («ВЕГА») / Е. А. Лупян, И. Ю. Савин, С. А. Барталев [и др.] // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2011. – Т. 8, №. 1. – С. 190–198.

156. Степановских, А. С. Экология: учебник для вузов. / А. С. Степановских. – М., 2001. – 703 с.

157. Титлянова, А. А. Методология и методы изучения продукциино-деструкционных процессов в травяных экосистемах / А. А. Титлянова // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. – Изд. 2-е, испр. и доп. – Новосибирск, 2018. – С. 6–13.

158. Титлянова, А. А. Развитие представлений о биотическом круговороте / А. А. Титлянова // Почвы и окружающая среда. – 2023. – Т. 6, №. 4. – Ст. e239.

159. Титлянова, А. А. Влияние пастбищной нагрузки и погодных условий на продуктивность сухих степей Тувы / А. А. Титлянова, Ч. С. Кыргыс, А. Д. Самбуу // Почвы и окружающая среда. – 2020. – Т. 3, №. 2. – Ст. e113.

160. Титлянова, А. А. Продуктивность травяных экосистем: справочник / А. А. Титлянова, С. В. Шибарева. – М., 2020. – 100 с.

161. Тихановский, А. Н. Состояние, проблемы и технологии восстановления нарушенных земель Крайнего Севера / А. Н. Тихановский // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель: материалы IX Всерос. науч. конф. с междунар. участием, Екатеринбург, 20–25 авг. 2012 г. – Екатеринбург, 2012. – С. 247–253.

162. Тишков, А. А. «Арктический вектор» в сохранении наземных экосистем и биоразнообразия / А. А. Тишков // Арктика: экология и экономика. – 2012. – №. 2 (6). – С. 28–43.

163. Тишков, А. А. «Позеленение» Арктики в XXI в. как эффект синергизма действия глобального потепления и хозяйственного освоения / А. А. Тишков, А. Н. Кренке-мл. // Арктика: экология и экономика. – 2015. – №. 4 (20). – С. 28–37.

164. Токарева, О. С. Обработка и интерпретация данных дистанционного зондирования Земли: учеб. пособие / О. С. Токарева. – Томск, 2010. – 148 с.

165. Тюрин, В. А. Марал (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873) в Восточном Саяне (распространение, экология, оптимизация использования) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / В. А. Тюрин. – Красноярск, 2014. – 24 с.

166. Уваров, С. А. Фитомасса лишайников и зеленых растений в сообществах восточноевропейских тундр / С. А. Уваров, А. М. Лапина, О. В. Лавриненко // Растительные ресурсы. – 2021. – Т. 57, вып. 1. – С. 15–38.

167. Филант, К. Г. Правовые аспекты развития оленеводства в Российской Федерации / К. Г. Филант // Сборник избранных трудов по материалам Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Архангельск, 2017. – С. 692–696.

168. Хомутов, А. В. Динамика растительного покрова и глубины сезонного протаивания в типичной тундре центрального Ямала при техногенном воздействии / А. В. Хомутов, О. В. Хитун // Вестник Тюменского гос. ун-та. – 2014. – №. 4. – С. 17–27.

169. Хорошев, А. В. Оценка индекса NDVI как источника информации о надземной фитомассе в степях / А. В. Хорошев, О. Г. Калмыкова, Г. Х. Дусаева // Исследование Земли из космоса. – 2023. – №. 3. – С. 27–43.

170. Черепанов, А. С. Вегетационные индексы / А. С. Черепанов // Геоматика. – 2011. – №. 2. – С. 98–102.

171. Черепанов, А. С. Спектральные свойства растительности и вегетационные индексы / А. С. Черепанов, Е. Г. Дружинина // Геоматика. – 2009. – №. 3. – С. 28–32.

172. Чернов, Ю. И. Жизнь тундр / Ю. И. Чернов. – М., 1980. – 236 с.

173. Чернов, Ю. И. Тепловые условия и биота Арктики / Ю. И. Чернов // Экология. – 1989. – №. 2. – С. 49–57.

174. Шереметьев, И. С. Организация сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 / И.С. Шереметьев. – Владивосток, 2018. – 47 с.

175. Шимит, Л. Д. Оленеводство: учеб. пособие / Л.Д. Шимит, Ч. Ш. Кунга. – Кызыл, 2018. – 104 с.

176. Щелкунова, Р. П. Воздействие промышленности и транспорта на олени пастища (на примере Таймыра) / Р. П. Щелкунова // География и природные ресурсы. – 1992. – №. 4. – С. 49–55.

177. Южаков, А. А. Личные олени как основа сохранения оленеводства / А. А. Южаков // Научный вестник ЯНАО. – 2017а. – №. 4 (97). – С. 28–31.

178. Южаков, А. А. Северное оленеводство в XXI в.: генетический ресурс, культурное наследие и бизнес / А. А. Южаков // Арктика: экология и экономика. – 2017б. – №. 2 (26). – С. 131–137.

179. Южаков, А. А. Трансформация оленеводства Арктики в условиях рыночной экономики (на примере Ямала) / А. А. Южаков, Г. Ф. Деттер // Арктика: экология и экономика. – 2020. – №. 4 (40). – С. 139–150.

180. Южаков, А.А. Новые знания, методы и модели в разведении, экологии и эпизоотологии северных оленей. / А. А. Южаков, Т. М. Романенко, К. А. Лайшев. – СПб.; Пушкин, 2018. – 72 с.

181. Юрковская, Т. К. Зональное деление растительного покрова Западной Сибири / Т. К. Юрковская, И. Н. Сафонова // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, №. 1. – С. 3–11.

182. A new estimate of tundra-biome phytomass from trans-Arctic field data and AVHRR NDVI / M. K. Reynolds, D. A. Walker, H. E. Epstein [et al.] // Remote Sensing Letters. – 2012. – Vol. 3, №. 5. – P. 403–411.

183. A new NDVI measure that overcomes data sparsity in cloud-covered regions predicts annual variation in ground-based estimates of high arctic plant productivity / S. R. Karlsen, H. B. Anderson, R. van der Wal [et al.] // Environmental Research Letters. – 2018. – Vol. 13, №. 2. – Art. 025011.

184. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia / N. P. Kosykh, N. G. Koronatova, N. B. Naumova [et al.] // Wetlands Ecol Manage. – 2008. – Vol. 16, №. 2. – P. 139–153.

185. Arctic browning: Impacts of extreme climatic events on heathland ecosystem CO₂ fluxes / R. Treharne, J. W. Bjerke, H. Tømmervik [et al.] // Global Change Biology. – 2018. – Vol. 25, №. 2. – P. 489–503.

186. Barnhart, S. K. Estimating Available Pasture Forage // Iowa State University. 2009. PM 1758. Reviewed. [Electronic resource]. – URL: <https://store.extension.iastate.edu/product/Estimating-Available-Pasture-Forage> (дата посещения 28.06.2023).

187. Biodiversity, Distributions and Adaptations of Arctic Species in the Context of Environmental Change / T. V. Callaghan, L. O. Björn, Y. Chernov [et al.] // Ambio: A Journal of Human Environment. – 2004. – Vol. 33, №. 7. – P. 404–417.

188. Biomass and CO₂ flux in wet sedge tundras: responses to nutrients, temperature, and light / G. R. Shaver, L. C. Johnson, D. H. Cades [et al.] // Ecological Monographs. – 1998. – Vol. 68, №. 1. – P. 75–97.

189. Bogdanov, V. D. Anthrax in Yamal: An Ecological View on Traditional Reindeer Husbandry / V. D. Bogdanov, M. G. Golovatin // Russian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 48, №. 2. – P. 95–100.

190. Boreal forests contribution to global seasonal dynamic of carbon dioxide in the atmosphere / S. I. Bartsev, A. G. Degermendzhi, Y. D. Ivanova [et al.] // Procedia Environmental Sciences. – 2012. – Vol. 13. – P. 194–201.

191. Bråthen, K. A. More efficient estimation of plant biomass / K. A. Bråthen, O. Hagberg // Journal of Vegetation Science. – 2004. – Vol. 15, №. 5. – P. 653–660.

192. Bråthen, K.A. Reindeer reduce biomass of preferred plant species / K. A. Bråthen, J. Oksanen // *Jounal of Vegetation Science*. – 2001. – Vol. 12, №. 4. – P. 473–480.

193. Can reindeer husbandry management slow down the shrubification of the Arctic? / M. Verma, H. S. to Bühne, M. Lopes [et al.] // *Journal of Environmental Management*. – 2020. – Vol. 267. – Art. 110636.

194. Changes in greening in the high Arctic: insights from a 30 year AVHRR max NDVI dataset for Svalbard / H. Vickers, K. A. Høgda, S. Solbø [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2016. – Vol. 11, №. 10. – Art. 105004.

195. Changing seasonality of panarctic tundra vegetation in relationship to climatic variables / U. S. Bhatt, D. A. Walker, M. K. Raynolds [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2017. – Vol. 12, №. 5 – Art. 055003.

196. Circumpolar Arctic Tundra Vegetation Change Is Linked to Sea Ice Decline / U. S. Bhatt, D. A. Walker, M. K. Raynolds [et al.] // *Earth Interactions*. – 2010. – Vol. 14, №. 8. – P. 1–20.

197. Complexity revealed in the greening of the Arctic / I. H. Myers-Smith, J. T. Kerby, G. K. Phoenix [et al.] // *Nature Climate Change*. – 2020. – Vol. 10, №. 2. – P. 106–117.

198. Continuous and discrete extreme climatic events affecting the dynamics of a high-arctic reindeer population / K.-S. Chan, A. Mysterud, N. A. Øritsland [et al.] // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 145. – P. 556–563.

199. Contrasting shrub species respond to early summer temperatures leading to correspondence of shrub growth patterns / S. Weijers, R. Pape, J. Löfller [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2018. – Vol. 13, №. 3. – Art. 034005.

200. Disturbance, Feedbacks and Conservation / H.P. Huntington, T. Arnblom, F. Danielsen [et al.] // *Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity*. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 628–651.

201. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades / H. E. Epstein, M. K. Raynolds, D. A. Walker [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2012. – Vol. 7, №. 1. – Art. 015506.

202. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling / J. Olofsson, H. Kitti, P. Rautiainen [et al.] // *Ecography*. – 2001. – Vol. 24, №. 1. – P. 13–24.

203. Elmendorf, S. C. Limits on phenological response to high temperature in the Arctic / S. C. Elmendorf, R. D. Hollister // *Scientific Reports*. – 2023. – Vol. 13, №. 1. – P. 1–9.

204. Feasibility of active handheld NDVI sensors for monitoring lichen ground cover / R. Erlandsson, M. K. Arneberg, H. Tømmervik [et al.] // *Fungal Ecology*. – 2023. – Vol. 63, №. 1. – Art. 101233.

205. Forbes, B. C. Tundra Disturbance Studies, III: Short-term Effects of Aeolian Sand and Dust, Yamal Region, Northwest Siberia / B. C. Forbes // Environmental Conservation. – 1995. – Vol. 22, №. 4. – P. 335–344.

206. Forbes, B. C. Tundra disturbance studies IV. Species establishment on anthropogenic primary surfaces, Yamal peninsula, northwest Siberia, Russia / B. C. Forbes // Polar Geography. – 1997. – Vol. 21, №. 1. – P. 79–100.

207. Forbes, B. C. Russian Arctic warming and ‘greening’ are closely tracked by tundra shrub willows / B. C. Forbes, M. M. Fauria, P. Zetterberg // Global Change Biology. – 2010. – Vol. 16, №. 5. – P. 1542–1554.

208. Forbes, B. C. Revegetation of disturbed arctic sites: constraints and applications / B. C. Forbes, R. L. Lefferies // Biological Conservation. – 1999. – Vol. 88. – P. 15–24.

209. Frank, D. A. Aboveground biomass estimation with the canopy intercept method: a plant growth form caveat / D. A. Frank, S. J. McNaughton // OIKOS. – 1990. – Vol. 57, №. 1. – P. 57–60.

210. Fungi / A. Dahlberg, H. Bültmann, C. L. Cripps [et al.] // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 354–371.

211. Golovatin, M. G. Effect of reindeer overgrazing on vegetation and animals of tundra ecosystems of the Yamal peninsula / Golovatin, L. M. Morozova, S. N. Ektova // Czech Polar Reports. – 2012. – Vol. 2, №. 2. – P. 80–91.

212. Henry, G. H. R. Recovery of tundra vegetation after overgrazing by caribou in Arctic Canada / G. H. R. Henry, A. Gunn // Arctic. – 1991. – Vol. 44, №. 1. – P. 38–42.

213. Herbivore absence can shift dry heath tundra from carbon source to sink during peak growing season / E. Min, M. E Wilcots, S. Naeem [et al.] // Environmental Research Letters. – 2021. – Vol. 16, №. 2. – Art. 024027.

214. Hudson, J. M. G. Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008 / J. M. G. Hudson, G. H. R. Henry // Ecology. – 2009. – Vol. 90, №. 10. – P. 2657–2663.

215. Influence of Indigenous Herding Activities on the Spatio-temporal Distribution of Reindeer during the Summer-Autumn Period: Case from Yamal, Russia / A. Terekhina, V. Filippova, A. Volkovitskiy [et al.] // Human Ecology. – 2023. – Vol. 51, №. 3. – P. 21–34.

216. Interactive Effects Between Reindeer and Habitat Fertility Drive Soil Nutrient Availabilities in Arctic Tundra / J. Sitters, M. te Beest, M. Cherif [et al.] // Ecosystems. – 2017. – Vol. 20, №. 7. – P. 1266–1277.

217. Jonasson, S. The point intercept method for non-destructive estimation of biomass / S. Jonasson // Phytocoenologia. – 1983. – Vol. 11, №. 3. – P. 385–388.

218. Lafleur, P. M. Tundra shrub effects on growing season energy and carbon dioxide exchange / P. M. Lafleur, E. R. Humphreys // Environmental Research Letters. – 2018. – Vol. 13, №. 5. – Art. 055001.

219. Land and Water Resources of Siberia / L. Mueller, A. K. Sheudshen, A. Syso [et al.] // Novel Methods for Monitoring and Managing Land and Water Resources in Siberia. – Cham, Switzerland: Springer Intern. Pub., 2016. – P. 3–73.

220. Legacies of Historical Human Activities in Arctic Woody Plant Dynamics / S. Normand, T. T. Høye, B. C. Forbes [et al.] // Annual Review of Environment and Resources. – 2017. – Vol. 42, №. 1. – P. 541–567.

221. Liu, C. A Pixel-Based Vegetation Greenness Trend Analysis over the Russian Tundra with All Available Landsat Data from 1984 to 2018 / C. Liu, H. Huang, F. Sun // Remote Sensing. – 2021. – Vol. 13, №. 23. – Art. 4933.

222. Location of studies and evidence of effects of herbivory on Arctic vegetation: a systematic map / E. M. Soininen, I. C. Barrio, R. Bjørkås [et al.] // Environmental Evidence. – 2021. – Vol. 10, №. 25. – P. 1–21.

223. Low spatial habitat overlap of herbivores in the High Arctic tundra / V. Ravalainen, I. M. G. Paulsen, I. Eischeid [et al.] // Global Ecology and Conservation. – 2024. – Vol. 49, №. 1. – Art. e02797.

224. Mammals / D. G. Reid, D. Berteaux, K. L. Laidre // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 78–141.

225. Manseau, M. Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level / M. Manseau, J. Huot, M. Crête // Journal of Ecology. – 1996. – Vol. 84, №. 4. – P. 503–513.

226. Meltofte, H. Introduction / H. Meltofte, H. P. Huntington, T. Barry // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 8–17.

227. Moon, T. A. The Arctic / T. A. Moon, R. Thoman, M. L. Druckenmiller // Bull. Amer. Meteor. Soc. – 2023. – Vol. 104, №. 9. – P. 271–321. – State of the Climate in 2022.

228. Myers-Smith, I. H. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance / I. H. Myers-Smith, D. S. Hik // Journal of Ecology. – 2018. – Vol. 106, №. 2. – P. 547–560.

229. Ongoing Climate Change in the Arctic / J. E. Walsh, J. E. Overland, P. Y. Groisman [et al.] // Ambio. – 2011. – Vol. 40. – P. 6–16.

230. Payer, D. C. Species Diversity in the Arctic / D. C. Payer, A. B. Josefson, J. Fjeldså // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 66–77.

231. Phytomass patterns across a temperature gradient of the North American arctic tundra / H. E. Epstein, D. A. Walker, M. K. Reynolds [et al.] // Journal of Geophysical Research. – 2008. – Vol. 113, №. G3. – Art. G03S02.

232. Phytomass, LAI, and NDVI in northern Alaska: Relationships to summer warmth, soil pH, plant functional types, and extrapolation to the circumpolar Arctic / D. A. Walker, H. E. Epstein, G. J. Jia [et al.] // Journal of Geophysical Research. – 2003. – Vol. 108, №. D2. – Art. 8169W.

233. Plants of the World Online [Electronic resource]. – URL: <https://powo.science.kew.org> (дата посещения 04.02.2026).

234. Plants / F. J. A. Daniëls, L.J. Gillespie, M. Poulin [et al.] // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 384–440.

235. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming / S. C. Elmendorf, H. R. G. H. R. Henry, R. D. Hollister [et al.] // Nature Climate Change. – 2012. – Vol. 2. – P. 453–457.

236. Post, E. C. Relationship between graminoid growth form and levels of grazing by caribou (*Rangifer tarandus*) in Alaska / E. C. Post, D.R. Klein // Oecologia. – 1996. – Vol. 107. – P. 364–372.

237. Potential Arctic tundra vegetation shifts in response to changing temperature, precipitation and permafrost thaw / H-J. van der Kolk, M. M. P. D. Heijmans, J. van Huissteden [et al.] // Biogeosciences. – 2016. – Vol. 13, №. 22. – P. 6229–6245.

238. Previdi, M. Arctic amplification of climate change: a review of underlying mechanisms / M. Previdi, K. L Smith, L. M. Polvani // Environmental Research Letters. – 2021. – Vol. 16, №. 9. – Art. 093003.

239. Provisioning and Cultural Services / H.P. Huntington, O. Anisimova, T. Christensen [et al.] // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 592–626.

240. *Rangifer* management controls a climate-sensitive tundra state transition / K. A. Bråthen, V. T. Ravolainen, A. Stien, T. Tveraa [et al.] // Ecological Applications. – 2017. – Vol. 27, №. 8. – P. 2416–2427.

241. Rapid recovery of recently overexploited winter grazing pastures for reindeer in northern Norway / H. Tømmervik, J. W. Bjerke, E. Gaare [et al.] // Fungal Ecology. – 2012. – Vol. 5, №. 1. – P. 3–15.

242. Reynolds, M. K. NDVI patterns and phytomass distribution in the circumpolar Arctic / M. K. Reynolds, D. A. Walker, H. A. Maier // Remote Sensing of Environment. – 2006. – Vol. 102, №. 3/4. – P. 271–281.

243. Reindeer control over shrubification in subarctic wetlands: spatial analysis based on unoccupied aerial vehicle imagery / M. Viloslada, H. Yläne, S. Juutinen [et al.] // *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. – 2023. – Vol. 9, №. 5. – P. 687–706.

244. Relationship between Species Richness, Biomass and Structure of Vegetation and Mycobiota along an Altitudinal Transect in the Polar Urals / A. G. Shiryaev, U. Peintner, V. V. Elsakov [et al.] // *Journal of Fungi*. – 2020. – Vol. 6, №. 4. – P. 1–22.

245. Richardson, A. J. Distinguishing vegetation from soil background information / A. J. Richardson, C. L. Wiegand // *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. – 1977. – Vol. 43. – P. 1541–1552.

246. Vegetation indices: advances made in biomass estimation and vegetation monitoring in the last 30 years / N. G. Silleos, T. K. Alexandridis, I. Z. Gitas [et al.] // *Geocarto International*. – 2006. – Vol. 21, №. 4. – P. 21–28.

247. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change / R. G. Pearson, S. J. Phillips, M. M. Loranty [et al.] // *Nature Climate Change*. – 2013. – Vol. 3, №. 7. – P. 673–677.

248. Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index / D. A. Walker, M. O. Leibman, H. E. Epstein [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2009. – Vol. 4, №. 4. – Art. 045004.

249. Spatial patterns of arctic tundra vegetation properties on different soils along the Eurasia Arctic Transect, and insights for a changing Arctic / H. E Epstein, D. A. Walker, G.V. Frost [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2021. – Vol. 16, №. 1. – Art. 014008.

250. Spatial variation and seasonal dynamics of leaf-area index in the arctic tundra-implications for linking ground observations and satellite images / S. Juutinen, T. Virtanen, V. Kondratyev [et al.] // *Environmental Research Letters*. – 2017. – Vol. 12, №. 9. – Art. 095002.

251. Sub-arctic mosses and lichens show idiosyncratic responses to combinations of winter heatwaves, freezing and nitrogen deposition / S. Bokhorst, J. W. Bjerke1, G. K. Phoenix [et al.] // *Physiologia Plantarum*. – 2023. – Vol. 175, №. 2. – Art. e13882.

252. Synthesis: Implications for Conservation / H. Meltofte T. Barry, D. Berteaux [et al.] // *Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity*. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 20–65.

253. Terrestrial Ecosystems / R.A. Ims, D. Ehrlich, B.C. Forbes [et al.] // *Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity*. – Akureyri, Iceland: CAFF, 2013. – P. 384–440.

254. The Arctic plant aboveground biomass synthesis dataset / L. T. Berner, K. M. Orndahl, M. Rose [et al.] // *Scientific Data*. – 2024. – Vol. 11, №. 305. – P. 1–13.

255. The change of tundra biota at Yamal peninsula (the North of the Western Siberia, Russia) in connection with anthropogenic and climatic shifts / M. G. Golovatin, L. M. Morozova, S. N. Ektova [et al.] // *Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate trends.* – New York, USA, 2009. – P. 1–46.

256. Variation in albedo and other vegetation characteristics in non-forested northern ecosystems: the role of lichens and mosses / E. A. Finne, J. W. Bjerke, R. Erlandsson [et al.] // *Environmental Research Letters.* – 2023. – Vol. 18, №. 7. – Art. 074038.

257. Vehicle tracks on high Arctic tundra: Their effects on the soil, vegetation, and soil arthropods / P. G. Kevan, B. C. Forbes, S. M. Kevan [et al.] // *Journal of Applied Ecology.* – 1995. – Vol. 32, №. 3. – P. 655–667.

258. Velocity of change in vegetation productivity over northern high latitudes / M. Huang, S. Piao, I. A. Janssens [et al.] // *Nature Ecology & Evolution.* – 2017. – Vol. 1, №. 11. – P. 1649–1654.

259. Wal, R. Herbivore impact on moss depth, soil temperature and arctic plant growth / R. Wal, S. Lieshout, M. Loonen // *Polar Biology.* – 2001. – Vol. 24, №. 1. – P. 29–32.

260. Wein, R. W. Primary Production in Arctic Cottongrass Tussock Tundra Communities / R. W. Wein, L. C. Bliss // *Arctic and Alpine Research.* – 1974. – Vol. 6, №. 3. – P. 261–274.

261. Zamolodchikov, D. G. An empirical model of carbon fluxes in Russian tundra / D. G. Zamolodchikov, D. V. Karelkin // *Global Change Biology.* – 2001. – Vol. 7, №. 2. – P. 147–161.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Видовое богатство сосудистых растений на полигонах

Таблица А.1 – Видовое богатство сосудистых растений на полигоне Еркута

№	Вид	Семейство
1	<i>Angelica decurrents</i> (Ledeb.) B.Fedtsch.	Apiaceae
2	<i>Neogaya simplex</i> (L.) Meisn.	
3	<i>Antennaria lanata</i> Greene	Asteraceae
4	<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.	
5	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	
6	<i>Crepis chrysanthia</i> (Ledeb.) Turcz.	
7	<i>Crepis nigrescens</i> Pohle	
8	<i>Crepis tectorum</i> L.	
9	<i>Hieracium congruens</i> Norrl.	
10	<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fr.	
11	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	
12	<i>Sibirotrisetum sibiricum</i> (Rupr.) Barberá	
13	<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>lapponica</i> (With.) Tzvelev	
14	<i>Tanacetum bipinnatum</i> Sch.Bip.	
15	<i>Tephroseris frigida</i> (Richardson) Holub	
16	<i>Tephroseris integrifolia</i> subsp. <i>atropurpurea</i> (Ledeb.) B.Nord.	
17	<i>Tripleurospermum hookeri</i> Sch.Bip.	
18	<i>Tripleurospermum subpolare</i> Pobed.	
19	<i>Alnus alnobetula</i> subsp. <i>fruticosa</i> (Rupr.) Raus	Betulaceae
20	<i>Betula nana</i> L.	
21	<i>Myosotis asiatica</i> (Vestergr.) Schischk. & Serg.	Boraginaceae
22	<i>Myosotis scorpioides</i> L.	
23	<i>Cochlearia groenlandica</i> L.	Brassicaceae
24	<i>Descurainia sophioides</i> (Fisch. ex Hook.) O.E.Schulz	
25	<i>Draba hirta</i> L.	
26	<i>Campanula rotundifolia</i> L.	Campanulaceae
27	<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link	Caprifoliaceae
28	<i>Cerastium regelii</i> Ostenf.	Caryophyllaceae
29	<i>Cherleria arctica</i> (Steven ex Ser.) A.J.Moore & Dillenb.	
30	<i>Dianthus repens</i> Willd.	
31	<i>Dianthus superbus</i> L.	
32	<i>Eremogone polaris</i> (Schischk.) Ikonn.	
33	<i>Sabulina verna</i> (L.) Rchb.	
34	<i>Silene involucrata</i> (Cham. & Schldl.) Bocquet	
35	<i>Stellaria longifolia</i> Muhl. ex Willd.	
36	<i>Stellaria peduncularis</i> Bunge	
37	<i>Carex acuta</i> L.	Cyperaceae
38	<i>Carex aquatilis</i> var. <i>minor</i> Boott	
39	<i>Carex bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtzev) Å.Löve & D.Löve	
40	<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.	
41	<i>Carex chordorrhiza</i> L.f.	
42	<i>Carex limosa</i> L.	
43	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	

№	Вид	Семейство
44	<i>Carex rariflora</i> (Wahlenb.) Sm.	
45	<i>Carex rotundata</i> Wahlenb.	
46	<i>Carex rupestris</i> All.	
47	<i>Carex supina</i> var. <i>spaniocarpa</i> (Steud.) B.Boivin	
48	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	
49	<i>Eriophorum brachyantherum</i> Trautv. & C.A.Mey.	
50	<i>Eriophorum chamissonis</i> C.A.Mey.	
51	<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	
52	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	
53	<i>Diapensia lapponica</i> L.	Diapensiaceae
54	<i>Equisetum arvense</i> L.	Equisetaceae
55	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	
56	<i>Equisetum palustre</i> L.	
57	<i>Andromeda polifolia</i> L.	
58	<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.	
59	<i>Empetrum nigrum</i> L.	
60	<i>Pyrola grandiflora</i> Radius	
61	<i>Pyrola minor</i> L.	
62	<i>Rhododendron tomentosum</i> Harmaja	
63	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	
64	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	
65	<i>Astragalus norvegicus</i> Weber	Fabaceae
66	<i>Hedysarum hedysaroides</i> subsp. <i>arcticum</i> (B.Fedtsch.) P.W.Ball	
67	<i>Oxytropis sordida</i> (Willd.) Pers.	
68	<i>Vicia cracca</i> L.	
69	<i>Juncus arcticus</i> Willd.	Juncaceae
70	<i>Juncus biglumis</i> L.	
71	<i>Juncus castaneus</i> Sm.	
72	<i>Juncus filiformis</i> L.	
73	<i>Luzula confusa</i> Lindeb.	
74	<i>Luzula kjellmaniana</i> Miyabe & Kudô	
75	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	
76	<i>Luzula parviflora</i> (Ehrh.) Desv.	
77	<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) Schult.	
78	<i>Luzula wahlenbergii</i> Rupr.	
79	<i>Oreojuncus trifidus</i> (L.) Záv.Drábk. & Kirschner	
80	<i>Pinguicula villosa</i> L.	Lentibulariaceae
81	<i>Huperzia appressa</i> (Bach.Pyl. ex Desv.) Á.Löve & D.Löve	Lycopodiaceae
82	<i>Lycopodium alpinum</i> L.	
83	<i>Lycopodium annotinum</i> L.	
84	<i>Lycopodium dubium</i> Zoëga	
85	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	Melanthiaceae
86	<i>Corallorrhiza trifida</i> Châtel.	Orchidaceae
87	<i>Castilleja arctica</i> Krylov & Serg.	Orobanchaceae
88	<i>Euphrasia frigida</i> Pugsley	
89	<i>Lagotis glauca</i> subsp. <i>minor</i> (Willd.) Hultén	

№	Вид	Семейство
90	<i>Pedicularis amoena</i> Adams ex Steven	
91	<i>Pedicularis hirsuta</i> L.	
92	<i>Pedicularis karoi</i> Freyn	
93	<i>Pedicularis labradorica</i> Wirsing	
94	<i>Pedicularis lapponica</i> L.	
95	<i>Pedicularis oederi</i> Vahl	
96	<i>Pedicularis sudetica</i> Willd.	
97	<i>Parnassia palustris</i> L.	Parnassiaceae
98	<i>Veronica longifolia</i> L.	Plantaginaceae
99	<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	Plumbaginaceae
100	<i>Achnatherum calamagrostis</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae
101	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	
102	<i>Alopecurus magellanicus</i> Lam.	
103	<i>Anthoxanthum monticola</i> (Bigelow) Veldkamp	
104	<i>Anthoxanthum nitens</i> (Weber) Y.Schouten & Veldkamp	
105	<i>Arctagrostis latifolia</i> (R.Br.) Griseb.	
106	<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	
107	<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	
108	<i>Calamagrostis stricta</i> (Timm) Koeler	
109	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.	
110	<i>Dupontia fisheri</i> R.Br.	
111	<i>Dupontia fulva</i> (Trin.) Röser & Tkach	
112	<i>Festuca ovina</i> L.	
113	<i>Festuca richardsonii</i> Hook.	
114	<i>Festuca rubra</i> L.	
115	<i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss.	
116	<i>Festuca vivipara</i> (L.) Sm.	
117	<i>Koeleria spicata</i> (L.) Barberá, Quintanar, Soreng & P.M.Peterson	
118	<i>Phleum alpinum</i> L.	
119	<i>Poa alpigena</i> Lindm.	
120	<i>Poa alpina</i> L.	
121	<i>Poa arctica</i> R.Br.	
122	<i>Poa pratensis</i> L.	
123	<i>Polemonium boreale</i> Adams	Polemoniaceae
124	<i>Polemonium villosum</i> Rudolph ex Georgi	
125	<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	Polygonaceae
126	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Delarbre	
127	<i>Rumex acetosa</i> L.	
128	<i>Rumex graminifolius</i> Georgi ex Lamb.	
129	<i>Androsace septentrionalis</i> L.	Primulaceae
130	<i>Lysimachia europaea</i> (L.) U.Manns & Anderb.	
131	<i>Rumex graminifolius</i> Georgi ex Lamb.	
132	<i>Ranunculus acris</i> L.	Ranunculaceae
133	<i>Ranunculus lanuginosus</i> L.	
134	<i>Ranunculus lapponicus</i> L.	
135	<i>Ranunculus nivalis</i> L.	

№	Вид	Семейство
136	<i>Ranunculus propinquus</i> subsp. <i>subborealis</i> (Tzvelev) Kuvaev	
137	<i>Trollius apertus</i> Perfil. ex Igoschina	
138	<i>Trollius asiaticus</i> L.	
139	<i>Comarum palustre</i> L.	
140	<i>Dryas octopetala</i> L.	
141	<i>Potentilla kuznetzowii</i> (Govor.) Juz.	
142	<i>Rubus arcticus</i> L.	
143	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	
144	<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	
145	<i>Galium trifidum</i> L.	Rubiaceae
146	<i>Salix arctica</i> Pall.	
147	<i>Salix glauca</i> L.	
148	<i>Salix hastata</i> L.	
149	<i>Salix lanata</i> L.	
150	<i>Salix lapponum</i> L.	
151	<i>Salix myrtilloides</i> L.	
152	<i>Salix nummularia</i> Andersson	
153	<i>Salix phylicifolia</i> L.	
154	<i>Salix polaris</i> Wahlenb.	
155	<i>Salix reticulata</i> L.	
156	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	Saxifragaceae
157	<i>Tofieldia coccinea</i> Richardson	
158	<i>Tofieldia pusilla</i> (Michx.) Pers.	
159	<i>Viola biflora</i> L.	
160	<i>Viola epipsiloides</i> Á.Löve & D.Löve	Violaceae

Таблица А.2 – Видовое богатство сосудистых растений на полигоне Байдарата

№	Вид	Семейство
1	<i>Neogaya simplex</i> (L.) Meisn.	Apiaceae
2	<i>Antennaria lanata</i> Greene	
3	<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.	
4	<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fr.	
5	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	
6	<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>lapponica</i> (With.) Tzvelev	
7	<i>Tanacetum bipinnatum</i> Sch.Bip.	
8	<i>Taraxacum sibiricum</i> Dahlst.	
9	<i>Tephroseris palustris</i> (L.) Schrenk ex Rchb.	
10	<i>Tripleurospermum hookeri</i> Sch.Bip.	
11	<i>Betula nana</i> L.	Betulaceae
12	<i>Myosotis laxa</i> subsp. <i>cespitosa</i> (Schultz) Hyl. ex Nordh.	
13	<i>Myosotis scorpioides</i> L.	
14	<i>Campanula rotundifolia</i> L.	Campanulaceae
15	<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link	Caprifoliaceae
16	<i>Cerastium regelii</i> Ostenf.	
17	<i>Cherleria arctica</i> (Steven ex Ser.) A.J.Moore & Dillenb.	Caryophyllaceae

Продолжение таблицы А.2

№	Вид	Семейство
18	<i>Dianthus repens</i> Willd.	
19	<i>Stellaria longipes</i> Goldie	
20	<i>Carex aquatilis</i> var. <i>minor</i> Boott	
21	<i>Carex bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtzev) Å.Löve & D.Löve	
22	<i>Carex limosa</i> L.	
23	<i>Carex rariflora</i> (Wahlenb.) Sm.	
24	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	
25	<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	
26	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	
27	<i>Diapensia lapponica</i> L.	Diapensiaceae
28	<i>Equisetum arvense</i> L.	Equisetaceae
29	<i>Andromeda polifolia</i> L.	
30	<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.	
31	<i>Empetrum nigrum</i> L.	
32	<i>Pyrola minor</i> L.	
33	<i>Rhododendron tomentosum</i> Harmaja	
34	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	
35	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	
36	<i>Hedysarum hedysaroides</i> subsp. <i>arcticum</i> (B.Fedtsch.) P.W.Ball	Fabaceae
37	<i>Oxytropis sordida</i> (Willd.) Pers.	
38	<i>Luzula confusa</i> Lindeb.	
39	<i>Luzula kjellmaniana</i> Miyabe & Kudô	
40	<i>Luzula parviflora</i> (Ehrh.) Desv.	
41	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	Melanthiaceae
42	<i>Euphrasia frigida</i> Pugsley	Orobanchaceae
43	<i>Pedicularis labradorica</i> Wirsing	
44	<i>Pedicularis oederi</i> Vahl	
45	<i>Pedicularis sudetica</i> Willd.	
46	<i>Parnassia palustris</i> L.	Parnassiaceae
47	<i>Veronica longifolia</i> L.	Plantaginaceae
48	<i>Achnatherum calamagrostis</i> (L.) P.Beauv.	
49	<i>Anthoxanthum monticola</i> (Bigelow) Veldkamp	
50	<i>Bromus pumpellianus</i> Scribn.	
51	<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth	
52	<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	
53	<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	
54	<i>Calamagrostis stricta</i> (Timm) Koeler	
55	<i>Dupontia fisheri</i> R.Br.	
56	<i>Elymus macrourus</i> (Turcz.) Tzvelev	
57	<i>Festuca ovina</i> L.	
58	<i>Festuca rubra</i> L.	
59	<i>Koeleria spicata</i> (L.) Barberá, Quintanar, Soreng & P.M.Peterson	
60	<i>Poa alpigena</i> Lindm.	
61	<i>Poa alpina</i> L.	
62	<i>Poa pratensis</i> L.	
63	<i>Sibirotrisetum sibiricum</i> subsp. <i>litorale</i> (Roshev.) Barberá	

Окончание таблицы А.2

№	Вид	Семейство
64	<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	Polygonaceae
65	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Delarbre	
66	<i>Polemonium boreale</i> Adams	Polemoniaceae
67	<i>Polemonium villosum</i> Rudolph ex Georgi	
68	<i>Caltha palustris</i> L.	Ranunculaceae
69	<i>Trollius apertus</i> Perfil. ex Igoschina	
70	<i>Trollius asiaticus</i> L.	Rosaceae
71	<i>Comarum palustre</i> L.	
72	<i>Rubus arcticus</i> L.	Rosaceae
73	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	
74	<i>Galium boreale</i> L.	Rubiaceae
75	<i>Salix glauca</i> L.	Salicaceae
76	<i>Salix hastata</i> L.	
77	<i>Salix lanata</i> L.	
78	<i>Salix myrtilloides</i> L.	
79	<i>Salix nummularia</i> Andersson	
80	<i>Salix phylicifolia</i> L.	
81	<i>Salix polaris</i> Wahlenb.	Tofieldiaceae
82	<i>Tofieldia coccinea</i> Richardson	
83	<i>Viola epipsiloides</i> A.Löve & D.Löve	Violaceae

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Межгодовая изменчивость растительных сообществ на пробных площадях

Пробные площади, описанные в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.1 – Пробная площадь 9 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.2 – Пробная площадь 10 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.3 – Пробная площадь 11 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.4 – Пробная площадь 12 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.5 – Пробная площадь 13 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.6 – Пробная площадь 15 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.7 – Пробная площадь 3 в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.8 – Пробная площадь 8 в 2017 и 2019 гг.

Пробные площади, описанные в 2017 и 2019 гг.



Рисунок Б.9 – Пробная площадь Е1.1 в 2018 и 2019 гг.



Рисунок Б.10 – Пробная площадь Е1.3 в 2018 и 2019 гг.



Рисунок Б.11 – Пробная площадь Е1.5 в 2018 и 2019 гг.