

УДК 581.55

DOI 10.21685/2500-0578-2025-4-3

СТРУКТУРА И ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОЛЬХОВНИКОВ В ЮЖНОЙ ТУНДРЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. В. Шефер¹, С. В. Лойко², Н. В. Климова³,
Г. И. Истигечев⁴, И. В. Крицков⁵, С. П. Кулижский⁶

^{1, 2, 4, 5, 6} Национальный исследовательский, Томский государственный университет, Томск, Россия

³ Институт мониторинга климатических и экологических систем (ИМКЭС) СО РАН, Томск, Россия

² s.loiko@yandex.ru

Аннотация. Закустаривание тундры – один из ключевых процессов трансформации арктических экосистем в условиях потепления климата. Ольховники играют важную роль в этом процессе, но их фитоценотическая структура и связанные с ними почвенные изменения в южной тундре Западной Сибири изучены слабо. Цель исследования – выявление пространственной структуры массива ольховых кустов в южной тундре и количественная оценка его фитоценотического разнообразия в сравнении с окружающими тундровыми сообществами. Исследование проведено в августе 2021 г. в Пур-Тазовском междуречье. На 8 трансектах от границы тундры к центру ольховника выполнено 37 геоботанических описаний на площадках 10×10 м² и заложено 32 почвенных разреза. Для анализа структуры растительного покрова использовались методы многомерного анализа, включая кластеризацию и анализ главных координат. Связь растительности с почвенно-топографическими факторами оценивалась с помощью анализа избыточности (RDA). Кластерный анализ выявил 7 фитоценотических кластеров. Они образуют градиент: от кустарничково-мохово-лишайниковой тундры до сформированного ядра ольховника через экотонную периферию. Фитоценотическое разнообразие максимально в экотонной зоне. В ядре доминируют злаки (*Calamagrostis lapponica*) или осоки (*Carex globularis*), а мохово-лишайниковый покров почти отсутствует. RDA выявил статистически значимую связь растительности с ключевыми факторами, в том числе: проективным покрытием лишайников и высоких кустарников, а также тиксотропностью почв. Процесс закустаривания сопровождается трансформацией почв – сокращается мощность торфяного горизонта, но появляется гумусовый горизонт и увеличивается глубина проникновения корней в почву. Впервые для ольховников южной тундры Западной Сибири количественно описана пространственная фитоценотическая структура и доказана ее тесная связь с комплексом почвенно-топографических факторов. Результаты RDA показали, что смена растительности от тундры к ядру ольховника сопряжена с изменением экологических параметров. Первый градиент (RDA₁) разделяет тундровые участки с лишайниками и тиксотропными почвами от центральной зоны ольховника с почвами, имеющими гумусовый горизонт. Второй градиент (RDA₂) разделяет кластеры внутри ольховника по микрорельефу: в понижениях доминирует осока и *Betula nana*, на выпуклых участках с более разреженным кустарниковым ярусом – веяник, с глубоким проникновением мелких корней.

Ключевые слова: закустаривание тундры, ольховник, фитоценотическое разнообразие, многомерный анализ, кластерный анализ, Ямало-Ненецкий автономный округ

Финансирование: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006).

Для цитирования: Шефер Н. В., Лойко С. В., Климова Н. В., Истигечев Г. И., Крицков И. В., Кулижский С. П. Структура и экотопическая дифференциация ольховников в южной тундре Западной Сибири // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-4-3>

DRIVING FACTORS AND SPATIAL PATTERNS OF SHRUBIFICATION: A CASE STUDY OF ALDER THICKETS IN THE SOUTHERN TUNDRA OF WESTERN SIBERIA

N.V. Shefer¹, S.V. Loiko², N.V. Klimova³,
G.I. Istigechev⁴, I.V. Kritskov⁵, S.P. Kulizhsky⁶

^{1, 2, 4, 5, 6} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

³ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems (IMCES) SB RAS, Tomsk, Russia

² s.loiko@yandex.ru

Abstract. The shrub expansion of the tundra is one of the key processes transforming Arctic ecosystems under climate warming. Alder thickets play a significant role in this process. However, their phytocenotic structure and associated soil changes in the southern tundra of Western Siberia remain poorly understood. The aim of this study was to identify the spatial patterns of vegetation distribution within an isolated alder thicket in the typical tundra and to quantitatively assess its phytocenotic diversity in comparison with the surrounding tundra communities. The study was performed in August 2021 in the Pur-Taz interfluvium. We made 37 geobotanical relevés and 32 soil pits were dug, along 8 transects from the tundra to the center of the alder thicket. The structure of the vegetation cover was analyzed using multivariate methods, including clustering and Principal Coordinates Analysis. The relationship between vegetation and soil-topographic factors was assessed using Redundancy Analysis (RDA). Cluster analysis revealed 7 distinct phytocenotic clusters. These clusters form a gradient: from dwarf shrub-moss-lichen tundra to the formed core of the alder thicket, through an ecotonal peripheral zone. Phytocenotic diversity was highest within the ecotone. In the core area, dominated by *Calamagrostis lapponica* (or *Carex globularis*), while the moss-lichen cover is almost absent. RDA revealed a statistically significant relationship between vegetation and key environmental factors, including projective cover of lichens and tall shrubs, as well as soil thixotropy. The shrubification process is accompanied by soil transformation: a reduction in the thickness of the peat horizon, but an increase in the humus horizon and the depth of root penetration into the soil. For the first time for alder thickets in the southern tundra of Western Siberia, the spatial phytocenotic structure has been quantitatively described and its close relationship with a complex of soil-topographic factors has been proven. The RDA results showed that the vegetation change from the tundra to the alder thicket core is associated with a shift in ecological parameters. The first gradient (RDA1) separates tundra plots with lichens and thixotropic soils from the central alder zone with a more pronounced humus horizon. The second gradient (RDA2) separates clusters within the thicket based on microrelief: in depressions, sedges and *Betula nana* dominate, while on convex areas with a sparser shrub layer, *Calamagrostis lapponica* dominates, accompanied by deep penetration of fine roots.

Keywords: tundra shrubification, alder thickets, phytocenotic diversity, multivariate analysis, cluster analysis, Yamalo-Nenets Autonomous Okrug

Financing: the study was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2024-0006).

For citation: Shefer N.V., Loiko S.V., Klimova N.V., Istigechev G.I., Kritskov I.V., Kulizhsky S.P. Driving factors and spatial patterns of shrubification: a case study of alder thickets in the southern tundra of Western Siberia. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-4-3>

Введение

Современное потепление климата приводит к смещению границы лесотундры вследствие расширения ареала высокостойных кустарников и деревьев на север [1, 2]. Распространение кустарников в тундровых экосистемах является одним из наиболее заметных и повсеместных изменений, наблюдаемых в наземных экосистемах Арктики и Субарктики, оказывая значительное влияние на биофизические свойства и функции северных экосистем [2–5]. Масштабное увеличение доли кустарникового покрова изменяет структуру экосистем тундры, потоки энергии, региональный климат, почвенно-атмосферный обмен водой, углеродом и элементами питания растений, а также экологические взаимодействия между видами [3, 6–8].

На территории южной тундры процесс «закустаривания» наиболее часто связан с зарастанием плакоров ольхой в комплексе с ерником и ивами [7]. В этих сообществах зимой образуются сугробы, оказывающие обогревающее воздействие, летом температура почвы, наоборот, ниже из-за затенения поверхности почвы

кустарниками [6, 7, 9]. Зимнее обогревающее действие перевешивает летнее охлаждающее, поэтому в почвах на плакорах под кустарниковыми экосистемами глубина сезонно-талого слоя больше, чем в прилегающих тундрах [10]. Еще одной важной экологической ролью ольхи является обогащение почв азотом, что в целом ускоряет распространение кустарниковых экосистем, а также приводит к экзогенетическим сукцессионным процессам под пологом ольхи [8]. Экспансия зарослей ольхи, приуроченных к верхним частям склонов, отмечается в Пур-Тазовском междуречье с середины XX в. и инициируется поселением проростков на пятна-медальоны в ненарушенных тундрах [7]. Однако, организация пространственной фитоценотической структуры ольховников южной тундры Западной Сибири остается крайне слабо изученной. Имеются лишь единичные работы, затрагивающие структуру этих сообществ в регионе [7, 10, 11]. В результате отсутствуют детальные данные о видовом составе, внутренней неоднородности (фитоценотическом разнообразии) и характере градиентов видового состава, почвенных характеристик и проективных

покрытий жизненных форм на границе «тундра – ольховник». Между тем, именно эти данные необходимы для понимания механизмов сукцессии, оценки скорости и направленности процесса закустаривания, а также для прогнозирования будущего состояния ландшафтов в условиях меняющегося климата.

Целью настоящего исследования является выявление пространственных закономерностей распределения растительности в пределах изолированного массива ольховника в южной тундре и количественная оценка его фитоценотического разнообразия в сравнении с окружающими тундровыми сообществами.



Рис. 1. Карта-схема района исследования (А) и фото модельного ольховника (В)

Fig. 1. Schematic map of the study area (А) and photo of the model alder thicket (В)

Для выбора ключевого участка в камеральных условиях сравнивали разновременные снимки, доступные через приложение Google Earth Pro, а также космические снимки Corona, чтобы определить заросли ольховника, увеличивающиеся в площади. Критериями выбора ключевого участка для дальнейшего проведения почвенно-морфологических исследований были:

- 1) возраст ольховникового сообщества (не менее нескольких десятилетий);
- 2) концентрическое строение кустов, для наблюдения разных сукцессионных стадий при движении от края к центру ольховника;
- 3) минимальные различия рельефа в ольховнике и соседней тундре, являющейся фоном для сравнения.

Более детально методика выбора объекта исследования описана в предыдущей публикации, посвященной изучению влияния крупнокустарниковых сообществ на свойства почв [7]. Один такой ольховник был выбран в качестве модельного объекта исследования (рис. 1, 2) ($N67^{\circ}22'17.4''$, $E78^{\circ}42'11.7''$). Рядом с выбранным объектом расположена зональная кустарничково-мохово-лишайниковая тундра.

Сбор полевых данных. Для оценки пространственной изменчивости растительного

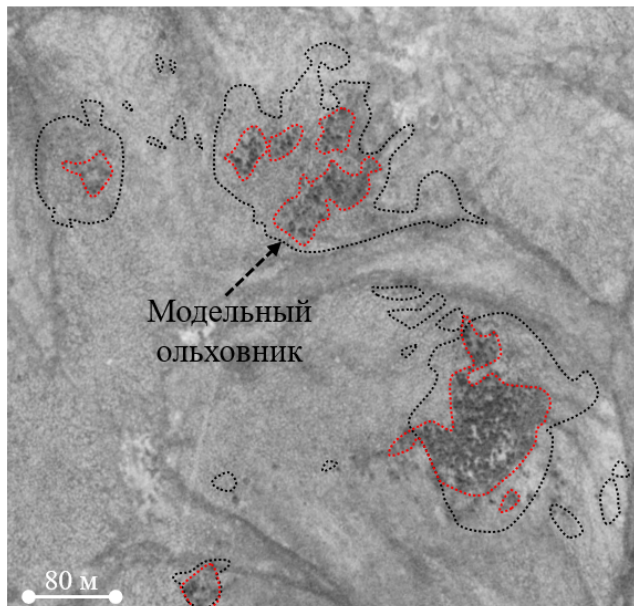
Материалы и методы

Район и объект исследований. Полевые исследования проводились в августе 2021 г. в Ямало-Ненецком автономном округе, в пределах Пур-Тазовского междуречья (рис. 1). Работы были проведены в пределах надпойменной озерно-аллювиальной террасы р. Таз, сложенной пылеватыми супесями, суглинками, в меньшей степени глинами и песками. Мерзлота имеет здесь сплошное распространение [12]. На плакорах и склонах распространены глееземы мерзлотные и торфяно-глееземы мерзлотные [7].

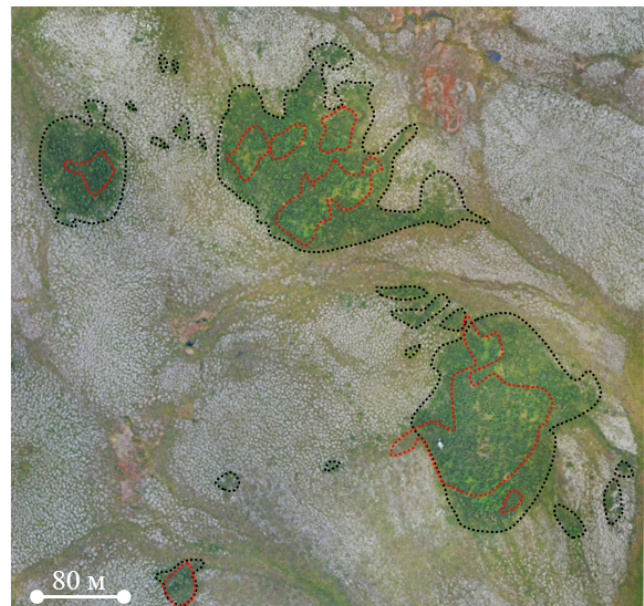
покрова от тундры к центру ольховника было заложено 8 линий-трансект. На каждой трансекте выполнялось по 4 стандартных геоботанических описания, что в совокупности составило 32 описания. Дополнительно были описаны 5 точек, существенно отличавшихся по составу от основного фона, в результате общий объем материала составил 37 описаний. Все описания выполнены на пробных площадках размером 10×10 м с указанием проективного покрытия всех видов сосудистых растений, мхов и лишайников, в процентах. Собранные гербарные образцы определены с помощью многотомного издания «Флора Сибири». Кроме геоботанических описаний на 34 площадках были заложены почвенные разрезы. Более детально методика проведения почвенных исследований описана в предыдущей публикации авторского коллектива, посвященной изучению влияния крупнокустарниковых сообществ на свойства почв [7].

Для наблюдений за снежным покровом проведены зимние наблюдения в марте 2024 г. Мощность снежного покрова в центральной части ольховника достигала 165–180 см, в то время как в прилегающей тундре была 10–15 см (рис. 3).

Космоснимок 1975 года



Аэрофотоснимок 2021 года



..... Граница кустов в 1975 г.
..... Граница кустов в 2021 г.

Рис. 2. Увеличение площади модельного ольховника в Тазовской тундре по разновременным космическим снимкам (1975 и 2021 гг.)

Fig. 2. Increase in the area of the model alder thicket in the Taz tundra according to multi-temporal satellite images (1975 and 2021)

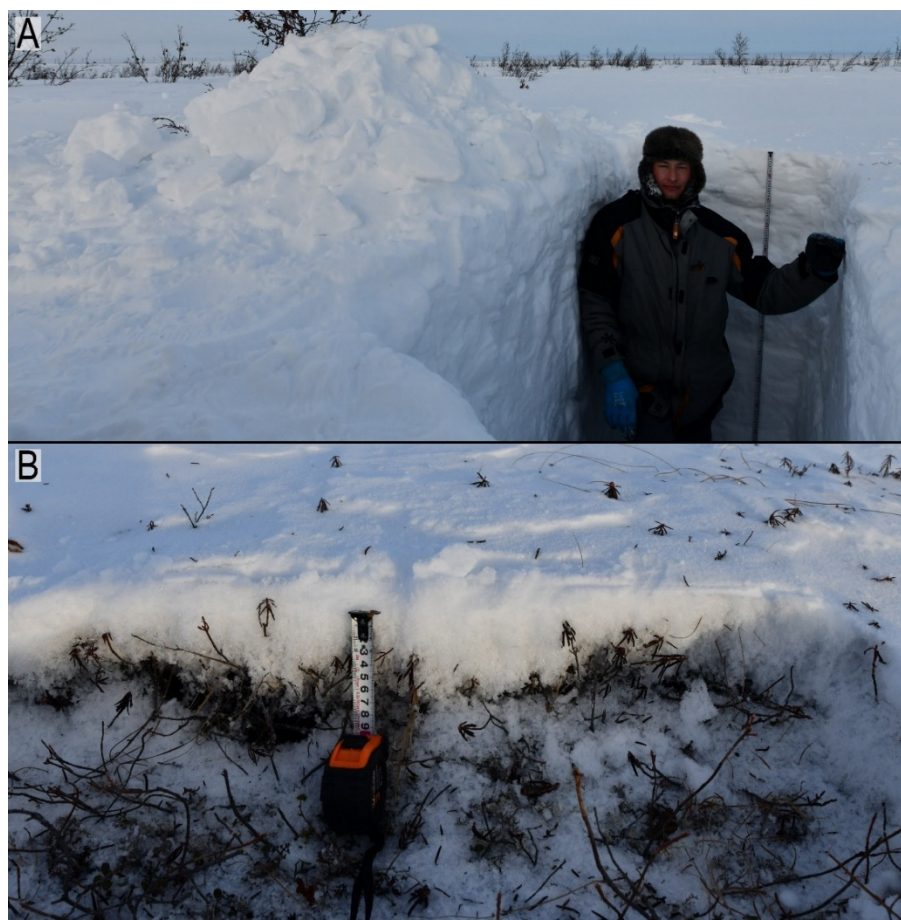


Рис. 3. Сравнение толщины снежного покрова внутри ольховника (А) и в фоновой тундре (В)

Fig. 3. Comparison of snow cover thickness inside the alder thicket (A) and in the background tundra (B)

Для выявления топологической приуроченности ольховников в районе исследований была проведена съемка с воздуха на высоте 110 м с последующим построением цифровой модели местности. Для создания картосхемы парцелл модельного ольховника проведена съемка с воздуха на высоте 60 м. Изображения были сшиты в ортофотоплан, по которому в режиме ручного дешифрирования были выделены парцеллы по доминирующим жизненным формам растений. В силу трудностей дешифрирования жизненных форм, привлекались данные наземной съемки с фотоаппарата, а также имеющиеся геоботанические описания.

Для оценки почвенно-температурных условий произрастания растительности в пределах ольховника были заложены датчики для послойной съемки температурного режима почв с августа 2020 по август 2022 г. Съемка проводилась через каждые 10 см. Температуры записывались каждые 4 ч. В дальнейшем эти температуры усреднялись по дням, на основе чего были построены термоизоплеты. Использовался прибор САМ, разработанный в Институте мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

Статистический анализ. Обработка данных выполнена в среде R версии 4.5.2. Для анализа использовались пакеты «vegan» [13], «cluster» [14], «factoextra» [15], «ggplot2» [16] и «patchwork» [17].

Исходный набор данных представлял собой матрицу из 37 описаний и 40 видов с показателями проективного покрытия. Для минимизации влияния редко встречаемых видов из анализа были исключены таксоны, встреченные только на одной пробной площади. Итоговая матрица включала 37 описаний и 35 видов.

Для выявления структуры растительного покрова по градиенту «тундра – ольховник» был применен комплексный многомерный анализ, включавший следующие этапы:

1. Подготовка данных и выбор метрики. Для определения оптимального способа анализа проведена серия тестов, оценивавшая влияние различных трансформаций данных (исходные значения, преобразование Хеллингера, квадратный корень, логарифм) и метрик различия (коэффициент Брея – Кертиса, евклидово и манхэттенское расстояние) на качество последующей кластеризации. Критерием выбора служила максимальная величина среднего силуэтного коэффициента (average silhouette width) и количество выделенных кластеров.

2. Кластерный анализ. На основе выбранной оптимальной комбинации параметров (исходные значения, коэффициент Брея – Кертиса) была рассчитана матрица различий с помощью функции

vegdist() пакета vegan. Иерархическая кластеризация выполнена гибким методом ($\beta = -0,25$) с использованием алгоритма AGNES (Agglomerative Nesting) в пакете cluster.

3. Ординация. Для визуализации многомерной структуры данных в ортогональном пространстве и независимой проверки результатов кластеризации выполнен анализ главных координат (PCoA) на основе той же матрицы различий с использованием функции cmdscale().

4. Валидация кластеров. Качество и устойчивость выделенных кластеров оценены с помощью силуэтного анализа (silhouette analysis), показывающего, насколько хорошо «образцы» соответствуют своему кластеру и расчета индекса качества агломеративной кластеризации данных (AGNES), характеризующего общую силу иерархической кластерной структуры.

Анализ избыточности (RDA). Для выявления взаимосвязей между растительным покровом и экологическими факторами (таблица S4) был применен анализ избыточности (RDA). В анализ включены матрица растительных описаний (32 описания) и матрица экологических переменных, включающая:

Параметры растительного покрова: общее проективное покрытие высоких кустарников (CS), мхов (CM), лишайников (CL).

Топографические и микроморфологические параметры: абсолютная высота над уровнем моря (Alt), выраженность микрорельефа (Microtop).

Параметры кустарникового яруса: средняя высота (ALTShr) и возраст (AS) куртин ольхи (по морфометрическим признакам).

Почвенные морфологические параметры: глубина резкого уменьшения мочковатых корней (Root), тиксотропность (T), мощность гумусового горизонта (A), мощность торфяного горизонта (O), мощность глеевого горизонта (G).

Перед применением к набору данных анализа избыточности был проведен предварительный анализ, включавший в себя:

1) расчет коэффициента инфляции дисперсии (VIF) для исключения мультиколлинеарности;

2) детерминационный анализ соответствия (DCA) для определения длины градиента и выбора метода ординации.

RDA был выполнен для групп кластеров выделенных на предыдущем этапе анализа. Статистическая значимость модели (RDA) и отдельных осей проверена перестановочным тестом. Для оценки корреляции между матрицами расстояний экологических параметров и растительности применен тест Мантеля. Для проверки различий экологических параметров между выделенными кластерами растительности использован пермутационный многомерный анализ вариации (PERMANOVA).

Результаты

Топологические и микроклиматические условия экотопа. На рис. 4 видно, что работы проводились на водораздельной поверхности двух заболоченных тундровых балок. В пределах этой поверхности расположено несколько ольховников, сходных в своей топологической

приуроченности. Все они расположены в верхней прибровочной части склонов балок. Выше этих крупных ольховников, в пределах склонового междуречья, встречаются лишь одиночные кусты, не оказывающие заметного фитогенного воздействия на прилегающие тундровые растительные сообщества.

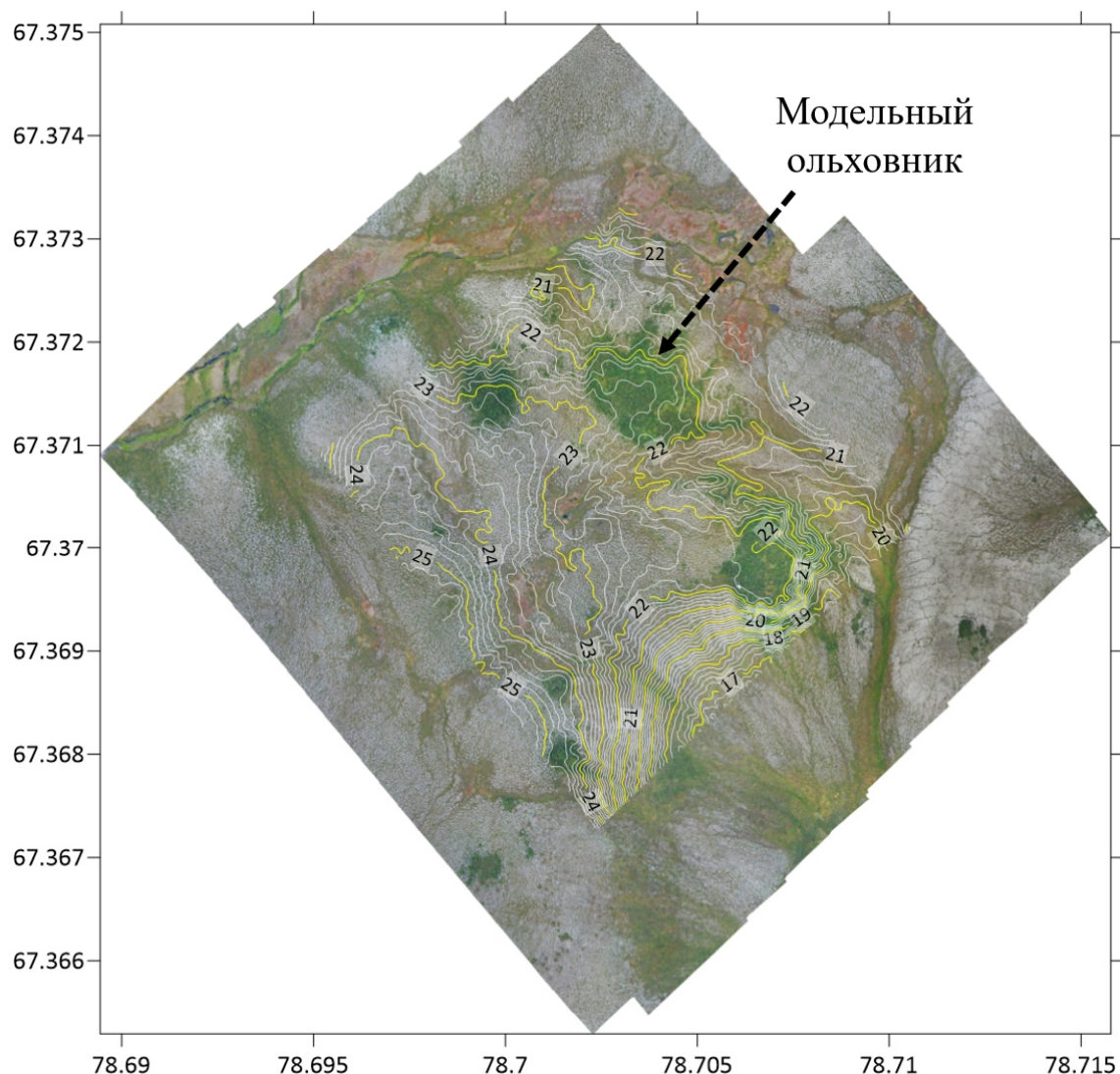


Рис. 4. Изолинии цифровой модели местности и расположение модельного ольховника. Изолинии проведены через 0,2 м

Fig. 4. Contour lines of the digital elevation model and location of the model alder thicket. Contour interval is 0,2 m

Изученный модельный ольховник также развивается на бровке и в верхней части склона к верховьям тундровой балки (рис. 4). В месте формирования ольховника имеется термокарстовая псевдотерраса, связанная с проседанием поверхности после формирования ольховника, за счет вытаивания мерзлоты на глубину более 4 м. По краям этой псевдотеррасы формируются несколько потяжин, т.е. геоморфологическое положение модельного ольховника определяется

как склоновое. Общий перепад высоты укладывается в 1 м.

На рис. 5 приводятся термоизоплеты двух соседних фитоценозов, тундрового (рис. 5,А) и ядра ольховника (рис. 5,В). Из приведенных данных видны контрастные различия как летних, так и зимних почвенных температурных режимов. Зимой минимальная температура в ольховнике не понижается ниже -1°C . На тундровом участке зимой на глубине 20 см

температура может опускаться до -15°C . Летом в тундре в приповерхностных условиях температуры заметно выше, в то время как уже

на 20 см почва ольховника теплее. В целом температурный градиент от поверхности вглубь почвы выше и летом, и зимой в почве тундры.

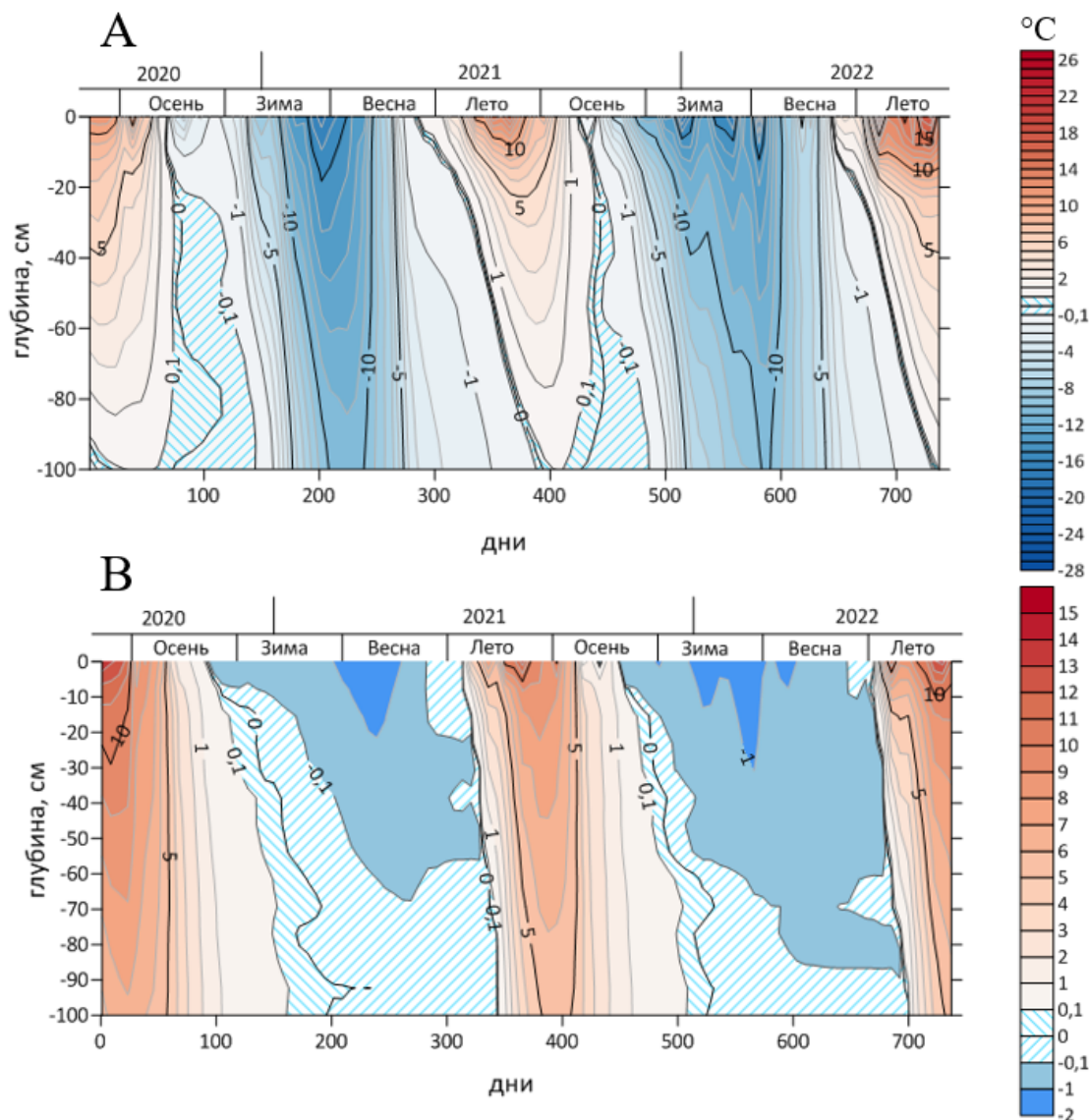


Рис. 5. Термоизоплеты глеезема мерзлотного криотурбированного фоновой тундры (А) и криометаморфической глееватой почвы под модельным ольховником на луговине (В)

Fig. 5. Thermo-isopleths of a Cryoturbated Gelic Gleysol in the background tundra (A) and a Gleyic Cryometamorphic soil under the model alder thicket on a meadow (B)

Отметим различия в особенностях промерзания почв в разные годы. В зиму 2020–2021 гг. нулевая завеса в верхних 50 см профиля ольховника держалась вплоть до середины зимы. В зиму 2021–2022 гг. нулевая завеса в почве ольховника исчезла намного быстрее, хотя в тундре почва промерзла меньше. Это еще раз подчеркивает, что благоприятный температурный режим почв ольховников целиком зависит от параметров снежного покрова.

Общая характеристика растительных сообществ по трансектам. На основании геоботанических описаний вдоль линий-трансект

от тундры к центру ольховника выделено три основных типа растительных сообществ, различающихся по структуре и флористическому составу:

1. Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра (точки 1–8). Кустарниковый ярус разрежен, с единичными кустами *Alnus fruticosa* Rupr. (покрытие $<1\%$, высота – 1,5–2 м) и *Betula nana* L. (3 %, высота – 0,2 м). В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Ledum palustre* L. (15 %). Мохово-лишайниковый покров развит хорошо (общее покрытие – 90 %) с абсолютным доминированием лишайника *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg. (50 %) и присутствием сфагновых мхов.

2. Периферия ольховника (точки 9–16). Отмечается увеличение роли кустарников: проективное покрытие *Alnus fruticosa* (высота – 1,5–2 м) возрастает до 5 %, *Betula nana* (высота до 0,45 м) – до 25 %. В травяно-кустарничковом ярусе возрастает роль *Vaccinium uliginosum* L. Общее покрытие мохово-лишайникового покрова снижается до 60 %, в его составе появляется *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., доля сфагнумов минимальна.

3. Ольховник (точки 17–37). Кустарниковый ярус хорошо развит, образован куртинами *Alnus fruticosa* (20 %) и *Betula nana* (20–25 %) высотой до 3–4 м и 0,8–1,2 м соответственно. Травяной покров достигает покрытия 65 % (в редких случаях – 100 %) с доминированием *Carex globularis* L. (35 %) и *Calamagrostis lapponica* (Wahlb.) Hartm. (20 %). Участие типично тундровых кустарничков (*Vaccinium uliginosum*,

V. vitis-idaea L.) снижено (<4 %). Моховой покров разрежен, представлен отдельными дернинками *Pleurozium schreberi*.

Пространственная организация модельного ольховника, отражающая его внутреннюю неоднородность, представлена на рис. 6. На схеме видно, что сформированное ядро образовано комплексом парцелл ольхи (2) и веерниково-осоковых сообществ (3), окруженных полосой крупного ерника (1). К периферии структура усложняется за счет включения ивовых парцелл (4), мохово-кустарничково-лишайниковых микрогруппировок (5) и других сообществ, что соответствует экотонной зоне и объясняет высокое фитоценотическое разнообразие, выявленное статистически. В осевой части ольховника на псевдотеррасе развивается ерничково-лишайниковая парцелла с единичной ольхой.

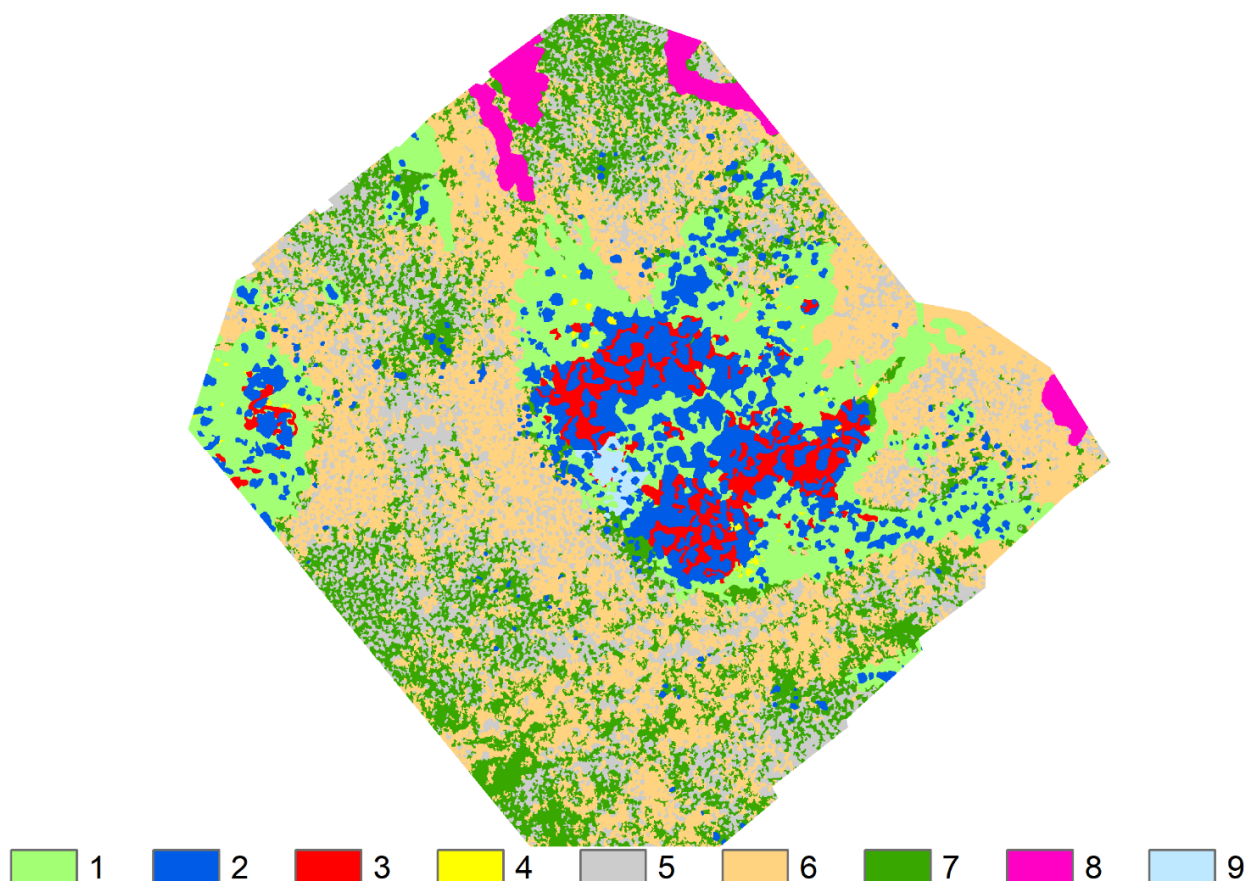


Рис. 6. Схема пространственной структуры растительности модельного ольховника:

- 1 – крупный ерник; 2 – ольховые парцеллы; 3 – веерниково-осоковые парцеллы;
- 4 – ивовые парцеллы; 5 – мохово-кустарничково-лишайниковые сообщества по микробугоркам;
- 6 – лишайниково-зеленомошно-сфагновые сообщества с невысоким ерником;
- 7 – средневисотный ерник вне ольховника; 8 – засфагнованные ложбины;
- 9 – ерничково-лишайниковые сообщества с единичной ольхой

Fig. 6. Scheme of the spatial structure of vegetation in the model alder thicket:

- 1 – dwarf birch stands; 2 – alder patches; 3 – *Calamagrostis*-sedge patches; 4 – willow patches;
- 5 – moss-dwarf shrub-lichen communities on micro-hummocks; 6 – lichen-green moss-*Sphagnum* communities with low height dwarf birch; 7 – medium-height dwarf birch stands outside the alder thicket;
- 8 – *Sphagnum*-filled depressions; 9 – dwarf birch-lichen communities with single alder thickets.

Многомерный анализ структуры растительного покрова. На основе матрицы различий (коэффициент Брея – Кертиса, исходные данные) иерархическая кластеризация гибким методом ($\beta = -0,25$) позволила дифференцировать 37 геоботанических описаний на 7 устойчивых кластеров (рис. 7,А). Высокое значение

коэффициента AGNES (0,883) свидетельствует о сильной иерархической структуре данных. Средний силуэтный коэффициент для разбиения на 7 кластеров составил 0,41 (рис. 7,С), что указывает на удовлетворительное качество кластеризации.

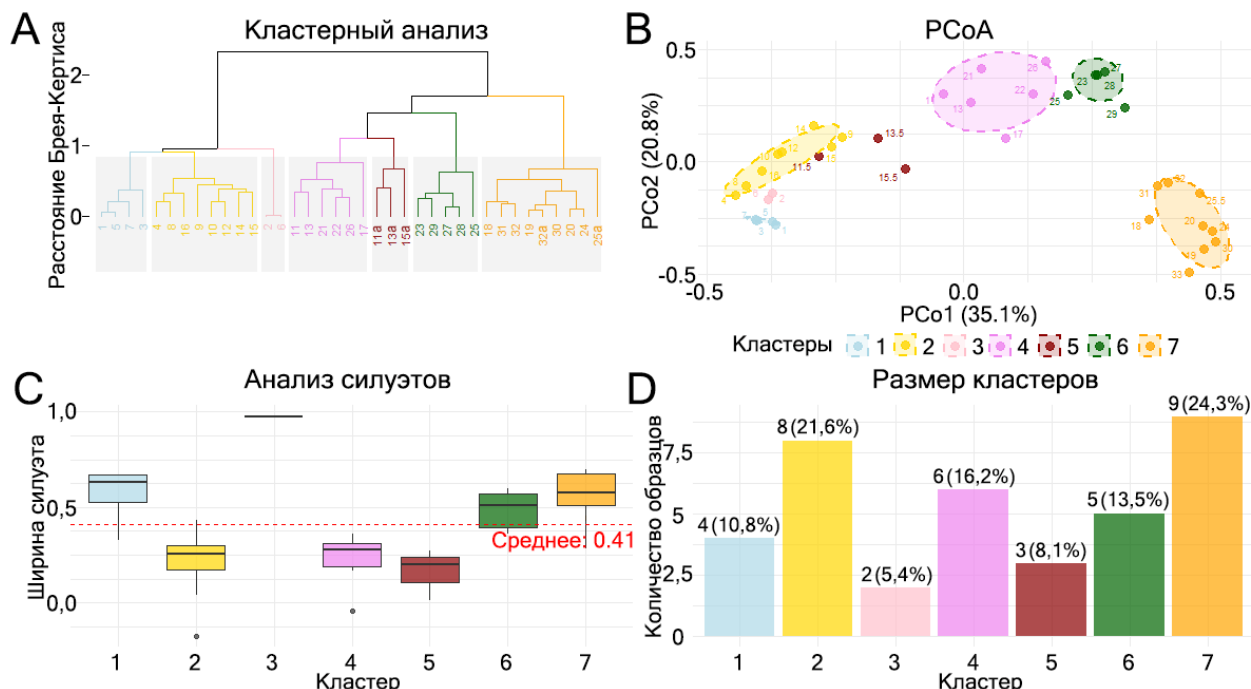


Рис. 7. Анализ структуры растительных сообществ:
А – дендрограмма иерархической кластеризации; В – ординационная диаграмма (PCoA);
С – график силуэтных коэффициентов; D – график сравнения размера выделенных кластеров

Fig. 7. Analysis of the structure of plant communities.
A – dendrogram of hierarchical clustering; B – ordination diagram (PCoA);
C – plot of silhouette coefficients; D – plot comparing the size of the identified clusters

Анализ главных координат (PCoA) на той же матрице различий показал, что первые две оси объясняют 55,9 % общей дисперсии (PCo1 – 35,1 %, PCo2 – 20,8 %). Расположение точек на ординационной диаграмме (рис. 7,В) в целом подтверждает выделение 7 кластеров, хотя наблюдается частичное перекрытие кластеров 2, 4 и 5.

Выделенные кластеры существенно различаются по видовому составу, структуре и представленности основных жизненных форм (рис. 7,Д, табл. 1).

Кластер 1 ($n = 4$): в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Ledum palustre* (среднее проективное покрытие – 7 %) и *Carex globularis* (6 %). Напочвенный покров образован почти исключительно лишайником *Cladonia rangiferina* (78 %).

Кластер 2 ($n = 8$): в кустарничковом ярусе доминирует *Betula nana* (19 %). В напочвенном покрове, помимо *Cladonia rangiferina* (34 %), значима доля мха *Pleurozium schreberi* (7 %).

Кластер 3 ($n = 2$): доминирует *Ledum palustre* (25 %). Отличается уникальным напочвенным покровом с доминированием сфагновых мхов (*Sphagnum* sp., 35 %).

Кластер 4 ($n = 6$): парцеллы внутри модельного ольховника, где абсолютно доминирует *Betula nana* (35 %). Напочвенный покров здесь более разрежен и представлен в основном *Pleurozium schreberi* (18 %).

Кластер 5 ($n = 3$): проективное покрытие со-судистых растений низкое, наибольшее проективное покрытие отмечено для *Alnus fruticosa* (6 %). В напочвенном покрове примерно в равной степени представлены *Pleurozium schreberi* (22 %) и лишайники (*Cladonia* spp., ~20 %).

Кластер 6 ($n = 5$): характерна выраженная ярусность. Кустарничковый ярус из *Alnus fruticosa* (25 %) и *Betula nana* (21 %). В травяном ярусе абсолютно доминирует *Calamagrostis lapponica* (56 %). Напочвенный покров практически отсутствует.

Кластер 7 ($n = 9$): видовое разнообразие минимально. В кустарниковом ярусе представлены *Alnus fruticosa* (17 %) и *Betula nana* (10 %). В травяном ярусе абсолютно доминирует *Carex globularis* (80 %). Напочвенный покров отсутствует.

Взаимосвязь растительности и факторов экологических параметров. Длина первого градиента DCA составила 0,76, что обосновало применение линейного метода RDA. Анализ мультиколлинеарности выявил высокие значения VIF для переменных возраст кустарников (AS, 12,31) и высота кустарников (ALTShr,

14,81), которые были исключены из дальнейшего анализа.

Анализ избыточности (RDA, рис. 8) выявил статистически значимую связь между описанными сообществами и комплексом факторов экологических параметров ($F = 4,77$, $p = 0,001$), объяснив 69,4 % общей дисперсии описанных сообществ. Статистически значимы были только первые две оси – RDA1 ($F = 24,49$, $p = 0,001$) объяснила 35,7 % дисперсии и RDA2 ($F = 11,85$, $p = 0,002$) – 16,5 %. Тест Мантеля подтвердил сильную положительную связь между матрицами различий экологических параметров и растительности ($r = 0,501$, $p = 0,001$).

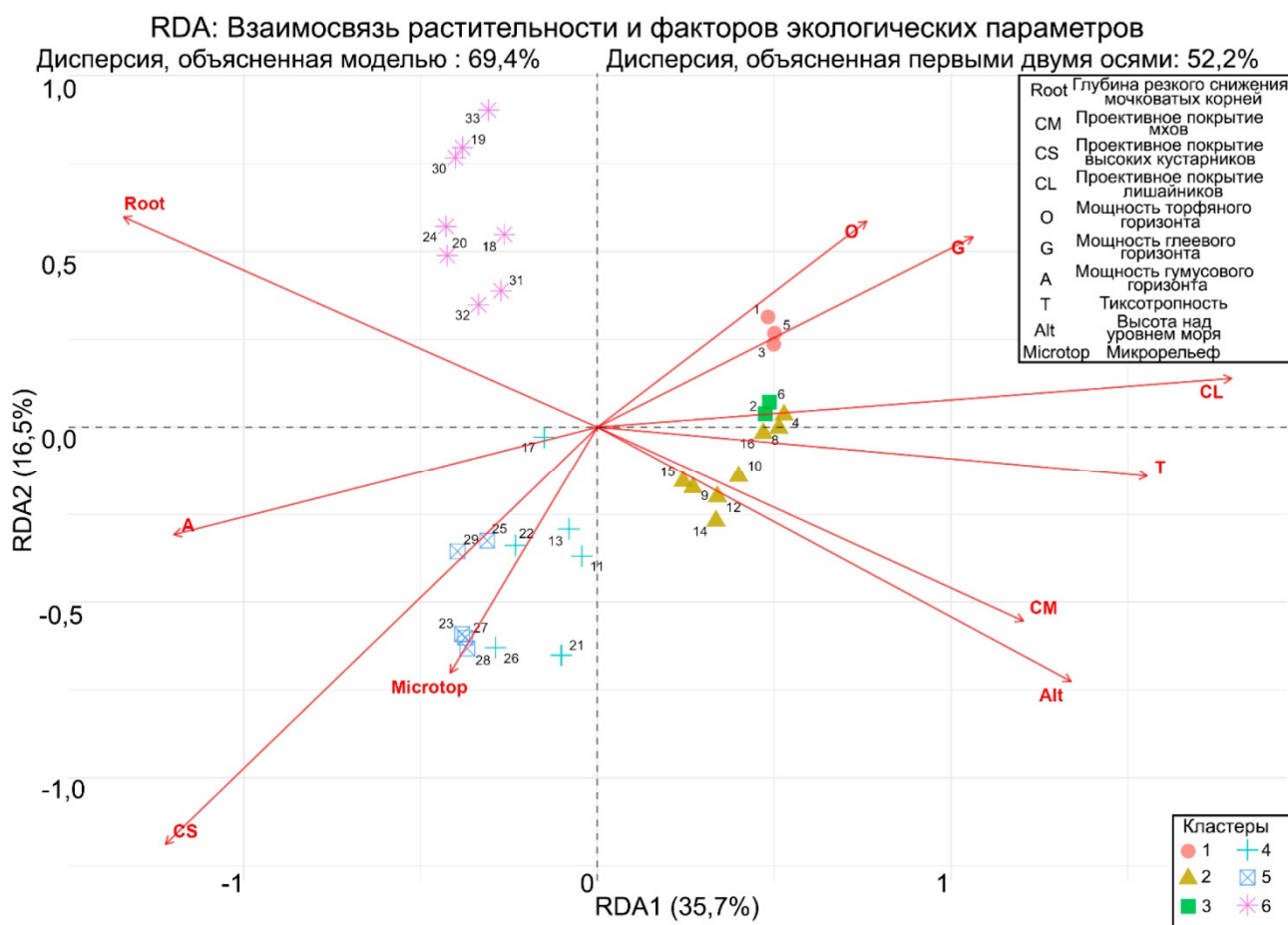


Рис. 8. Ординационная диаграмма анализа избыточности (RDA).
Фигуры соответствуют 32 геоботаническим описаниям, сгруппированным по кластерам.
Красными векторами выделены оси экологических параметров

Fig. 8. Ordination diagram of the redundancy analysis (RDA). Shapes correspond to 32 geobotanical descriptions grouped by clusters. Red vectors indicate axes of environmental parameters

Относительный вклад переменных, оцененный по нагрузкам на первые две оси RDA, показал следующую иерархию влияния: проективное покрытие лишайников (CL, 0,808), проективное покрытие высоких кустарников (CS, 0,726), тиксотропность почв (T, 0,608), высота над уровнем моря (Alt, 0,581) и глубина резкого уменьшения мочковатых корней (Root, 0,537). Меньший

вклад внесли проективное покрытие мхов (CM, 0,440), мощность гумусового горизонта (A, 0,382), мощность глеевого горизонта (G, 0,355), мощность торфяного горизонта (O, 0,230) и выраженность микрорельефа (Microtop, 0,166).

Ось RDA1 противопоставляет открытые местообитания на возвышениях с тиксотропными почвами, где доминируют лишайники (высокие

значения CL, T, Alt), закустаренным местообитаниям с развитым гумусовым горизонтом и глубоким проникновением корней (высокие CS, A, Root).

Ось RDA2 разделяет местообитания с более выраженным глеевым горизонтом и торфяным горизонтом (высокие значения G, O), местообитаниям с выраженным микрорельефом и более мощным гумусовым горизонтом (высокие значения Microtop, A).

PERMANOVA подтвердил статистически значимые различия почвенно-топографических условий между выделенными ранее семью фитоценоотическими кластерами ($F = 5,17$, $p = 0,001$), объясняя 49,8 % вариации между ними. Наибольший вклад в дифференциацию вносят проективное покрытие мхов (CM), лишайников (CL), высота (Alt), мощность глеевого горизонта (G) и общее проективное покрытие высоких кустарников (CS).

Сравнительная характеристика почв фоновой тундры и ольховника. Наиболее распространенным типом почв исследованной территории

являются глееземы, встречающиеся на фоновом тундровом участке, экотоне и в отрицательных формах рельефа ольховника. По мере продвижения от фонового участка к центру ольховника в почвах резко возрастает мощность сезонно-талого слоя, изменяются гидрологические условия, возрастает интенсивность разложения опада, что отражается в облике почв. Так, средняя мощность подстильно-торфяных горизонтов снижается от тундры к ольховнику от 11 ± 6 до 5 ± 3 см. В почвах ольховников также заметно снижен показатель тиксотропности и интенсивность оглеения, проявляющаяся в площади глеевых пятен. Напротив, в почвах ольховника возрастают показатели глубины проникновения корней, оструктуренность с формированием оолитовой многопорядковой структуры, формируются фрагменты грубогумусированных и серогумусовых горизонтов, отсутствующих на фоновых участках тундры. Указанные процессы почвообразования, накладываясь на микроклиматические различия склонов, формируют четкий пространственный тренд в классификации почв (табл. 1).

Таблица 1

Классификация почв по градиенту от фоновой тундры к ольховнику

Table 1

Classification of soils along the gradient from background tundra to alder thicket

Тип сообщества	Почвы рассеивающего склона	Почвы собирающего склона	Глубина залегания мерзлоты
Тундра	Глееземы криогенно-ожелезненные мерзлотные	Торфяно-глееземы криотурбированные криогенно-ожелезненные остаточного-гумусированные мерзлотные	0,5–1 м
Периферия ольховника	Криометаморфические грубогумусированные глееватые	Глееземы грубогумусированные криометаморфизованные криотурбированные криогенно-ожелезненные	2,8
Ольховник	Криометаморфические типичные почвы	Глееземы грубогумусированные криогенно-ожелезненные	3,5

Обсуждение

При рассмотрении рис. 3 и 4 видно, что формирование модельного ольховника началось с появления ольховых парцелл в пределах склоновых потяжин. На псевдотеррасе в 70-е гг. еще была распространена тундра. Уже позднее произошло распространение ольхи и смыкание первичных ядер. Однако до сих пор в пределах псевдотеррасы распространены парцеллы с доминированием карликовой березки. Это может быть связано с тем, что в пределах небольших потяжин формируются более благоприятные эдафические условия для произрастания ольхи. Вместе с тем благодаря формирующемуся

сугробу вокруг ольхи улучшаются условия роста для ерника, видов ив и багульника. В связи с чем вокруг ольховых кустов формируется пояс более высоких кустарников, исходно произраставших на этом месте. Вместе с тем этот пояс в будущем становится препятствием для внедрения ольхи, так как имеет высокое проективное покрытие мохового яруса, что нашло отражение в виде слабой положительной связи между проективным покрытием мхов и кустарников с осоклой и ерником в результатах RDA анализа (рис. 8).

Проведенный многомерный анализ четко выявил градиент изменения растительного покрова от кустарничково-лишайниковой тундры к плотным зарослям ольховника. Выделение

семи кластеров отражает внутреннюю неоднородность и переходные состояния внутри основных типов сообществ [18, 19]. Фактически кластеры 1–3 соответствуют вариантам зональной тундры с редким подростом ольхи, кластеры 4 и 5 представляют собой экотонную (переходную) периферию ольховника, а кластеры 6 и 7 характеризуют его сформированное ядро. Такая детализация позволяет проследить не просто смену доминантов, а перестройку всей структуры сообщества, включая напочвенный покров.

Выделенные кластеры лишь частично совпали с результатами ручного дешифрирования орто-фотоплана на модельный ольховник (см. рис. 4). Применить полученные кластеры для дешифрирования снимка не представляется возможным, так как в эти кластеры заложена информация о видовой структуре одних и тех же жизненных форм. Естественно, с выбранной высоты съемки произрастающие виды отличить не представляется возможным.

Частичное перекрытие кластеров 2, 4 и 5 на ординационной диаграмме и их повышенная внутренняя неоднородность – это прямое отражение их экологической природы. Данные кластеры соответствуют экотонным участкам, где сочетаются виды, значительно различающиеся своими экологическими требованиями. Такая структура, вероятно, обусловлена как мозаичностью микрорельефа и микроклимата [20], так и самой сутью непрерывного процесса сукцессии вдоль градиента.

Наблюдаемые изменения согласуются с моделью формирования «островного» эффекта под пологом высоких кустарников [21, 22]. Периферия ольховника (кластеры 4, 5) демонстрирует ключевые переходные признаки: увеличение проективного покрытия и высоты *Betula nana* и *Alnus fruticosa*, снижение общего покрытия лишайникового покрова и смена его состава – замещение кладониевых лишайников или сфагнумов на *Pleurozium schreberi*. Эти изменения напрямую связаны с микроклиматическими параметрами: более мощный снежный покров, накапливающийся среди кустов, обеспечивает лучшую зимнюю защиту и концентрирует запасы влаги весной, что ведет к углублению сезонно-талого слоя [23, 24]. Изменение количества и качества опада (увеличение доли листового опада кустарников относительно медленно разлагающихся лишайников) может способствовать активизации почвенных процессов и формированию гумусового горизонта в почвах [25], что в свою очередь благоприятствует развитию травянистых видов. В почвах под травами также формируется почвенная структура, отсутствующая в фоновых глееземах [7].

Сформированное ядро ольховника (кластеры 6, 7) функционирует как полностью преобразованная экосистема. Абсолютное доминирование злаков (*Calamagrostis lapponica*) или осок (*Carex globularis*) при практически полном отсутствии мохово-лишайникового покрова отличает эти сообщества от фоновой тундры. Глубина залегания мерзлоты здесь максимальна, что создает уникальный для данного ландшафта глубокий сезонно-талый слой. В результате здесь среди ольховых кустов формируются высокопродуктивные травянистые сообщества с минимальным участием мхов и лишайников (тундровые луговины). Таким образом, в ядре ольховника формируются высокопродуктивные, но фитоценотически обедненные сообщества.

Результаты RDA количественно подтверждают (см. рис. 8), что смена растительности вдоль градиента от тундры к ядру ольховника происходит согласованно с закономерным изменением комплекса экологических параметров. Первый и наиболее важный градиент (RDA1) противопоставляет две основные среды обитания – хорошо дренированные тундровые, более высокие участки с доминированием лишайников и тиксотропными почвами и центральную зону ольховника, как местообитание с высоким проективным покрытием кустарников, гумусовым горизонтом и глубоким проникновением корней. По второму градиенту (RDA2) противопоставлены кластеры (парцеллы) внутри ольховника и разделяются они по микрорельефу. К понижениям микрорельефа приурочены участки с доминированием оски и парцелл с *Betula nana*. К более выпуклым формам микрорельефа приурочены кластеры с хорошо развитым травяным ярусом и, как следствие, глубоким проникновением мелких корней. Это разделение напрямую соответствует пространственной организации «тундра – ольховник» и показывает, что сукцессионная трансформация экосистемы неразрывно связана с сопряженным градиентом почвенных условий.

Заключение

Настоящее исследование представляет собой комплексный анализ пространственной организации и фитоценотического разнообразия ольховников южной тундры Западной Сибири.

Впервые для данного региона методами многомерного статистического анализа количественно описана внутренняя структура ольхового фитоценоза. На основе 37 геоботанических описаний выделено семь устойчивых кластеров, отражающих высокую неоднородность сообщества и формирующих четкий пространственный градиент: от кустарничково-

мохово-лишайниковой тундры через сложную экотонную зону к монодоминантному ядру ольховника. Установлено, что максимальное фитоценотическое разнообразие характерно именно для экотонной периферии, где сочетаются виды с контрастными экологическими требованиями.

Сформированное ядро ольховника представляет собой принципиально иную, трансформированную экосистему. Ее характеризует абсолютное доминирование злаков (*Calamagrostis lapponica*) или осок (*Carex globularis*), высокая продуктивность травяного яруса и практически полное отсутствие мохово-лишайникового покрова при резко сниженном общем разнообразии сосудистых растений. Данные мониторинга температурного режима наглядно демонстрируют формирование под пологом ольхи более мягкого и стабильного почвенного микроклимата.

Анализ избыточности достоверно подтвердил сильную сопряженность изменений в растительном

покрове с градиентом почвенно-топографических условий (69,4 % объясненной дисперсии). Ключевыми факторами, дифференцирующими тундровые и ольховниковые сообщества, являются проективное покрытие лишайников и высоких кустарников, а также тиксотропность почв и мощность гумусового горизонта. Процесс закустаривания выражен в градиенте почвенных изменений: от мерзлотных глееземов с мощным торфяным горизонтом к ольховниковым почвам с более мощным сезонно-талым слоем, развитым гумусовым горизонтом и глубоким проникновением корней.

Полученные результаты имеют важное значение для понимания механизмов и прогнозирования темпов сукцессионных изменений в тундровых ландшафтах в условиях меняющегося климата. Они подчеркивают взаимосвязи смены доминирующих видов и глубокой трансформации всего комплекса экосистемных связей, включая почвообразовательные процессы.

Список литературы

1. Rees W. G., Hofgaard A., Boudreau S. [et al.]. Is subarctic forest advance able to keep pace with climate change? // *Global Change Biology*. 2020. Vol. 26, № 7. P. 3965–3977. doi: 10.1111/gcb.15113
2. Parker T. C., Thurston A. M., Raundrup K. [et al.]. Shrub expansion in the Arctic may induce large-scale carbon losses due to changes in plant-soil interactions // *Plant and Soil*. 2021. Vol. 463. P. 643–651. doi: 10.1007/s11104-021-04919-8
3. Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilkening M. [et al.]. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities // *Environmental Research Letters*. 2011. Vol. 6, № 4. P. 045509. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509
4. Mekonnen Z. A., Riley W. J., Grant R. F. [et al.]. Topographical controls on hillslope-scale hydrology drive shrub distributions on the Seward Peninsula, Alaska // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2021. Vol. 126, № 2. P. e2020JG005823. doi: 10.1029/2020JG005823
5. Derkacheva A., Frost G. V., Epstein H. E., Ermokhina K. Landscape patterns of shrubification in the Siberian Low Arctic: A machine learning perspective // *Journal of Ecology*. 2025. Vol. 113, № 10. P. 2813–2831. doi: 10.1111/1365-2745.70129
6. Aguirre D., Benhumea A. E., McLaren J. R. Shrub encroachment affects tundra ecosystem properties through their living canopy rather than increased litter inputs // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. Vol. 153. P. 108121. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.108121
7. Лойко С. В., Кузьмина Д. М., Истигечев Г. И. [и др.]. Трансформация морфологических свойств почв вследствие закустаривания пятнистой тундры // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2022. № 59. С. 6–26. doi: 10.17223/19988591/59/1
8. Schore A. I. G., Fraterrigo J. M., Salmon V. G. [et al.]. Nitrogen fixing shrubs advance the pace of tall-shrub expansion in low-Arctic tundra // *Communications Earth & Environment*. 2023. Vol. 4. P. 421. doi: 10.1038/s43247-023-01098-5
9. Myers-Smith I. H., Hik D. S. Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions // *Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 3, № 11. P. 3683–3700. doi: 10.1002/ece3.710
10. Frost G. V., Epstein H. E., Walker D. A. [et al.]. Seasonal and Long-Term Changes to Active-Layer Temperatures after Tall Shrubland Expansion and Succession in Arctic Tundra // *Ecosystems*. 2018. Vol. 21, № 3. P. 507–520. doi: 10.1007/s10021-017-0165-5
11. Лашинский Н. Н. Ольшатники южной тундры Западной Сибири // Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана : тез. докладов III Всерос. науч. конф. (г. Сыктывкар, 20–24 ноября 2017 г.). Сыктывкар : Изд-во ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. С. 44–47.
12. Zarov E. A., Golubyatnikov L. L., Lapshina E. D., Loyko S. V. Vegetation and Soils of Tundra Landscapes in the Pur-Taz Interfluvial Region // *Biology Bulletin*. 2021. Vol. 48. P. 118–127. doi: 10.1134/S1062359022010186
13. Oksanen J., Simpson G. L., Blanchet F. G. [et al.]. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.7-2. 2025. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
14. Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A. [et al.]. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.1.8.1. 2025. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>

15. Kassambara A., Mundt F. Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. 2020. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
16. Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York : Springer-Verlag, 2016. URL: <https://ggplot2.tidyverse.org>
17. Pedersen T. patchwork: The Composer of Plots. R package version 1.3.2.9000. 2025. URL: <https://patchwork.data-imaginist.com>
18. Сочава В. Б. Рубежи на геоботанических картах и буферные растительные сообщества // Геоботаническое картографирование. 1978. С. 3–13.
19. Мирин Д. М. Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1278–1282.
20. Соколова Г. Г. Влияние высоты местности, экспозиции и крутизны склона на особенности пространственного распределения растений // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер.: Естественные науки. 2016. Т. 35, № 4 (225). С. 91–97.
21. Escudero A., Giménez-Benavides L., Iriondo J. M., Rubio A. Patch Dynamics and Islands of Fertility in a High Mountain Mediterranean Community // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2004. Vol. 36, № 4. P. 518–527. doi: 10.1657/1523-0430(2004)036[0518:PDAIOF]2.0.CO;2
22. Zhao J., Adu B., Wang J., Fan Y. Assessing Shrub Patch Characteristics and Soil Nutrient Distribution Patterns of Four Typical Alpine Shrub Plants in the Eastern Qilian Mountains // Sustainability. 2024. Vol. 16, № 4. P. 1547. doi: 10.3390/su16041547
23. Sturm M., Holmgren J., McFadden J. P. [et al.]. Snow-Shrub Interactions in Arctic Tundra: A Hypothesis with Climatic Implications // Journal of Climate. 2001. Vol. 14, № 4. P. 336–344. doi: 10.1175/1520-0442(2001)014<0336:SSIIAT>2.0.CO;2
24. Domine F., Barrere M., Morin S. The growth of shrubs on high Arctic tundra at Bylot Island: impact on snow physical properties and permafrost thermal regime // Biogeosciences. 2016. Vol. 13, № 23. P. 6471–6486. doi: 10.5194/bg-13-6471-2016
25. Lang S. I., Cornelissen J. H. C., Klahn T. [et al.]. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species // Journal of Ecology. 2009. Vol. 97, № 5. P. 886–900. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x

References

1. Rees W.G., Hofgaard A., Boudreau S. et al. Is subarctic forest advance able to keep pace with climate change? *Global Change Biology*. 2020;26(7):3965–3977. doi: 10.1111/gcb.15113
2. Parker T.C., Thurston A.M., Raundrup K. et al. Shrub expansion in the Arctic may induce large-scale carbon losses due to changes in plant-soil interactions. *Plant and Soil*. 2021;463:643–651. doi: 10.1007/s11104-021-04919-8
3. Myers-Smith I.H., Forbes B.C., Wilmsking M. et al. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*. 2011;6(4):045509. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509
4. Mekonnen Z.A., Riley W.J., Grant R.F. et al. Topographical controls on hillslope-scale hydrology drive shrub distributions on the Seward Peninsula, Alaska. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2021;126(2):e2020JG005823. doi: 10.1029/2020JG005823
5. Derkacheva A., Frost G.V., Epstein H.E., Ermokhina K. Landscape patterns of shrubification in the Siberian Low Arctic: A machine learning perspective. *Journal of Ecology*. 2025;113(10):2813–2831. doi: 10.1111/1365-2745.70129
6. Aguirre D., Benhumea A.E., McLaren J.R. Shrub encroachment affects tundra ecosystem properties through their living canopy rather than increased litter inputs. *Soil Biology and Biochemistry*. 2021;153:108121. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.108121
7. Loyko S.V., Kuz'mina D.M., Istigechev G.I. et al. Transformation of morphological properties of soils due to shrubification of patchy tundra. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2022;(59):6–26. (In Russian). doi: 10.17223/19988591/59/1
8. Schore A.I.G., Fraterrigo J.M., Salmon V.G. et al. Nitrogen fixing shrubs advance the pace of tall-shrub expansion in low-Arctic tundra. *Communications Earth & Environment*. 2023;4:421. doi: 10.1038/s43247-023-01098-5
9. Myers-Smith I.H., Hik D.S. Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions. *Ecology and Evolution*. 2013;3(11):3683–3700. doi: 10.1002/ece3.710
10. Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A. et al. Seasonal and Long-Term Changes to Active-Layer Temperatures after Tall Shrubland Expansion and Succession in Arctic Tundra. *Ecosystems*. 2018;21(3):507–520. doi: 10.1007/s10021-017-0165-5
11. Lashchinskiy N.N. Alder thickets of the southern tundra of Western Siberia. *Bioraznoobraziye ekosistem krajnego severa: inventarizatsiya, monitoring, okhrana: tez. dokladov III Vseros. nauch. konf. (g. Syktyvkar, 20–24 noyabrya 2017 g.) = Biodiversity of ecosystems of the far north: inventory, monitoring, protection: proceedings of the III All-Russian scientific conference (Syktyvkar, November 20–24, 2017)*. Syktyvkar: Izd-vo IB Komi NTS UrO RAN, 2017:44–47. (In Russ.)
12. Zarov E.A., Golubyatnikov L.L., Lapshina E.D., Loyko S.V. Vegetation and Soils of Tundra Landscapes in the Pur-Taz Interfluvial Region. *Biology Bulletin*. 2021;48:118–127. doi: 10.1134/S1062359022010186

13. Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.7-2. 2025. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
14. Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A. et al. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.1.8.1. 2025. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>
15. Kassambara A., Mundt F. *Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses*. 2020. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
16. Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016. Available at: <https://ggplot2.tidyverse.org>
17. Pedersen T. *patchwork: The Composer of Plots*. R package version 1.3.2.9000. 2025. Available at: <https://patchwork.data-imaginist.com>
18. Sochava V.B. Boundaries on geobotanical maps and buffer plant communities. *Geobotanicheskoye kartografirovaniye = Geobotanical mapping*. 1978;3–13. (In Russ.)
19. Mirin D.M. Intraphytocenotic elements of vegetation cover heterogeneity. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestiya of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1):1278–1282.
20. Sokolova G.G. The influence of terrain altitude, aspect and slope steepness on the spatial distribution of plants. *Nauchnyye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Yestestvennyye nauki = Scientific Bulletin of Belgorod State University. Series: Natural Sciences*. 2016;35(4):91–97. (In Russ.)
21. Escudero A., Giménez-Benavides L., Iriondo J.M., Rubio A. Patch Dynamics and Islands of Fertility in a High Mountain Mediterranean Community. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2004;36(4):518–527. doi: 10.1657/1523-0430(2004)036[0518:PDAIOF]2.0.CO;2
22. Zhao J., Adu B., Wang J., Fan Y. Assessing Shrub Patch Characteristics and Soil Nutrient Distribution Patterns of Four Typical Alpine Shrub Plants in the Eastern Qilian Mountains. *Sustainability*. 2024;16(4):1547. doi: 10.3390/su16041547
23. Sturm M., Holmgren J., McFadden J.P. et al. Snow-Shrub Interactions in Arctic Tundra: A Hypothesis with Climatic Implications. *Journal of Climate*. 2001;14(4):336–344. doi: 10.1175/1520-0442(2001)014<0336:SSIIAT>2.0.CO;2
24. Domine F., Barrere M., Morin S. The growth of shrubs on high Arctic tundra at Bylot Island: impact on snow physical properties and permafrost thermal regime. *Biogeosciences*. 2016;13(23):6471–6486. doi: 10.5194/bg-13-6471-2016
25. Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T. et al. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology*. 2009;97(5): 886–900. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x



Приложение

Таблица S1

Видовой состав, относительные обилия видов описанных площадок тундры

Table S1

Species composition and relative abundance of species in the described tundra plots

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Salix</i> sp.	+	+	+	+	+	1	+	
<i>Betula nana</i> L.	+	6	2	4	1	3	2	7
<i>Ledum palustre</i> L.	7	25	12	10	5	25	5	30
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	+	+	+	3	+	+	+	8
<i>Empetrum nigrum</i> L.	1	5	1	3	+	5	+	4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	3	6	3	7	2	6	3	8
<i>Andromeda polifolia</i> L.							+	
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	+	4	1	3	+	4	+	+
<i>Eriophorum</i> sp.	+		+	+	2		3	+
<i>Carex globularis</i> L.	7	1	5	1	5	1	5	1
Cf. <i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.			+					
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.							+	
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.		3	+	2		3		2
Bryales				2				3
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.		4			3	4		
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.		4	5	5	1	4		2
Marchantiophyta		10	12	5	1	10	+	10
<i>Polytrichum</i> sp.		6	10			6		1
<i>Sphagnum</i> sp.		35	7	4		35	5	8
<i>Cetraria</i> sp.	+	5	+	7	+	5	+	4
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg.	90	20	60	30	90	20	70	30
<i>Cladonia alpina</i> (Asahina) Yoshim.	5	5	+	20	3	5	10	18
<i>Peltigera</i> sp.		+	+	3	+	+		2



Таблица S2

Видовой состав, относительные обилия видов описанных площадок
на границе тундры и ольховника (1-й «ряд» ольховника)

Table S2

Species composition and relative abundance of species in the described plots
at the tundra-alder thicket boundary (first 'row' of alder)

	9	10	11	11a	12	13	13a	14	15	15a	16
<i>Alnus fruticosa</i> Rupr.	6		5	10	3	5	2		5	7	
<i>Salix</i> sp.	1	3	1		2			2	+	+	
<i>Betula nana</i>	40	15	35		9	25	3	30	25	+	20
<i>Ledum palustre</i>	2	2	10	2	4	+	1	5	15	+	13
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	10	20	2	14	10	2	8	10	+	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	2	3	+	5
<i>Andromeda polifolia</i>				+	+			+			
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.		3			1			3			
<i>Empetrum nigrum</i>	1	3	+	1	4	+	+	1	+	1	3
<i>Eriophorum</i> sp.										+	
<i>Carex globularis</i>	3	2	3	1	2	5	1	1	7	1	2
Cf. <i>Carex aquatilis</i>	+					+			+	+	+
Cf. <i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlb.) Hartm.						+			+		
<i>Tofieldia coccinea</i> Richardson		+		+			2	1		2	
<i>Pedicularis</i> sp.				+			+	+		+	
<i>Petasites</i> sp.										+	
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	2	8	25	30	25	7	35	7	13		
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+		10	1		3	10	15	4	
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	+		+		1	+	10				
Bryales		2									
<i>Aulacomnium palustre</i>		2			+			+			1
<i>Aulacomnium turgidum</i>								+			1
Marchantiophyta	+	3		+	2		+	3	7		15
<i>Polytrichum</i> sp.									+		3
<i>Cetraria</i> sp.		2		+	2			1	+	+	3
<i>Cladonia rangiferina</i>	40	35	+	20	33	3	5	20	35	7	45
<i>Cladonia alpina</i>	40	18		20	15	+	5	15	+	3	18
<i>Peltigera</i> sp.									+	+	



Таблица S3

Видовой состав, относительные обилия видов описанных площадок ольховника

Table S3

Species composition and relative abundance of species in the described alder thicket

	17	18	19	20	21	22	23	24	25a	25	26	27	28	29	30	31	32	32a
<i>Alnus fruticosa</i>	10		15	50	+	5	20	45	5		7	30	35	40	20		15	
<i>Salix</i> sp.		1	+		+	1				2	+					+		
cf. <i>Salix glauca</i> L.		1															+	
<i>Betula nana</i>	10	15		3	45	50	25	3		10	44	40	30			40	30	+
<i>Ledum palustre</i>	+				+	+							+				+	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	35	7	+	1	7	6	+		+	+	6	+	2	+			5	
<i>Empetrum nigrum</i>	+	+			+	3	+				2		+	+			+	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+					+					+	+						
<i>Andromeda polifolia</i>					+	+						+	+					
<i>Arctous alpina</i>					2	2							+					
<i>Carex globularis</i>	7	80	100	68		14		85	50						90	70	75	100
<i>Carex aquatilis</i>	+						+		+					+				
<i>Carex pauciflora</i> Lightf.							+											
<i>Calamagrostis lapponica</i>			+	+	10	13	65	+	25	75	31	35	45	60	+			+
<i>Luzula</i> sp.														+				
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.			2	1			+	3		15	7				9	+		+
<i>Rubus arcticus</i> L.							+	2	15	20	2				2		6	
<i>Polemonium caeruleum</i> L.								1										
<i>Stellaria graminea</i> L.											+			+				
<i>Pedicularis</i> sp.					+						+						+	
<i>Petasites</i> sp.				+														
<i>Pleurozium schreberi</i>		2			55	12	1				9		2			4	2	
<i>Hylocomium splendens</i>						+						+						
<i>Ptilium crista-castrensis</i>		+																
Bryales sp.	+					+												
<i>Brachythecium</i> sp.														+				+
<i>Dicranum</i> sp.	+																	
<i>Polytrichum</i> sp.	+	+					1				1			+		1	1	
<i>Cladonia rangiferina</i>	+				+	+												
<i>Cladonia alpina</i>	+					+												

Таблица S4

Параметры, использованные в анализе избыточности (RDA)

Table S4

Parameters used in the Redundancy Analysis (RDA)

№	CM, %	CL, %	CS, %	Alt, м	M, м	S, л	AS, см	T	A, см	O, см	Root, см	G, см
1	5,0	93,0	0,4	22,79	-1,0	0,0	59,0	9,0	0,0	21,7	18,7	34,1
2	65,0	30,0	6,0	23,02	1,0	0,0	52,0	17,6	0,0	9,2	9,0	19,5
3	35,0	60,0	2,0	23,00	1,0	0,0	52,0	18,3	0,0	10,7	8,0	36,9
4	20,0	60,0	4,0	22,95	1,0	0,0	65,0	27,8	0,0	8,4	8,9	23,1
5	5,0	93,0	1,0	22,90	-1,0	0,0	70,0	16,3	0,0	5,0	4,9	16,9
6	65,0	30,0	4,0	22,68	-1,0	0,0	70,0	7,8	0,0	4,7	9,7	45,5
8	25,0	53,0	7,0	22,72	-1,0	0,0	49,0	17,6	0,0	17,3	12,5	35,3
9	5,0	80,0	40,0	22,29	-1,0	15,0	105,0	26,6	0,0	23,8	17,7	3,7
10	15,0	55,0	18,0	22,39	0,0	0,0	120,0	10,2	0,0	6,1	19,1	0,0
11	25,0	0,4	35,0	22,61	0,0	10,0	122,0	12,7	0,0	6,6	20,1	17,3
12	30,0	50,0	14,0	22,74	0,0	15,0	104,0	14,6	0,0	6,6	16,5	12,4
13	7,0	3,0	25,0	22,69	-1,0	20,0	156,0	12,7	0,0	5,6	17,1	13,5
14	20,0	35,0	32,0	22,64	0,0	10,0	130,0	5,5	0,0	1,1	29,2	8,9
15	35,0	35,0	25,0	22,68	-1,0	0,0	103,0	12,7	2,6	1,8	20,8	27,6
16	20,0	65,0	20,0	22,52	0,0	0,0	77,0	13,0	0,0	10,6	11,0	15,3
17	0,4	0,4	20,0	22,20	0,0	15,0	190,0	14,9	14,6	3,1	20,4	23,5
18	2,0	0,0	17,0	22,13	-1,0	45,0	280,0	7,2	6,1	3,0	44,4	19,1
19	0,0	0,0	0,0	22,40	0,0	50,0	290,0	2,6	10,6	8,1	25,2	3,8
20	0,0	0,0	53,0	22,45	1,0	50,0	310,0	2,8	2,7	4,4	37,3	29,8
21	60,0	0,0	45,0	22,63	1,0	25,0	260,0	1,3	7,8	3,1	22,6	6,2
22	13,0	0,4	56,0	22,64	1,0	20,0	270,0	2,3	0,0	1,4	16,5	4,4
23	2,0	0,0	40,0	22,44	0,0	40,0	310,0	0,8	13,4	9,5	24,6	4,0
24	0,0	0,0	45,0	22,18	0,0	50,0	365,0	1,5	0,0	6,0	18,2	20,9
25	0,0	0,0	12,0	22,06	0,0	46,0	430,0	0,5	4,9	4,3	23,3	0,9
26	10,0	0,0	50,0	22,48	1,0	40,0	405,0	1,0	8,3	4,4	25,6	0,2
27	0,4	0,0	60,0	22,58	0,0	32,0	380,0	2,8	12,8	2,4	31,9	14,0
28	2,0	0,0	65,0	22,55	1,0	36,0	370,0	7,0	6,2	3,4	21,3	3,5
29	0,4	0,0	40,0	22,46	1,0	50,0	340,0	2,8	0,0	3,4	22,7	0,0
30	0,0	0,0	20,0	22,31	0,0	65,0	310,0	1,0	5,4	14,8	22,8	6,5
31	5,0	0,0	40,0	21,90	-1,0	65,0	300,0	3,1	0,0	6,3	50,6	0,0
32	3,0	0,0	45,0	21,71	-1,0	55,0	300,0	1,5	7,5	6,2	30,0	14,6
32a	0,4	0,0	0,4	22,11	0,0	65,0	330,0	1,0	4,8	5,9	42,1	0,0

№ – номер площадки геоботанического описания; CM – проективное покрытие мхов; CL – проективное покрытие лишайников; CS – проективное покрытие высоких кустарников; Alt – абсолютная высота над уровнем моря; M – микрорельеф; S – возраст ольхи; AS – высота ольхи; T – тиксотропность; A – мощность гумусового горизонта; O – мощность торфяного горизонта; Root – глубина резкого уменьшения мочковатых корней; G – мощность глеевого горизонта.