

К ОЦЕНКЕ ДИНАМИКИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОФЛОР В ХОДЕ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Н.И. Андреяшкина

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург

E-mail: nell-a@yandex.ru

Аннотация. В экотоне верхней границы леса на Полярном Урале растительность тундр с одиночными деревьями лиственницы (нижняя часть горно-тундрового пояса) и лиственничных редколесий и лесов (подгольцовый и горно-тундровый пояса) представлена комплексными фитоценозами – сочетанием тундровых и лесных сообществ с фрагментами тундр. Анализ распределения флористического состава фитоценозов по биоморфам показал наличие сходного набора групп жизненных форм. Деревянистые (кустарники, кустарнички, полукустарнички) представлены 22 видами из девяти семейств, группа травянистых растений – 79 видами из 28 семейств. Пространственная гетерогенность флористического разнообразия обусловлена в основном группой жизненных форм травянистых растений. При этом четко выражены динамика географической структуры ценофлор на склонах разной экспозиции, а также различия в составе фитоценозов разных стадий лесообразовательного процесса. Во флористическом богатстве территории (101 вид из 36 семейств) количественные соотношения широтных географических фракций представлены примерно в равной пропорции.

Ключевые слова: фитоценоз (сообщество), флористическое (видовое) богатство, ценофлора, жизненная форма (биоморфа), экологическая группа, широтная географическая фракция

Введение

Известно, что в связи с потеплением и возрастанием влажности климата в течение последних 90 лет на восточном макросклоне Полярного Урала произошло значительное увеличение площади редколесий и лесов за счет облесения тундр и повышение плотности ранее произраставших древостоев (Шиятов, 2005, 2007; Мазепа, 2007). По данным ряда авторов (Изменчивость ..., 1998) на Полярном Урале в начале XX в. происходило наиболее значительное потепление климата по сравнению с севером Западной Сибири и Таймыром. Однонаправленный характер смен естественных сообществ на склонах разной экспозиции свидетельствует о том, что эти процессы протекают под воздействием климатического фактора.

Оценка изменений в растительном покрове (в том числе флористического богатства) лесных и горно-тундровых сообществ бассейна р. Сосьва важна для изучения климатически обусловленной пространственно-временной динамики верхней границы леса на Полярном Урале. Определяющими флористическое богатство являются прямо действующие на растительность факторы – теплообеспеченность и режим увлажнения экотопов в градиенте высотной поясности (Андреяшкина, 2019б).

Задача работы – выявить на начало текущего столетия динамику географической структуры ценофлор горно-тундровых сообществ и нижних ярусов редколесий и лесов, произрастающих на склонах разной экспозиции в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале. В связи с потеплением климата материалы могут быть использованы в будущем для оценки изменений в структуре растительного покрова Полярного Урала.

Материалы и методы

Изучение пространственно-временной динамики верхней границы леса проводилось в период 2002–2005 гг. в рамках проекта INTAS-01-0052 «Районы ранней реакции на изменения климата в Евразии». Район исследований – окрестности горы Черной (66°47'–66°49' с.ш., 65°30'–65°35' в.д.) на восточном макросклоне Полярного Урала в южной части зоны лесотундры в полосе многолетнемерзлых горных пород с преобладанием габбро. Верхнюю границу леса образует лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). Климат суровый, резко континентальный. Зима продолжительная и морозная. Снежный покров – один из ведущих факторов среды, определяющих состав, структуру и территориальное размещение растительных сообществ. Важен также фактор воздействия ветров, особенно в зимнее время (Горчаковский, 1985). Скорость ветра нередко равна 50–60 м/с, средняя годовая температура воздуха составляет от –5 до –8 °С, дневная температура в июле-августе может повышаться до +25...+30 °С (Григорьева, 2018).

В основу исследования положен профильный метод. Профили заложены на склонах разной экспозиции: I – на восточном склоне сопки высотой 312.8 м, расположенной в междуречье рек Енгаю и Кердоманшор, II – на северо-восточном склоне боковой морены, в 4 км к востоку от горы Черной, III – на южном склоне горы Орехсоим, в 3 км к юго-востоку от горы Черной. На каждом профиле взято по три основных высотных уровня, в пределах которых представлены тундра с одиночными деревьями (среднее расстояние между деревьями от 20–30 до 50–60 м) в нижней части горно-тундрового пояса, редколесье (среднее расстояние между деревьями от 7–10 до 20–30 м)

в подгольцовом поясе и лес (среднее расстояние между деревьями менее 7–10 м) в верхней части горно-таежного пояса. Пробные площади размером 20×20 м в трехкратной повторности размещали на каждом высотном уровне в фитоценотически сходных выделах. В пределах каждой пробной площади на восьми площадках размером 1×1 м выполнены геоботанические описания – проведен глазомерный учет проективного покрытия (ПП) общего и по ярусам, составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Результаты анализа основных характеристик сообществ и экотопов в их пределах на верхней границе леса Полярного Урала опубликованы ранее (Андреяшкина, 2005, 2019а). В данной работе анализируется флористический состав фитоценозов (ценофлоры) на одинаковых по площади участках (по 1200 м²) на склонах разной экспозиции (табл. 1).

Сообщества ранжировали по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа, что адекватно отражается в экологической структуре ценофлор наряду с бриоиндикацией условий среды (Раменский, 1971; Миркин, 2012). Относительную теплообеспеченность среды обитания растений оценивали по преобладающей географической группе видов сосудистых растений. Использовали прямые измерения температуры почвы на глубине 10 см в межкрупных пространствах, полученные автономными термодатчиками TBI32-20+50 StowAway Tidbit (Onset Computer corporation) в 2004 г. Латинские названия и принадлежность видов растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом состава жизненных форм приведены по сводке Н. А. Секретаревой (2004). Анализ жизненных форм (ЖФ) выполнен по схеме Т.Г. Полозовой (1978). Каждая группа ЖФ представляет собой сочетание видов с разной экологической и географической структурой, что проявляется при перестройке в связи с изменениями условий среды обитания (см. табл. 1). Видовое сходство ценофлор (K_c , %) рассчитано по формуле Сьерсенсена (Василевич, 1969).

Результаты и их обсуждение

На Полярном Урале верхняя граница леса представлена ветровым (профиль II), термическим (профиль III) и смешанным (профиль I) типами. Приведем некоторые данные о структуре конкретных фитоценозов на склонах разной экспозиции.

Профиль I. На первом высотном уровне (298–300 м над ур.м.) выявлена тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с одиночными деревьями лиственницы стланиковой и многоствольной форм роста (высота до 2–3 м). Средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь-апрель) 2004 г. составила –8.7 °С. Мощность снежного покрова – 15–30 см. До 10–

30 % поверхности приходится на каменистые россыпи. Местообитание периодически сухое – в составе ценофлоры (36 видов) преобладают мезофиты (33 %) и засухоустойчивые виды – ксеромезофиты, мезоксерофиты (28 %). Травяно-кустарничковый ярус высотой 5–15 см (ПП = 10–40 %). В живом напочвенном покрове (ПП = 40–85 %) доминируют лишайники.

На третьем высотном уровне (219–223 м над ур.м.) произрастает лиственничное редколесье ерничково-травяно-кустарничково-моховое. Густота древостоя варьирует от 67 до 200 шт./га, преобладает лиственница одноствольной формы роста высотой 4.6–5.7 м. Кустарничковый ярус разреженный (сомкнутость 0.1–0.5, высота 0.5–0.7 м). Травяно-кустарничковый ярус неравномерный (ПП = 15–60 %, высота 3–15 см). Живой напочвенный покров (ПП = 30 %) нарушен местами поверхностным стоком вод, что привело к увеличению числа видов сосудистых растений. Средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь-апрель) 2004 г. в межкрупном пространстве составила –1.9 °С. Местообитание влажное – в составе ценофлоры (61 вид) преобладают мезофиты (34 %) и более влаголюбивые – мезогигрофиты, гигромезофиты, гигрофиты (31 %).

На высотном уровне 182–185 м над ур.м. развит лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой. Древостой разновозрастный, средней густоты (458 шт./га) и высокорослый (в среднем 8.7 м). Кустарничковый ярус высотой 0.3–1 м (сомкнутость 0.2–0.4). Травяно-кустарничковый ярус разреженный (ПП = 10–40 %). Моховой покров в результате подтока поверхностных вод сомкнутый (ПП = 90 %), но маломощный (зеленые части 2–3 см, бурые – 3–4 см). Средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь-апрель) 2004 г. в межкрупном пространстве составила –1.2 °С. Местообитание влажное – в составе ценофлоры (52 вида) преобладают мезофиты (44 %).

Профиль II. На первом высотном уровне (265–268 м над ур.м.) представлена тундровая растительность с одиночными деревьями лиственницы стланиковой и многоствольной форм роста высотой до 1 м. Местообитание малоснежное, обдувается сильными ветрами. Рельеф неоднородный. До 90 % площади участка занимают каменистые терраски (2×3 м), покрытые тундрой травяно-кустарничковой с мхами и лишайниками (ПП = 30–40 %, высота 5–10 см), где средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь-апрель) 2004 г. составила –11.6 °С. Ложбинки между террасками (глубиной 10–20 см) заняты тундрой ерничково-кустарничково-моховой (ерник высотой 10–20 см и сомкнутостью 0.3; травяно-кустарничковый ярус высотой 5–10 см, ПП = 30–70 %). Между видовым составом сообществ выражена высокая сте-

Видовой состав фитоценозов на верхней границе леса (гора Черная, Полярный Урал)

Био-морфа*	Название растений	Экологическая группа**	Широтная фракция***	Профиль II (склон северо-восточной экспозиции)			Профиль I (склон восточной экспозиции)			Профиль III (склон южной экспозиции)		
				Тундра	Редко-лесье	Лес	Тундра	Редко-лесье	Лес	Тундра	Редко-лесье	Лес
К	<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	кСМЕ	ГА			ж		+	+		+	+
	<i>Rosa acicularis</i> Lind.		Б					+	+			
	<i>Salix lanata</i> L.	МЕ	ГА			ж			+			+
	<i>Betula nana</i> L.	ЭВ		+	ж	ж	+	ж	ж	ж	ж	ж
	<i>Salix glauca</i> L.				+				+	+		
	<i>Salix pulchra</i> Cham.									+	+	
	<i>Salix phylicifolia</i> L.			Б		+	ж		+	+	+	+
КС	<i>Arctous alpina</i> L.	кСМЕ	ГА	+	+		ж	+	+		+	
	<i>Dryas octopetala</i> L.	МЕ	А	ж	+		ж					
	<i>Salix arctica</i> Pall.			+	+		+	+				
	<i>Empetrum subholarcticum</i> V. Vassil.		ГА	ж	+		ж	ж	ж	ж	ж	ж
	<i>Linnaea borealis</i> L.		Б						+			ж
	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.										ж	
	<i>Andromeda polifolia</i> L.	меГИ		+	+		ж	+	+	+	ж	+
	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	ЭВ	ГА	А	+	+				ж	+	
	<i>Ledum palustre</i> L. subsp. <i>decumbens</i> (Ait.) Hult.			ж	+		ж	+		+	+	
	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. subsp. <i>microphyllum</i> Lange			ж	ж	+	ж	ж	ж	ж	ж	ж
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. subsp. <i>minus</i> (Lodd.) Hult.			+	+	+		ж	+	+	ж	ж
Т-КС	<i>Thymus paucifolius</i> Klok.	меКС	А	+	+		+					
	<i>Pyrola minor</i> L.	МЕ	Б			+		+	+			+
	<i>Rubus arcticus</i> L.											ж
	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	меГИ	ГА									+
Тст	<i>Silene paucifolia</i> Ledeb.	кСМЕ	А	+								
	<i>Minuartia arctica</i> (Stev. ex Ser.) Graebn.			+	+		+					
	<i>Pedicularis amoena</i> Adams ex Stev.			меКС	ГА	+	+		+			
	<i>Dianthus repens</i> Willd.	кСМЕ	Б	+			+	+				
	<i>Saxifraga spinulosa</i> Adams.			+	+	+	+	+	+			
	<i>Campanula rotundifolia</i> L.				+	+	+	+	+			
	<i>Eritrichium villosum</i> (Ledeb.) Bunge			МЕ	А					+		
	<i>Oxytropis sordida</i> (Willd.) Pers.	ж	+				+	+				
	<i>Hedysarum arcticum</i> (B.Fedtsch.)		+				+	+				
	<i>Rhodiola quadrifida</i> (Pall.) Fisch. et C. A. Mey.	+										
	<i>Cerastium beeringianum</i> Cham. et Schlecht.	МЕ	ГА			+						
	<i>Stellaria peduncularis</i> Bunge			+	+		+	+	+		+	
	<i>Taraxacum ceratophorum</i> (Ledeb.) DC.								+		+	
	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.			Б	ж	+	+	+	+	+		+
	<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	гиМЕ	А	+	+	+	+	+	+			+
	<i>Pedicularis oederi</i> Vahl	меГИ					+	+				
	<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.	ЭВ		+	+		+	+				
<i>Crepis chrysantha</i> (Ledeb.) Turcz.	кСМЕ										+	+
<i>Tofieldia coccinea</i> Richards.	МЕ	ГА		+	+							
<i>Huperzia arctica</i> (Tolm.) Sipl.				+				+	+			
<i>Solidago lapponica</i> With.							ж		ж	+	+	ж
<i>Geranium albiflorum</i> (Ledeb.)	кСМЕ	Б				ж		ж	+		+	
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.								+		+		
<i>Bistorta major</i> S. F. Gray			МЕ	+	ж	ж	+	ж	ж	+	+	+
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill						+			+		+	
Тк	<i>Lagotis minor</i> (Willd.) Hult.	меГИ	А	+	+	+		+	+			
	<i>Pedicularis sudetica</i> Willd.						+	+				
	<i>Saxifraga hieracifolia</i> Waldst. et Kit.	гиМЕ	ГА					+				
	<i>Viola biflora</i> L.			+	+	ж	+	ж	ж	+		ж
	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.						+	+	+	+	+	+
	<i>Bistorta vivipara</i> S. F. Gray			ЭВ	+	+	+	+	ж	+		
	<i>Thalictrum alpinum</i> L.	ЭВ	А	+	+	+	+	ж	+			
	<i>Tephroses tundricola</i> (Tolm.) Holub							+				

Био-морфа*	Название растений	Экологическая группа**	Широтная фракция***	Профиль II (склон сев еро-восточной экспозиции)			Профиль I (склон восточной экспозиции)			Профиль III (склон южной экспозиции)				
				Тундра	Редко-лесье	Лес	Тундра	Редко-лесье	Лес	Тундра	Редко-лесье	Лес		
Тдк	<i>Carex rupestris</i> All.	меКС	А	ж	+		+							
	<i>Poa alpigena</i> (Blytt.) Lindm.	МЕ		ГА		+	ж	+	+	+			+	
	<i>Festuca cryophila</i> V.Krecz. et Bobr.				+	+	+	+						
	<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.		Б							+			+	
	<i>Galium boreale</i> L.							+						
	<i>Arctagrostis latifolia</i> ((R. Br.) Griseb.	меГИ	ГА	А					+					
	<i>Pedicularis lapponica</i> L.								+					
	<i>Carex quasivaginata</i> (Clarke) Malysch..					+		+	+	+	+			
	<i>Carex globularis</i> L.	ГИГ	Б	Б			+		+	+		+	+	
	<i>Viola epipsila</i> Ledeb.						ж							
	<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn.						+				+			
	<i>Stellaria palustris</i> Retz.	ЭВ	ГА	Б			+							
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link						+		+	+			+		
<i>Nardosmia frigida</i> (L.) Hook.	Б												+	
Трд	<i>Carex melanocarpa</i> Cham. ex Trautv.	ксМЕ	ГА	ж	+		+	+						
	<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlenb.) C. Hartm.							+	ж	+	+	ж		
	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.							+	+			ж		
	<i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schwein subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtz.)	МЕ	А	+	ж	+	ж	ж	+	+	+			
	<i>Anthoxanthum alpinum</i> (A. et D. Love) B. Jones et Meld.			ГА			ж		+	+			+	
	<i>Luzula frigida</i> (Buchenau) V. Krecz.	меГИ	ГА	А			+			+	+			
	<i>Poa alpina</i> L.								+					
	<i>Alopecurus alpestris</i> (Wahlenb.) Seland.				гиМЕ			ж		+				
	<i>Carex redowskiana</i> . (C. A. Mey.) Egor.	ЭВ	ГА	Б		+		ж	+	+				
<i>Luzula parviflora</i> (Ehrh.) Desv.								+	+			+		
Тпд	<i>Hierochloa alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.	ксМЕ	А	+						+				
	<i>Koeleria asiatica</i> Domin						+							
	<i>Juncus trifidus</i> L.				+							+		
	<i>Carex glacialis</i> Mackenz.	меКС	Б	+						+				
	<i>Luzula confuse</i> Lindb.									+				
	<i>Festuca ovina</i> L.	ксМЕ	ГА	ж	ж	ж	ж	+	ж	+	+			
	<i>Carex sabyensis</i> Less. ex Kunth	гиМЕ				+		ж	ж					
	<i>Carex fuscicula</i> V. Krecz. ex Egor.	меГИ						+						
<i>Carex ledebouriana</i> C. A. Mey. ex Trev.	ЭВ	А	ж			+	+							
Ткис	<i>Veratrum mishae</i> (Sirj.) Loes.	МЕ	Б			ж		ж	+		+	+		
	<i>Ranunculus borealis</i> Trautv.					+						+		
	<i>Trollius apertus</i> Perf. ex Igoschina	гиМЕ	ГА					+	+					
	<i>Rumex acetosa</i> L. subsp. <i>lapponicus</i> Hiit.					+								
	<i>Parnassia palustris</i> L.			меГИ	Б	+	+	+						
Тнпл	<i>Lycopodium dubium</i> Zoega.	МЕ	ГА					+	+			+		
	<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link	меГИ				+		+	+					
	<i>Ranunculus lapponicus</i> L.	ГИГ						+	+					
Тстл	<i>Trientalis europaea</i> L.	МЕ	Б					+			ж			
Тл	<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.		А		+		+	+						
	<i>Allium schoenoprasum</i> L.		Б			ж		+	+					
ОД-ДВ	<i>Pedicularis labradorica</i> Wirsing	ксМЕ	ГА		+				+	+	+	+		
	<i>Androsace septentrionalis</i> L.		Б	+	+									
Всего видов				38	41	39	36	61	52	23	21	41		

Примечание. Здесь и далее в табл. 2-4 : *К – кустарники; КС – кустарнички; Т-КС – полукустарнички. Травы поликарпические: Тст – стержнекорневые; Тк – короткокорневищные; Тдк – длиннокорневищные; Трд – рыхлодерновинные; Тпд – плотнодерновинные; Ткис – кистекокорневые; Тнпл – наземноползучие; Тстл – столонообразующие; Тл – луковичные. Монокарпические – ОД-ДВ. **ксМЕ – ксеромезофиты; меКС – мезоксерофиты; МЕ – мезофиты; гиМЕ – гигромезофиты; меГИ – мезогигрофиты; ГИГ – гигрофиты; ЭВ – эвритопы. ***Фракция: А – арктическая; ГА – гипоарктическая; Б – boreальная; Ж – наиболее обильные виды.

пень сходства – $K_c = 78\%$. Встречается самосев лиственницы. В общем составе ценофлор (38 видов) преобладают засухоустойчивые виды (37 %) и мезофиты (29 %).

На втором высотном уровне (235–243 м над ур.м.) рельеф также неоднородный. Местообитание периодически сухое и ветрообдуваемое. Большая часть площади каменистых террасок (50–70 %) покрыта лиственничным редколесьем ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковым (с одноствольной и многоствольной формами роста деревьев высотой до 3 м). Здесь в межкрановом пространстве средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь–апрель) 2004 г. составила $-3.2\text{ }^\circ\text{C}$. Кустарниковый ярус сомкнутостью 0.2–0.3 и высотой 15–20 см, травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–50 %) высотой 10–15 см, ПП мохово-лишайникового яруса – 60 %. Центральная часть террасок (20 %) покрыта тундрой травяно-кустарничково-лишайниковой. Флористическое сходство сообществ высокое – $K_c = 83\%$. В общем составе ценофлор (41 вид) преобладают мезофиты (34 %) с заметным участием эвритофов и засухоустойчивых видов (по 24 %).

На третьем высотном уровне (219–225 м над ур.м.) произрастает лиственничный лес ерничково-травяной. Здесь нередко встречаются старые деревья лиственницы с многоствольной формой роста (средняя высота 8 м). Куртины ивы (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*) и можжевельника (*Juniperus sibirica*) размером 1.5×3–1.5×12 м и высотой до 1–1.7 м вытянуты поперек склона. Открытые местообитания (60–70 % площади) заняты ерничково-разнотравно-злаковой растительностью с хорошо выраженным кустарниковым ярусом (сомкнутость до 0.3, высота 0.7–0.8 м) и травяным покровом (ПП = 30–70 %, высота до 40 см). Средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь–апрель) 2004 г. составила $-1.25\text{ }^\circ\text{C}$. В общем составе ценофлор (39 видов) преобладают мезофиты (44 %) и более влаголюбивые виды (31 %).

Профиль III. На первом высотном уровне (291–292 м над ур.м.) представлены два типа тундр. Ерничково-кустарничково-моховая тундра с одиночными деревьями лиственницы одноствольной формы и высотой до 1 м приурочена к поверхности с бугорковатым рельефом и занимает 50–70 % площади. Здесь средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь–апрель) 2004 г. составила $-1.83\text{ }^\circ\text{C}$. Хорошо развит кустарниковый ярус (высота 0.7–0.8 м, ПП = 30–60 %), но слабо выражен травяно-кустарничковый (ПП = 5–30 %, высота 10–15 см). Моховой покров благодаря оптимальному режиму влажности достигает большой мощности (зеленые части 3–4 см, бурые – 8–10 см), что является одной из причин отсутствия многих видов травянистых растений. Выровненные пятна грунта (20–30 %

площади) покрыты кустарничково-мохово-лишайниковой тундрой. Видовое сходство сообществ – $K_c = 69\%$. В общем составе ценофлор (23 вида) преобладают эвритофы (39 %) с заметным участием мезофитов (26 %) и засухоустойчивых видов (22 %).

На втором высотном уровне (285–287 м над ур.м.) – лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-моховое. Деревья средневозрастные, одноствольные, высотой до 14–19 м. Кустарниковый ярус неравномерный (сомкнутость 0.1–0.6 при высоте до 0.8 м), травяно-кустарничковый ярус заметно разрежен (ПП = 10–30 %, высота 20 см). Напочвенный покров идентичен покрову тундры первого высотного уровня. В межкрановом пространстве средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь–апрель) 2004 г. составила $-2.85\text{ }^\circ\text{C}$. Выположенная поверхность (20 % площади) покрыта кустарничково-моховой тундрой (встречается самосев лиственницы). Между составом нижних ярусов редколесий и тундры – $K_c = 72\%$. В общем флористическом составе (21 вид) преобладают эвритофы (38 %) с заметным участием мезофитов (29 %) и засухоустойчивых видов (24 %).

На третьем высотном уровне (238–245 м над ур.м.) произрастает елово-лиственничный лес ерничково-кустарничково-травяно-моховой с примесью рябины (*Sorbus sibirica* Hedl.) и березы (*Betula tortuosa* Ledeb.). В межкрановом пространстве средняя температура почвы на глубине 10 см в самые холодные месяцы (январь–апрель) 2004 г. составила $-1.13\text{ }^\circ\text{C}$. Структура покрова нижних ярусов заметно варьирует. На пробной площади с четко выраженным микрорельефом (бугры высотой 30 см) кустарниковый ярус сомкнутостью 0.3–0.5 и высотой 0.6–0.8 м, травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–70 %) высотой 15–30 см, хорошо развит моховой покров (ПП = 30–70 %, зеленые части 2–4 см, бурые – 4–8 см). На другой пробной площади, где высота бугров не превышает 10 см, травяно-кустарничковый ярус разреженный (ПП = 10–20 %), моховой покров сплошной (зеленые части 4 см, бурые – 10 см). На третьей пробной площади большая часть поверхности (70 %) выровнена и покрыта разнотравно-злаковой растительностью. В видовом составе нижних ярусов (41 вид) преобладают мезофиты (54 %).

На Полярном Урале, как и в других горных регионах (Демьянов, 1983), растительность высотных поясов (тундра с одиночными деревьями, редколесье, лес) представлена комплексными фитоценозами – сочетанием тундровых сообществ и лесных сообществ с фрагментами тундр. В каждом сочетании выражено достаточно высокое флористическое сходство. При этом заметно меняются состав и структура фитоценозов по высотному градиенту. Только на склоне северо-восточной экспозиции флористическое богатство оста-

ется неизменным на разных высотных уровнях (соответственно 38, 41, 39 видов), тогда как на склонах восточной (36, 61, 52 видов) и южной (23, 21, 41 видов) экспозиций проявляет неодинаковые динамические тенденции. Варьируют показатели флористического сходства между фитоценозами в пределах одного и того же высотного пояса: $K_c = 55-71\%$ – в верхней части горно-таежного пояса, $K_c = 41-57\%$ – в подгольцовом поясе, $K_c = 37-70\%$ – в нижней части горно-тундрового пояса. Анализ распределения видового состава фитоценозов по биоморфам показал наличие сходного набора групп жизненных форм (табл. 2).

На обследованной территории **деревянистые растения** (кустарники, кустарнички, полукустарнички) представлены 22 видами из девяти семейств. Преобладают мезофиты (8 видов) и эвритопы (7 видов), а в географическом спектре данной группы (4А + 11ГА + 7Б) – более теплолюбивые гипоарктические и бореальные виды (табл. 3).

Доля видов данной группы относительно стабильна (21–25 %) только в составе ценофлор на склоне восточной экспозиции, тогда как на северо-восточном склоне варьирует в пределах 18–32 %, на южном – 32–52 % (см. табл. 2). К числу ценогически значимых видов в фитоценозах можно отнести *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens* и некоторые другие виды (см. табл. 1).

Более многочисленна и динамична группа травянистых растений – 79 видов из 28 семейств (78 % от флористического богатства обследованной территории), но им принадлежит значительно меньшая ценообразующая роль. **Стержнекорневые** растения представлены разнотравьем – всего 17 видов из 10 семейств, среди которых преобладают мезофиты (7) и засухоустойчивые растения (6), при этом в географическом спектре группы (10А + 4ГА + 3Б) наблюдается превыше-

Таблица 2

Распределение состава жизненных форм растений по широтным географическим фракциям в ценофлорах на склонах разной экспозиции (гора Черная, Полярный Урал)

Биоморфа	Профиль II (склон северо-восточной экспозиции)			Профиль I (склон восточной экспозиции)			Профиль III (склон южной экспозиции)		
	Тундра	Редколесье	Лес	Тундра	Редколесье	Лес	Тундра	Редколесье	Лес
	Число видов (в том числе арктической – А, гипоарктической – ГА, бореальной – Б фракций)								
К	1(ГА)	3(2ГА+Б)	4(3ГА+Б)	1(ГА)	5(3ГА+2Б)	5(3ГА+2Б)	4(3ГА+Б)	4(3ГА+Б)	4(3ГА+Б)
КС	9(3А+5ГА+Б)	9(3А+5ГА+Б)	2(ГА)	7(2А+4ГА+Б)	7(А+5ГА+Б)	6(4ГА+2Б)	6(А+4ГА+Б)	7(А+5ГА+Б)	6(3ГА+3Б)
Т-КС	1(А)	1(А)	1(Б)	1(А)	1(Б)	1(Б)	–	–	3(ГА+2Б)
Все-го/ %	11(4А+6ГА+Б)	13(4А+7ГА+2Б)	7(5ГА+2Б)	9(3А+5ГА+Б)	13(А+8ГА+4Б)	12(7ГА+5Б)	10(А+7ГА+2Б)	11(А+8ГА+2Б)	13(7ГА+6Б)
	29	31.7	18	25	21.3	23.1	43.5	52.4	32
	Травы								
Тст/ %	12(7А+2ГА+3Б)	9(5А+2ГА+2Б)	4(А+ГА+2Б)	11(6А+2ГА+3Б)	10(6А+ГА+3Б)	5(А+2ГА+2Б)	–	–	4(А+2ГА+Б)
	31.6	22	10.3	31	16.4	9.6	–	–	10
Тк / %	6(4А+2Б)	6(4А+2Б)	9(4А+2ГА+3Б)	4(2А+2Б)	12(7А+3ГА+2Б)	11(4А+3ГА+4Б)	4(А+ГА+2Б)	4(2А+ГА+Б)	8(2А+2ГА+4Б)
	15.8	14.6	23	11	19.7	21.2	17.4	19	20
Тдк/ %	1(А)	4(2А+2ГА)	7(А+2ГА+4Б)	4(2А+2ГА)	7(2А+4ГА+Б)	7(А+2ГА+4Б)	1(ГА)	1(Б)	5(А+ГА+3Б)
	2.6	9.8	18	11	11	13.5	4.3	4.8	12.2
Трд/ %	2(А+ГА)	3(А+2ГА)	4(А+3ГА)	3(А+2ГА)	9(2А+6ГА+Б)	7(А+5ГА+Б)	3(А+2ГА)	2(А+ГА)	4(3ГА+Б)
	5.3	7.3	10.3	8	15	13.5	13.1	9.5	9.8
Тпд/ %	4(3А+Б)	2(А+Б)	2(Б)	4(3А+Б)	3(А+2Б)	2(Б)	4(3А+Б)	1(Б)	2(А+Б)
	10.5	4.9	5.1	11	5	3.8	17.4	4.8	5
Ткис/ %	1(Б)	1(Б)	4(3Б+ГА)	–	2(Б)	2(Б)	–	1(Б)	2(Б)
	2.6	2.4	10.2	–	3.3	3.8	–	4.8	5
Тнпл/ %	–	–	1(ГА)	–	3(ГА)	3(ГА)	–	–	1(ГА)
	–	–	2.6	–	5	5.8	–	–	2
Тстл/ %	–	–	–	–	–	1(Б)	–	–	1(Б)
	–	–	–	–	–	1.9	–	–	2
Тл/ %	–	1(А)	1(Б)	1(А)	2(А+Б)	1(Б)	–	–	–
	–	2.4	2.5	3	3.3	1.9	–	–	–
ОД-ДВ/ %	1(Б)	2(ГА+Б)	–	–	–	1(ГА)	1(ГА)	1(ГА)	1(ГА)
	2.6	4.9	–	–	–	1.9	4.3	4.8	2
Всего трав/ %	27(16А+3ГА+8Б)	28(14А+7ГА+7Б)	32(7А+10ГА+15Б)	27(15А+6ГА+6Б)	48(19А+17ГА+12Б)	40(7А+16ГА+17Б)	13(5А+5ГА+3Б)	10(3А+3ГА+4Б)	28(5А+10ГА+13Б)
	71	68.3	82	75	78.7	76.9	56.5	47.6	68
Всего видов	38	41	39	36	61	52	23	21	41

Примечание. % – процент от общего состава фитоценозов.

Распределение состава жизненных форм растений по широтным географическим фракциям в ценофлорах на склонах трех разных экспозиций (гора Черная, Полярный Урал)

Биоморфа	Тундра	Редколесье	Лес	Всего видов
	Число видов (арктической – А, гипоарктической – ГА, бореальной – Б фракций)			
К	4(3ГА+Б)	7(5ГА+2Б)	6(4ГА+2Б)	7(5ГА+2Б)
КС	9(3А+5ГА+Б)	9(3А+5ГА+Б)	7(4ГА+3Б)	11(3А+5ГА+3Б)
Т-КС	1(А)	2(А+Б)	3(ГА+2Б)	4(А+ГА+2Б)
Всего видов/%	14(4А+8ГА+2Б)	18(4А+10ГА+4Б)	16(9ГА+7Б)	22(4А+11ГА+7Б)
	25	24	23.5	21.8
Травы				
Тст/%	14(9А+2ГА+3Б)	12(7А+2ГА+3Б)	6(А+3ГА+2Б)	17(10А+4ГА+3Б)
	25	16	8.8	16.8
Тк/%	8(5А+ГА+2Б)	14(8А+3ГА+3Б)	13(6А+3ГА+4Б)	16(9А+3ГА+4Б)
	14.3	18.7	19.1	15.8
Тдк/%	4(2А+2ГА)	8(3А+4ГА+Б)	11(А+3ГА+7Б)	14(3А+4ГА+7Б)
	7.1	10.7	10.3	13.9
Трд/%	5(А+4ГА)	9(2А+6ГА+Б)	8(А+6ГА+Б)	10(2А+7ГА+Б)
	9	12	17.7	9.9
Тпд/%	7(6А+Б)	4(2А+2Б)	3(А+2Б)	9(7А+2Б)
	12.5	5.3	4.4	8.9
Ткис/%	1(Б)	3(Б)	5(ГА+4Б)	5(ГА+4Б)
	1.8	4	7.4	5
Тнпл/%	–	3(ГА)	3(ГА)	3(ГА)
	–	4	5.9	3
Тстл/%	–	–	1(Б)	1(Б)
	–	–	1.5	1
Тл/%	1(А)	2(А+Б)	1(Б)	2(А+Б)
	1.8	2.7	1.5	2
ОД-ДВ/%	2(ГА+Б)	2(ГА+Б)	1(ГА)	2(ГА+Б)
	3.5	2.7	1.5	2
Всего трав/%	42(24А+10ГА+8Б)	57(24А+19ГА+14Б)	52(10А+20ГА+22Б)	79(32А+23ГА+24Б)
	75	76	76.5	78.2
Всего видов	56	75	68	101

Примечание. % – процент от общего состава фитоценозов.

ние числа видов арктической фракции (см. табл. 3). Виды данной ЖФ встречаются во всех фитоценозах (исключая тундру и редколесье на склоне южной экспозиции), при этом доля видов в составе ценофлор, в основном арктической фракции, возрастает по высотному градиенту – приблизительно от 10 до 31 % (см. табл. 2).

Короткокорневищные травы включают всего 16 видов разнотравья из девяти семейств. Преобладают мезофиты (7) и более влаголюбивые (5) виды, а в географическом спектре данной ЖФ (9А + 3ГА + 4Б) наблюдается превышение числа видов арктической фракции (см. табл. 3). Доля видов данной группы в составе ценофлор, в основном гипоарктической и бореальной фракций, снижается по высотному градиенту на склонах северо-восточной (приблизительно от 23 до 15 %) и восточной (от 21 до 11 %) экспозиций, а на склоне южной относительно стабильна – 17–20 % (см. табл. 2).

Длиннокорневищные травы на обследованной территории представлены 14 видами (осоковые, злаки, разнотравье) из восьми семейств. Преобладают влаголюбивые растения (7) и мезофиты (4), а в географическом спектре (3А + 4ГА + 7Б) – более теплолюбивые (см. табл. 3). Доля видов данной группы в составе ценофлор, в основном гипоарктической и бореальной фракций, снижается по высотному градиенту на склонах северо-восточной (приблизительно от 18 до 3 %), а также восточной (от 13 до 11 %) и южной (от 12 до 4 %) экспозиций (см. табл. 2).

Рыхлодерновинные травы включают 10 видов (злаки, осоковые, ситниковые) из трех семейств. Преобладают мезофиты (3) и более влаголюбивые (3), а в географическом спектре данной ЖФ (2А + 7ГА + Б) – виды гипоарктической фракции (см. табл. 3). Как и в предыдущих двух группах ЖФ, доля видов в составе ценофлор снижается по высотному градиенту на склонах северо-восточной (приблизительно от 10 до 5 %) и вос-

Таблица 4

Географическая структура ценофлор на склонах северо-восточной (профиль II), восточной (профиль I) и южной (профиль III) экспозиций (гора Черная, Полярный Урал)

Профиль	Показатели	Тундра	Редколесье	Лес	Всего видов
II	Всего видов	38	41	39	72
	А + ГА + Б фракции/	20А + 9ГА + 9Б	18А + 14ГА + 9Б	7А + 15ГА + 17Б	27А + 25ГА + 20Б
	% от состава	52 + 24 + 24	44 + 34 + 22	18 + 38 + 44	37 + 35 + 28
I	Всего видов	36	61	52	79
	А + ГА + Б фракции/	18А + 11ГА + 7Б	20А + 25ГА + 16Б	7А + 23ГА + 22Б	26А + 30ГА + 23Б
	% от состава	50 + 31 + 19	33 + 41 + 26	14 + 44 + 42	33 + 38 + 29
III	Всего видов	23	21	41	52
	А + ГА + Б фракции/	6А + 12ГА + 5Б	4А + 11ГА + 6Б	5А + 17ГА + 19Б	11А + 22ГА + 19Б
	% от состава	26 + 52 + 22	19 + 52 + 29	12 + 42 + 46	21 + 42 + 37
Всего видов	Всего видов	56	75	68	101
	А + ГА + Б фракции/	28А + 18ГА + 10Б	28А + 29ГА + 18Б	10А + 29ГА + 29Б	36А + 34ГА + 31Б
	% от состава	50 + 32 + 18	37 + 39 + 24	14 + 43 + 43	36 + 34 + 31

точной (от 13–15 до 8 %) экспозиций, а на склоне южной экспозиции варьирует в пределах 10–13 % (см. табл. 2).

Плотнoderновинные растения также представлены девятью видами (злаки, осоковые, ситниковые) из трех семейств, в том числе шестью видами из группы засухоустойчивых. В географическом спектре (7А + 2Б) преобладает арктическая фракция (см. табл. 3). Доля видов данной группы в составе ценофлор, в основном арктической фракции, возрастает по высотному градиенту – приблизительно от 4–5 до 11 % на склонах северо-восточной и восточной экспозиций и до 17 % – на склоне южной экспозиции (см. табл. 2).

В группе прочих ЖФ (13 видов из 11 семейств) преобладают мезофиты (8) и более влаголюбивые виды (4), причем теплолюбивые – (А + 5ГА + 7Б). Доля видов данной группы постепенно снижается по высотному градиенту – от 16 до 7 % (см. табл. 3).

В составе фитоценозов (тундра с одиночными деревьями, редколесье, лес), несмотря на различия в видовом богатстве (соответственно 56, 75 и 68 видов), количественные соотношения между деревянистыми и травянистыми растениями варьируют незначительно (см. табл. 3). При этом четко выражена динамика флористического состава на склонах разной экспозиции (табл. 4). На самом холодном и обдуваемом ветрами склоне северо-восточной экспозиции в тундре с одиночными деревьями преобладают виды арктической фракции (52 %), в редколесье – арктической и гипоарктической (44 и 34 %), в лесном сообществе – бореальной и гипоарктической (44 и 38 %). На склоне восточной экспозиции в составе тундровой растительности также преобладают арктические виды (50 %), тогда как в редколесьях – гипоарктические (41 %), а в лесу – гипоарктические и бореальные виды (44 и 42 %). На более теплом склоне южной экспозиции как в тундре, так и в редколесье высока доля видов гипоарктической

фракции (по 52 %), а в лесу, как и на других профилях, – бореальной и гипоарктической (46 и 42 %).

Во флористическом богатстве территории (101 вид из 36 семейств) количественные соотношения широтных географических фракций представлены примерно в равной пропорции (36А + 34ГА + 31Б), что позволяет отнести флору к горному гипоарктическому типу (Секретарева, 2011). При этом четко выражены различия во флористическом богатстве разных стадий лесообразовательного процесса. В тундре с одиночными деревьями в горно-тундровом поясе (56 видов) преобладают виды арктической фракции (28А + 18ГА + 10Б), в редколесьях подгольцового пояса (75 видов) – виды арктической и гипоарктической (28А + 29ГА + 18Б), а в лесах верхней части горно-таежного пояса (68 видов) – гипоарктической и бореальной фракций (10А + 29ГА + 29Б). Уменьшение доли более теплолюбивых видов (соответственно 86, 63, 50 % от общего состава) по высотному градиенту, а также прямые измерения температуры почвы на склонах разной экспозиции свидетельствуют о постепенном снижении теплообеспеченности среды обитания растений. Приведенные данные выявлены в период интенсивного лесовозобновления на Полярном Урале, что подтверждается переходом стланиковых форм лиственницы в многоствольную, а также преобладанием одноствольной формы роста у деревьев молодого поколения.

Выводы

1. В экотоне верхней границы леса на Полярном Урале растительность высотных поясов (тундра с одиночными деревьями, лиственничные редколесья и леса) представлена комплексными фитоценозами – сочетанием тундровых сообществ и лесных сообществ с фрагментами тундр.
2. Анализ распределения флористического состава фитоценозов по биоморфам показал нали-

чие сходного набора групп жизненных форм. Пространственная гетерогенность флористического состава обусловлена в основном группой жизненных форм травянистых растений.

3. Во флористическом богатстве территории (101 вид из 36 семейств) количественные соотношения широтных географических фракций представлены примерно в равной пропорции. Четко выражены динамика географической структуры ценофлор на склонах разной экспозиции, а также различия в составе фитоценозов разных стадий лесообразовательного процесса.

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н., сотруднику Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия) В.С. Мазепа за представленные материалы по древесному ярусу и прямые измерения температуры почвы в исследованных сообществах.

ЛИТЕРАТУРА

Андреяшкина, Н. И. Структура растительного покрова на верхней границе распространения лиственницы сибирской (Полярный Урал) / Н. И. Андреяшкина // Научный вестник / отв. ред. С. П. Пасхальный. – Салехард : Красный Север, 2005. – Вып. 1 (32). – С. 81–87.

Андреяшкина, Н. И. Флористическое разнообразие и структура горных сообществ на склонах разной экспозиции в экотоне верхней границы древесной растительности (Полярный Урал) / Н. И. Андреяшкина // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. Ботанические исследования. – 2019а. – Т. 29, № 1. – С. 7–16.

Андреяшкина, Н. И. Оценка факторов флористического богатства сообществ на верхней границе леса на Полярном Урале / Н. И. Андреяшкина, Д. В. Веселкин // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2019б. – № 2 (30). – С. 1–10. – DOI : 10.32516 / 2303 – 9922. 2019. 30.1.

Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Ленинград : Наука, 1969. – 231 с.

Горчаковский, П. Л. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях / П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов ; отв. ред. И. К. Киршин. – Москва : Наука, 1985. – 208 с.

Григорьева, А. В. Особенности возобновления лиственницы сибирской на верхнем пределе ее произрастания на Урале и факторы, его определяющие / А. В. Григорьева, П. А. Моисеев // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 1. – С. 17–31. – DOI : 10.15372/SEJ 20180102.

Изменчивость летней температуры воздуха в высоких широтах Северного полушария за последние 1.5 тыс. лет : сравнительный анализ данных годичных колец деревьев и ледовых кернов / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов, Р. М. Хантемиров, М. М. Наурзбаев // Доклады РАН. – 1998. – Т. 358, № 5. – С. 681–684.

Демьянов, В. А. Ценотическая роль *Larix gmelinii* (Pinaceae) в сообществах лесного, субгольцового и гольцового поясов на северо-западе плато Путорана / В. А. Демьянов, В. Т. Ярмишко // Ботанический журнал. – 1983. – Т. 68, № 7. – С. 908–916.

Мазепа, В. С. Образование многоствольных жизненных форм деревьев лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале как индикатор изменения климата / В. С. Мазепа, Н. М. Дэви // Экология. – 2007. – № 6. – С. 471–475.

Миркин, Б. М. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова // Успехи современной биологии. – 2012. – Т. 132, № 3. – С. 227–238.

Полозова, Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара / Т. Г. Полозова // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. – Ленинград : Наука, 1978. – С. 114–143.

Раменский, Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л. Г. Раменский ; отв. ред. Г. Н. Антик. – Ленинград : Наука, 1971. – 334 с.

Секретарева, Н. А. О географической структуре высокогорных флор Полярного Урала (на примере флоры среднего течения реки Б. Пайпудына) / Н. А. Секретарева // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 9. – С. 1185–1196.

Секретарева, Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий / Н. А. Секретарева ; отв. ред. Н. В. Матвеева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 131 с.

Шиятов, С. Г. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 11–22.

Шиятов, С. Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале / С. Г. Шиятов, М. М. Терентьев, И. И. Фомин // Экология. – 2005. – № 2. – С. 83–90.

DYNAMICS OF THE GEOGRAPHICAL STRUCTURE OF COENOFORAS DURING THE FOREST FORMATION PROCESS IN THE POLAR URALS

N.I. Andreyashkina

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg

Summary. In the tree line ecotone at the Polar Urals, the vegetation of tundra with single larch trees (mountain tundra belt) and larch woodlands (light forest belt) is represented by complex communities – a combination of tundra and forest plots. Biomorphological analysis of these plots' species composition showed the presence of a similar set of life forms groups. Woody plants (bushes, shrubs, and semi-shrubs) are represented by 22 species from nine families; the group of herbaceous plants – by 79 species from 28 families. Spatial heterogeneity of the species diversity is mainly due to the features of the herbaceous plants group. There are clear changes in the geographical structure of species lists on the slopes of different exposures, as well as differences in the composition of plant communities at different stages of the forest formation process. In the general species list (101 species from 36 families), the proportions of latitudinal geographical fractions are approximately equal.

Key words: phytocenosis (community), floristic (species) richness, coenoflora, life form (biomorph), ecological group, latitudinal geographical fraction