

## Ботанические исследования

УДК 581.9 (571.121 + 234.851)

*Н.И. Андреяшкина*

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ОСНОВНЫХ ТИПАХ ФИТОЦЕНОЗОВ, НАРУШЕННЫХ МНОГОЛЕТНИМ ВЫПАСОМ ОЛЕНЕЙ (ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ, ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

На примере характерных для Ямала и Полярного Урала типов растительных сообществ показано, что эколого-географический состав и биоморфная структура ценофлор, включая видовой состав растений, достаточно четко отражают особенности нарушенной выпасом оленей равнинной и горной растительности. Повсеместно по числу видов доминируют многолетние поликарпические травы. Во флоре обследованной территории Ямала прослеживается тенденция к преобладанию доли длиннокорневищных трав, тогда как в условиях Полярного Урала – к преобладанию в равных пропорциях стержнекорневых, длинно- и короткокорневищных травянистых растений. Характерные черты ценофлор – гетерогенность их эколого-географического состава и изменчивость биоморфной структуры, тесно взаимосвязанные как с локальными условиями среды, так и с зоогенными нарушениями.

*Ключевые слова:* фитоценоз, ценофлора, экотоп, жизненная форма – биоморфа, экологическая группа, широтная географическая фракция, флористическое сходство.

Оценка современного состояния растительного покрова Севера, несомненно, важна в связи с его возрастающей антропогенной трансформацией, ведущим фактором которой на полуострове Ямал и восточном склоне Полярного Урала является многолетний выпас оленей [1; 2]. Пастбищные нагрузки, как отмечено многими авторами [1-7], приводят к делихенизации тундры, изменению соотношения между отдельными компонентами сообществ и снижению запаса кормов, но не к полному уничтожению растительного покрова [8]. Так, по сравнению с 1930-ми годами доля сообществ с лишайниковыми кормами в растительном покрове полуострова Ямал уменьшилась в 3-4 раза [1], а запасы кормов в горных тундрах северной части Полярного Урала сократились почти вдвое [2]. Более существенны нарушения при техногенных воздействиях, когда полностью разрушается почвенно-растительный покров [9]. В этом случае требуется не одно десятилетие для формирования преимущественно травянистых группировок пестрого видового состава [10].

Цель данной работы – выявить тенденции изменения флористического разнообразия нарушенных выпасом территорий Ямала и Полярного Урала на основе оценки эколого-географического состава и биоморфной структуры ценофлор ряда экотопов (периодически сухие, умеренно влажные, влажные).

### Материал и методы исследований

Геоботанические описания, выполненные автором по общепринятой методике на склоне центрального водораздела полуострова Ямал [11], сопоставлены с литературными данными по горно-тундровым сообществам северной части Полярного Урала [2]. Районы исследований расположены в тундровой зоне, в подзоне субарктических тундр [12] и относятся к области сплошного распространения многолетнемерзлых пород. В анализ включены характерные для оленьих пастбищ растительные сообщества северной полосы подзоны субарктических тундр Ямала (ССТ: окрестности реки Сеяха Мутная, 70°25' с.ш., 68°11' в.д.) и южной полосы данной подзоны (ЮСТ: окрестности рек Сабольяха и Хэяха – низовья реки Яраяха, 69°17' с.ш., 68°28' в.д.). Северная часть Полярного Урала (СПУ: верховья реки Байдарата, 67°56' с.ш., 66°34' в.д.) расположена в полосе южных субарктических тундр.

В каждом фитоценозе были заложены пробные площади размером 10×10 м в 3-кратной повторности, только в горных травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах – в 8-кратной, что, однако, не привело к увеличению оценки флористического богатства обследованной территории в северной части Полярного Урала. Следовательно, в каждом районе для сравнительного анализа флористического разнообразия взято по 7 типов сообществ на территориях равной площади – по 2100 м<sup>2</sup> (табл. 1).

Для каждого фитоценоза составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Даны оценки высоты, обилия видов и проективного покрытия (общего и по ярусам), что позволило выявить современную структуру сообществ (ярусность, горизонтальная неоднородность). Характеристика объектов исследования опубликована автором ранее [11; 13]. Фитоценозы ранжировали по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа, степень которого адекватно отражается в экологической структуре ценофлор наряду с брйоиндикацией условий среды. Анализируется только флористический состав фитоценозов, представленных в каждом районе исследования [14]. При этом особое значение придается изменчивости соотношения групп жизненных форм многолетних поликарпических трав, наиболее значимых в процессе отравливания тундры.

Таблица 1

**Характеристика основных типов фитоценозов, нарушенных многолетним выпасом оленей (Ямал, Полярный Урал)**

Район исследования	Высота над уровнем моря, м	Тип экотопа	Шифр фитоценоза	Название фитоценоза	Проективное покрытие, %			
					Кустарники	Травяно-кустарничковый ярус	Мхи	Лишайники
ССТ	26–27	Периодически сухие	1	Тундры травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые полигональные	+	20	10–20	50
ЮСТ	16–19			5	20–50	10–20	50	
СПУ	220–450	Умеренно влажные	2	Тундры травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые горные	+	20–70	10–15	30
ССТ	17			+	60	10	5	
ЮСТ	12	Влажные	3	Тундры травяно-кустарничковые	+	60	5	5
СПУ	370–400			+	60	10	+	
ССТ	22–27	Умеренно влажные	3	Тундры травяно-кустарничково-лишайниково-моховые	+	50–70	70–80	10–30
ЮСТ	35–40			10	30–80	50–80	10–40	
СПУ	300–480	-ные	4	Тундры кустарничково-травяно-лишайниково-моховые горные	+	30–40	60–70	15–30
ССТ	23–28			50–70	20–30	70	5	
ЮСТ	18–20	Влажные	5	Тундры эрниковые травяно-кустарничково-моховые	30–70	20–30	50–80	5
СПУ	150–320			10	20–40	30–80	10–40	
ССТ	34	Влажные	6	Тундры эрниковые кустарничково-травяно-лишайниково-моховые горные	10–20	40	90	5
ЮСТ	13–27			10–20	30–50	80	5	
СПУ	350–480	Влажные	7	Тундры кустарничково-травяно-моховые горные	+	50	70–80	5–10
ССТ	21–23			50–70	30	90	5	
ЮСТ	39–42	Влажные	6	Тундры кустарничково-травяно-моховые	70	30	80	+
СПУ	300–320			10–20	40–60	60–80	7	
ССТ	21–23	Влажные	7	Тундры эрниковые кустарничково-травяно-моховые горные	30–70	20–30	30–50	+
ЮСТ	16–20			60–80	80	70	+	
СПУ	250–320	Влажные	7	Ивняки травяно-моховые	70	40–70	30–70	5
СПУ	250–320			Ивняки травяно-моховые горные	70	40–70	30–70	5

Примечание. ССТ – северные и ЮСТ – южные субарктические тундры Ямала; СПУ – северная часть Полярного Урала. + – Присутствие видов.

Названия сосудистых растений даны по работам О.В. Ребростой [15] и М.С. Князева и др. [16]. Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом состава жизненных форм (ЖФ) устанавливали по сводке Н.А. Секретаревой [17]. Анализ ЖФ выполнен по схеме Т.Г. Полозовой [18]. Виды распределены по ЖФ: кустарники, кустарнички, полукустарнички, поликарпические (9 групп) и монокарпические травы. Видовое сходство флор районов исследования, а также однотипных групп жизненных форм в составе ценофлор рассчитывали по Сьеренсену – Чекановскому ( $K_C$ , %).

## Результаты и их обсуждение

При анализе флор районов исследования (по 2100 м<sup>2</sup>) выявлены близкие показатели флористического разнообразия на Ямале (ССТ: 80 видов из 23 семейств; ЮСТ: 86 видов из 27 семейств) и высокое видовое сходство ( $K_C = 80\%$ ). Различия между составом флор равнинных и горных районов (ЮСТ: 86 видов из 27 семейств; СПУ: 111 видов из 34 семейств) выше ( $K_C = 52\%$ ). Проанализируем, чем обусловлены эти различия.

В составе флор всех трех районов ведущими по числу видов являются семейства: Poaceae – 16, 14 и 17 видов (соответственно); Cyperaceae – 6, 8 и 9; Asteraceae – 6, 7 и 9; Caryophyllaceae – 7, 5 и 8; Rosaceae – 3, 4 и 7; Scrophulariaceae – 4, 4 и 8; Salicaceae – 8, 6 и 5; Ericaceae – 3, 5 и 4; Juncaceae – 5, 6 и 4; Ranunculaceae – 2, 3 и 6. На техногенно нарушенной территории [10], как и при выпасе, также наиболее многочисленны первые три семейства (соответственно 17, 6 и 6 видов).

Распределение видового состава сосудистых растений по биоморфам показало наличие сходного набора основных групп ЖФ (табл. 2). Доля древесных ЖФ невелика, причем наиболее многочисленна группа кустарничков. Повсеместно по числу видов преобладают травы (78–84 % от общего числа). На Ямале, как на пастбищных участках, так и на участке с техногенным нарушением, отмечено преобладание устойчивых к антропогенным воздействиям длиннокорневищных трав. При переходе от ССТ к ЮСТ наблюдается уменьшение доли от длиннокорневищных (26–28 %) к стержнекорневым (13–16 %) и короткорневищным (11–14 %) растениям, тогда как в условиях северной части Полярного Урала доли всех этих трех биоморфных групп близки (20–22 %). Во всех трех районах заметно участие плотнодерновинных (9–11 %) и рыхлодерновинных (5–6 %) трав.

Во флорах исследованных районов преобладает арктическая фракция, что отражает сходство макроклиматических условий. В то же время тенденция к снижению доли данной фракции при переходе от ССТ к ЮСТ и ее повышению к СПУ (соответственно 51 %, 45% и 53 %) указывает на различия среды. При этом наиболее динамичный состав в группах стержнекорневых и короткорневищных трав — в первой группе доля арктических видов постепенно возрастает (соответственно 54 %, 64 %, 75 %), а во второй снижается (78 %, 75 %, 61 %), тогда как в группах длиннокорневищных (45–48 %), плотнодерновинных (63–70 %) и рыхлодерновинных (по 33 %) трав состав относительно стабильный.

Итак, одна из характерных черт флоры — изменчивость соотношения ЖФ (см. табл. 2). В условиях Ямала (ССТ и ЮСТ) она меньшая, видовой состав основных биоморфных групп травянистых растений более однороден ( $K_C = 67–84\%$ ), сходство флористического состава обследованных территорий высокое ( $K_C = 80\%$ ). Сходство флор равнинных и горных районов (ЮСТ и СПУ) заметно ниже ( $K_C = 52\%$ ), состав биоморфных групп поликарпических трав более гетерогенный ( $K_C = 29–54\%$ ).

Целесообразно рассмотреть изменчивость соотношения ЖФ на примере конкретных фитоценозов, приуроченных к ряду экотопов, дренированность которых с увеличением влажности снижается, но возрастают мощность снежного покрова и глубина протаивания грунта. При этом в составе ценофлор наблюдается четкое снижение доли кустарничков при повсеместном преобладании доли многолетних поликарпических трав (табл. 3). Особого внимания заслуживает изменчивость основных биоморфных групп поликарпических трав. Так, в условиях Ямала (ССТ и ЮСТ) с возрастанием влажности экотопов повышается доля длиннокорневищных видов (от 19–20 % до 38–41 % от общего состава ценофлор), тогда как на Полярном Урале она варьирует в более низких пределах (10–23 %). Стержнекорневые виды представлены преимущественно в периодически сухих и умеренно влажных экотопах Ямала (10–28 %), тогда как на Полярном Урале встречаются повсеместно (12–42 %). Доля короткорневищных видов выше в условиях Полярного Урала, чем на Ямале (соответственно 8–24 % и 4–16 %). Изменчивы доли плотнодерновинных и рыхлодерновинных трав (0–21 % и 0–2 %): первые обычно избегают плотного мохового покрова и не встречаются под выраженным кустарничковым ярусом, вторые плохо переносят перемещение грунтов.

Четко проявляются особенности состава однотипных ценофлор в данном ряду экотопов. Так, в обоих районах Ямала на малоснежных вершинах и пологих склонах водоразделов **к периодически сухим экотопам** (песчаные грунты) приурочены тундры травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые полигональные (1). В экологическом составе ценофлор преобладают группы ксеро-мезофильных и мезофильных видов, а в географическом спектре доминирует арктическая фракция (табл. 4). В растительном покрове наиболее обильны кустарнички арктической (*Salix nummularia* Anderss.) и гипоарктической (*Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Vaccinium vitis-idaea* L. subsp.

*minus* (Lodd) Hult., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil.) фракций. Ценотически значимы также травы – плотнодерновинные (*Hierochloë alpina*) и рыхлодерновинные (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*) виды арктической фракции (табл. 5). При этом слабо выражена изменчивость в соотношении групп ЖФ – видовое сходство ценофлор достаточно высокое –  $K_C = 68\%$  (см. табл. 3).

Таблица 2

**Соотношение групп жизненных форм (%) в составе флор районов исследования  
(Ямал, Полярный Урал)**

Районы исследования и параметры	ССТ		$K_C, \%$ ***	ЮСТ		$K_C, \%$ ***	СПУ	
	Число видов			Число видов			Число видов	
	Общее / %	А **		Общее / %	А **		Общее / %	А **
<b>Биоморфа:</b>								
Кустарники	6 / 7,5	1	–	5 / 5,8	1		6 / 5,4	0
Кустарнички	9 / 11,3	4	80	11 / 12,8	4	74	8 / 7,2	3
Полукустарнички	3 / 3,7	0	–	3 / 3,5	0		3 / 2,7	0
Травы поликарпические*:								
Тст	13 / 16,3	7	83	11 / 12,8	7	29	24 / 21,6	18
Тдк	21 / 26,2	10	84	24 / 27,9	11	43	22 / 19,8	10
Тк	9 / 11,3	7	76	12 / 13,9	9	34	23 / 20,7	14
Тпд	9 / 11,3	6	82	8 / 9,3	5	44	10 / 9,0	7
Трд	4 / 5,0	2	67	5 / 5,8	2	54	6 / 5,4	2
Ткис	3 / 3,7	1	–	4 / 4,7	0	–	4 / 3,6	1
Тстл	1 / 1,2	1	–	0	0	–	1 / 0,9	1
Тнпл	1 / 1,2	1	–	2 / 2,3	0	–	2 / 1,8	2
Тл	0	0	–	0	0	–	1 / 0,9	1
Травы монокарпические	1 / 1,2	1	–	1 / 1,2	0	0	1 / 0,9	0
Всего видов / %	80 / 100	41	80	86 / 100	39	52	111 / 100	59
Число трав / %	62 / 78	36	–	67 / 78	34	–	93 / 84	56
Площадь, м <sup>2</sup>	2100		–	2100		–	2100	

Примечание. \*Тст – стержнекорневые; Тдк – длиннокорневищные; Тк – короткокорневищные; Тпд – плотнодерновинные; Трд – рыхлодерновинные; Ткис – кистекокорневые; Тстл – столонообразующие; Тнпл – наземноползучие; Тл – луковичные. \*\*А – число видов арктической фракции. \*\*\*  $K_C, \%$  – коэффициент флористического сходства.

В условиях Полярного Урала сообщества данного типа (1) приурочены к каменисто-щебнистым склонам. Доминируют кустарнички арктической фракции (*Dryas octopetala* L.) с участием гипоарктической (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. и *V. vitis-idaea* subsp. *minus*). В составе горных ценофлор преобладает группа мезофильных видов, причем некоторым из них, в том числе стержнекорневым травам арктической фракции (*Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum* и *Oxytropis sordida*) совместно с *Hierochloë alpina* и *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, принадлежит ценозообразующая роль (см. табл. 5). Сравнение состава однотипных равнинных и горных ценофлор (ЮСТ и СПУ) показывает некоторые различия в экологическом составе и в соотношении групп ЖФ травянистых растений, что приводит к снижению флористического сходства –  $K_C = 54\%$  (см. табл. 3 и 4).

Таблица 3

## Соотношение групп жизненных форм ( %) в составе равнинных и горных ценофлор (Ямал, Полярный Урал)

Районы исследования и параметры	ССТ	ЮСТ	СПУ	ССТ	ЮСТ	СПУ	ССТ	ЮСТ	СПУ	ССТ	ЮСТ	СПУ	ССТ	ЮСТ	СПУ	ССТ	ЮСТ	СПУ	ССТ	ЮСТ	СПУ
Тип экотопа	Периодически сухие						Умеренно влажные						Влажные								
Шифр фитоценоза	1			2			3			4			5			6			7		
Биоморфа*:																					
Кустарники	7,1	7,5	3,3	5,5	6,8	2,4	7,5	8,0	2,6	<b>6,9</b>	<b>16,6</b>	<b>2,7</b>	<b>11,1</b>	<b>10,5</b>	1,8	<b>9,5</b>	<b>12,5</b>	<b>7,7</b>	<b>16,7</b>	<b>15,0</b>	<b>11,9</b>
Кустарнички	<b>25,0</b>	<b>22,5</b>	<b>23,3</b>	<b>13,8</b>	<b>13,6</b>	<b>14,6</b>	<b>20,0</b>	<b>18,0</b>	<b>18,4</b>	<b>17,3</b>	<b>25,0</b>	<b>13,5</b>	7,4	<b>10,5</b>	<b>10,9</b>	<b>14,2</b>	<b>12,5</b>	<b>12,8</b>	<b>8,3</b>	5,0	7,1
Полукустарнички	0	0	3,3	5,5	2,3	2,4	2,5	0	2,6	3,4	4,2	2,7	11,1	5,3	1,8	<b>14,2</b>	6,3	2,6	<b>8,3</b>	10,0	4,8
Травы поликарпические:																					
Тст	14,3	15,0	<b>23,3</b>	28,0	20,4	<b>41,5</b>	10,0	14,0	<b>26,3</b>	10,3	0	21,6	3,7	5,3	<b>18,2</b>	4,8	3,1	<b>17,9</b>	8,3	5,0	11,9
Тдж	21,4	20,0	10,0	<b>19,4</b>	<b>22,7</b>	<b>12,2</b>	<b>30,0</b>	<b>26,0</b>	21,0	<b>27,6</b>	<b>25,0</b>	<b>18,9</b>	<b>40,7</b>	<b>36,8</b>	16,4	<b>28,6</b>	<b>37,5</b>	<b>23,1</b>	<b>37,5</b>	<b>35,0</b>	<b>16,7</b>
Тк	3,6	10,0	23,3	<b>13,9</b>	<b>15,9</b>	12,2	10,0	<b>14,0</b>	7,9	10,3	4,2	13,5	<b>11,1</b>	5,3	<b>20,0</b>	4,8	9,3	17,9	12,5	<b>15,0</b>	<b>23,8</b>
Тпд	<b>21,4</b>	<b>17,5</b>	<b>6,7</b>	<b>5,5</b>	<b>6,8</b>	<b>9,8</b>	10,0	10,0	<b>10,5</b>	20,7	12,5	<b>13,5</b>	0	<b>15,7</b>	9,1	<b>9,5</b>	<b>6,3</b>	5,1	0	5,0	2,4
Трд	<b>7,1</b>	<b>5,0</b>	<b>3,3</b>	0	0	0	<b>5,0</b>	<b>8,0</b>	5,3	<b>3,4</b>	<b>8,3</b>	8,1	7,4	<b>5,3</b>	<b>7,3</b>	<b>4,8</b>	<b>6,3</b>	<b>7,7</b>	4,2	0	<b>11,9</b>
Ткис	0	0	0	2,8	9,1	0	2,5	0	5,3	0	0	2,7	3,7	0	7,3	4,8	0	2,6	4,2	10,0	9,5
Тстл	0	0	0	2,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,8	0	0	0	0	0	0
Тнпл	0	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0	0	0	3,7	0	3,6	4,8	3,1	0	0	0	0
Тл	0	0	0	0	0	2,4	0	0	0	0	0	2,7	0	0	0	0	0	2,6	0	0	0
Травы монокарпические	0	2,5	3,1	2,8	0	2,4	2,5	2,0	0	0	4,2	0	0	5,3	1,8	0	3,1	0	0	0	0
Всего видов	28	40	30	36	44	41	40	50	38	29	24	37	27	19	55	21	32	39	24	20	42
**А, %	50	53	50	50	41	68	43	54	66	52	21	54	41	32	54	28	29	54	46	30	26
K <sub>C</sub> , %	68			55			67			49			48			64			64		
	54			33			38			45			35			39			26		

Примечание. \*Биоморфа: см. табл. 2. Показатели биоморфы, отдельные представители которой выполняют ценозообразующую роль, выделены жирным шрифтом. \*\*А, % – доля видов арктической фракции.

Таблица 4

## Эколого-географический состав равнинных и горных ценофлор (Ямал, Полярный Урал)

Районы исследования	Тип экотопа *	Шифр фитоценоза	Число видов	Экологическая группа **				Широтная географическая фракция ***		
				% от состава ценофлоры						
				ЭВ	МЕ	меКС ксМЕ	гиМЕ меГИ ГИГ	А	ГА	Б
ССТ	ПС	1	28	22	25	39	14	50	39	11
ЮСТ			40	23	30	30	17	53	35	12
СПУ			30	20	43	17	20	50	33	17
ССТ		2	36	22	25	36	17	50	39	11
ЮСТ			44	16	29	30	25	41	34	25
СПУ			41	15	45	28	12	68	22	10
ССТ	УВ	3	40	25	28	20	27	43	42	15
ЮСТ			50	20	34	28	18	54	32	14
СПУ			38	13	42	21	24	66	24	10
ССТ		4	29	21	21	34	24	52	31	17
ЮСТ			24	37	29	21	13	21	58	21
СПУ			37	22	46	19	13	54	32	14
ССТ	ВЛ	5	27	33	22	0	45	41	26	33
ЮСТ			19	26	37	10	27	32	47	21
СПУ			55	20	29	18	33	54	24	22
ССТ		6	21	28	29	5	38	28	50	22
ЮСТ			32	28	31	6	35	29	42	29
СПУ			39	18	38	13	31	54	28	18
ССТ		7	24	32	32	0	36	46	29	25
ЮСТ			20	40	25	10	25	30	40	30
СПУ			42	22	38	14	26	26	33	41

Примечание. \* ПС – периодически сухие; УВ – умеренно влажные; ВЛ – влажные. \*\* ЭВ – эвритопы, МЕ – мезофиты, меКС – мезоксерофиты, ксМЕ – ксеромезофиты, гиМЕ – гигромезофиты, меГИ – мезогрофиты, ГИГ – гигрофиты. \*\*\* А – арктическая, ГА – гипоарктическая, Б – бореальная.

На солифлюкционных склонах данный тип экотопов занят тундрами травяно-кустарничковыми (2). Доминируют кустарнички арктической фракции: ивы *Salix polaris* Wahlenb. и *S. arctica* Pall. на песчано-супесчаных склонах Ямала, а *Dryas octopetala* с участием *Salix nummularia* на суглинисто-щебнистых склонах Полярного Урала. Ценогически значима роль длиннокорневищных и плотнодерновинных злаков, а также короткорневищных видов разнотравья (*Bistorta vivipara*) в условиях Ямала и упомянутых выше стержнекорневых растений на Полярном Урале (см. табл. 3 и 5). На Ямале вследствие некоторых различий в географическом составе ценофлор видовое сходство ( $K_C = 55\%$ ) ниже, чем в предыдущем типе тундр (1). Сопоставление состава однотипных равнинных и горных ценофлор показывает существенные различия в эколого-географическом составе и, соответственно, в биоморфной структуре – флористическое сходство невелико ( $K_C = 33\%$ ).

На пологих склонах водоразделов Ямала к умеренно влажным экотопам (супесчаные грунты) приурочены сообщества разной структуры, что отражено в их названиях. При сравнении экотопов, занятых тундрами травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми (3), в широтном градиенте наблюдаются некоторые различия как в структуре растительного покрова, так и в составе ценофлор, в котором хорошо представлены все экологические группы и весьма заметна доля арктической фракции – 43% в полосе ССТ и 54%, причем на большей высоте, в ЮСТ. Среди ценообразующих ви-

дов в районе ССТ более существенна роль кустарничков и трав арктической фракции, тогда как в полосе ЮСТ – гипоарктических кустарничков и трав разных географических фракций. Здесь прослеживаются слабая изменчивость соотношения основных групп ЖФ травянистых растений и, соответственно, довольно высокое флористическое сходство ( $K_C = 67\%$ ).

Таблица 5

**Список наиболее обильных видов поликарпических трав в основных типах фитоценозов  
(Ямал, Полярный Урал)**

Био-морфа	Название растений	Район исследования		
		ССТ	ЮСТ	СПУ
		Шифр фитоценоза		
Тст	<i>Hedysarum hedysaroides</i> (L.) Schinz et Thell. subsp. <i>arcticum</i> (B. Fedtsch.) P. W. Ball			1, 2, 3, 5, 6
	<i>Oxytropis sordida</i> (Willd) Pers. s. str.			1, 2, 3, 5, 6
Тдж	<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	5, 6	5, 6	
	<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	3		
	<i>C. langsдорffii</i> (Link) Tzvel.			7
	<i>C. lapponica</i> (Wahlenb.) C. Hartm.	2, 4	3, 4, 5, 6, 7	
	<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb.	6, 7	2	
	<i>Poa arctica</i> R. Br.	3	3	2
	<i>P. alpigena</i> (Blytt) Lindm.	7		6
	<i>Carex concolor</i> R. Br.	6	6	
	<i>C. rariflora</i> (Wahlenb.) Smith		6	
	<i>C. rupestris</i> Bell. ex All.			4
	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. s. str.	5, 6	6, 7	
	<i>Equisetum arvense</i> L. s. str.	2, 3, 4, 7	2, 4, 7	7
	<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries	5	7	
	<i>Tanacetum bipinnatum</i> (L.) Sch. Bip	2	2, 3	
Тк	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F.Gray	2	2, 3, 7	
	<i>Geranium krylovii</i> Tzvel.			7
	<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. et Schult.	5		
	<i>Viola biflora</i> L. s. str.			7
	<i>Tofieldia coccinea</i> Richards.			5
Трд	<i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schwein. subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtz.)	1, 3, 4, 6	1, 3, 4, 5, 6	1, 5, 6, 7
	<i>Poa alpina</i> L.			5
Тпд	<i>Hierochloë alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.	1, 2	1	1, 2, 3, 4
	<i>Festuca ovina</i> L.		2, 3, 5	2
	<i>Carex glacialis</i> Mackenz.			4
	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	6	5, 6	
Ткис	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.		7	

Примечание. Биоморфа: см. табл. 2.

В экотопах, занятых ерниковыми тундрами с выбитым лишайниковым покровом (сообщества 4), различия четко выражены как в эколого-географическом составе ценофлор (в ССТ преобладают засухоустойчивые виды и арктическая фракция, в ЮСТ максимальна доля эвритопных видов и гипоарктической фракции), так и в соотношении биоморфных групп поликарпических трав (см. табл. 3 и 4). В растительном покрове обоих районов существенна роль длиннокорневищных (*Calamagrostis lapponica*, *Equisetum arvense*) и рыхлодерновинных видов (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*), стержнекорневые растения не обнаружены в ЮСТ. Сравнительный анализ показывает средний уровень флористического сходства ( $K_C = 49\%$ ).

На Полярном Урале в кустарничково-травяно-лишайниково-моховых тундрах (3) кустарнички арктической и гипоарктической фракции (*Salix nummularia*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum*) нередко содоминируют с травами арктической фракции. В тундрах ерниковых кустарничково-травяно-лишайниково-моховых (4) ерник сильно разрежен, травяно-кустарничковый ярус формируют *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и травы арктической фракции. В экологическом составе ценофлор обоих экотопов преобладают мезофильные виды, биоморфный состав поликарпических трав достаточно сходный, но существенны различия среди преобладающих трав. Так, в сообществах 3 ценозообразующая роль принадлежит упомянутым выше стержнекорневым мезофитам *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Oxytropis sordida* и ксеромезофильным плотнодерновинным злакам (*Hierochloë alpina*). В сообществах 4 наиболее обильны засухоустойчивые длиннокорневищные (*Carex rupestris*) и плотнодерновинные травы (*Carex glacialis*, *Hierochloë alpina*), что позволяет говорить о ксерофитизации покрова. При сопоставлении состава типологически сходных равнинных и горных ценофлор (как сообществ 3, так и сообществ 4) хорошо выраженная изменчивость соотношения основных биоморфных групп поликарпических трав отражается в снижении флористического сходства –  $K_C$  соответственно равен 38 % и 45 % (см. табл. 3 и 5).

На Ямале **во влажных экотопах** (средний дренаж), приуроченных к вогнутым и достаточно заснеженным участкам пологих склонов водоразделов, также представлены сообщества разной структуры. В покрове тундр кустарничково-травяно-моховых с ивой и ерником (5) более обильны виды травянистых растений и хорошо развит моховой покров. В широтном градиенте в связи с особенностями грунтов четко выражены различия в эколого-географическом составе ценофлор, в соотношении биоморфных групп поликарпических трав, а также в составе наиболее обильных видов растений, относящихся к разным географическим фракциям. Так, если в ССТ (суглинки) обильны влаголюбивые длиннокорневищные травы (*Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum angustifolium*) совместно с эвритопными короткокорневищными (*Petasites frigidus*, *Polemonium acutiflorum*) и не встречаются засухоустойчивые виды, то в ЮСТ (супеси / суглинки) преобладают ксеромезофильные длиннокорневищные и плотнодерновинные злаки (*Calamagrostis lapponica*, *Festuca ovina*). Изменчивость состава ценофлор отражается в снижении флористического сходства до среднего уровня ( $K_C = 48$  %).

На Полярном Урале чаще встречаются виды арктической фракции и более разнообразен биоморфный состав поликарпических трав, причем доли стержнекорневых, длинно– и короткокорневищных групп в значительной степени выравнены – 16–20 % от общего состава ценофлор (см. табл. 3). Поэтому при сравнении состава равнинных и горных ценофлор прослеживается высокая изменчивость соотношения групп ЖФ – флористическое сходство невелико ( $K_C = 35$  %).

На Ямале кустарниковый ярус хорошо развит в тундрах ивово-ерниковых кустарничково-травяно-моховых (6). В покрове доминируют *Betula nana* L. и *Salix glauca* L., заметно участие кустарничков *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* и некоторых видов травянистых растений. В обоих районах, несмотря на разные типы грунтов (суглинки и супеси / суглинки) и перепад высот участков, сходна эколого-географическая структура ценофлор (преобладают виды гипоарктической и бореальной фракций). Флористическое сходство достаточно высокое ( $K_C = 64$  %), как и в ивняках (*Salix glauca* L., *S. lanata* L.) травяно-моховых (7), что позволяет говорить о фитоценотической значимости влияния кустарникового яруса в соотношении групп ЖФ сосудистых растений.

## Заключение

На примере характерных для Ямала и Полярного Урала фитоценозов и экотопов в их пределах выявлены следующие особенности нарушенной выпасом оленей равнинной и горной растительности.

Флористическое богатство территорий (по 2100 м<sup>2</sup>) выше в условиях северной части Полярного Урала (СПУ), по сравнению с равнинными условиями Ямала (ССТ и ЮСТ). Повсеместно преобладают многолетние поликарпические травы (78–84 % от общего числа). Во флоре районов Ямала прослеживается тенденция к преобладанию доли длиннокорневищных трав (злаки, разнотравье, осоковые), тогда как в условиях Полярного Урала – к преобладанию в равных пропорциях стержнекорневых, длинно– и короткокорневищных видов (разнотравье, злаки, осоки).

В условиях Ямала в широтном градиенте прослеживается слабая изменчивость соотношения групп ЖФ, в основном, из-за относительно однородного видового состава травянистых растений, что отражается в высоком уровне флористического сходства ( $K_C = 80$  %). Сходство флор районов ЮСТ и СПУ заметно ниже ( $K_C = 52$  %). К числу общих черт флор всех трех районов, сглаживающих измен-



чивость соотношения групп жизненных форм, следует отнести набор ведущих по числу видов 10 семейств, сходный набор жизненных форм и преобладание арктической фракции.

В условиях Ямала изменчивость соотношения групп ЖФ слабее выражена в более суровых малоснежных условиях среды периодически сухих и умеренно влажных экотопов (сообщества 1, 2, 3), где преобладают виды арктической фракции (41–54 %) и сходен экологический состав ценофлор, что сопровождается достаточно высоким уровнем флористического сходства ( $K_C = 55–68\%$ ). В экотопах влажных чаще встречаются более теплолюбивые виды гипоарктической и бореальной фракций (54–72 %). При этом, как в сообществах с доминированием травянистых растений (5), так и в ерниковых тундрах умеренно влажных экотопов с явным зоогенным нарушением (сообщества 4), обнаружены четко выраженные гетерогенность эколого-географического состава и изменчивость соотношения групп ЖФ. Оба типа сообществ характеризуются средним уровнем флористического сходства ( $K_C = 48–49\%$ ). В кустарниковом типе тундр (6) и в ивняках (7) изменчивость соотношения групп ЖФ можно считать малозначимой – флористическое сходство достаточно высокое ( $K_C = 64\%$ ).

При переходе от южных субарктических тундр Ямала к более суровым условиям среды северной части Полярного Урала (где повсеместно преобладает доля видов арктической фракции – 50–68 %) заметно возрастает экологическая и географическая гетерогенность ценофлор. Показатели сходства существенно варьируют ( $K_C = 26–54\%$ ) – изменчивость соотношения групп ЖФ достаточно резкая.

Данный методический подход может быть использован в целях мониторинга биоразнообразия ряда конкретных типов сообществ, представленных в пределах сравнимых по площади территорий с однородным макроклиматом.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Морозова Л.М., Магомедова М.А. Изменение растительного покрова Ямала // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-прес, 2006. С. 237-244.
2. Морозова Л.М., Эктова С.Н., Магомедова М.А. Характеристика растительного покрова восточного склона Полярного Урала // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Уральский ун-т, 2006. С. 331-403.
3. Карпов Н.С. Влияние выпаса северных оленей на растительность пастбищ субарктических тундр Якутии. Якутск: Якут. научн. центр СО РАН, 1991. 116 с.
4. Кряжковский Ф.В., Маклаков К.В., Морозова Л.М., Эктова С.Н. Системный анализ биогеоценозов полуострова Ямал: имитационное моделирование воздействия крупностадного оленеводства на растительный покров // Экология. 2011. № 5. С. 323-333.
5. Полежаев А.Н. Изменение растительности на пастбищах Чукотки под влиянием выпаса оленей // Экология. 1980. № 5. С. 5-13.
6. Manseau M., Huot J., Crete M. Effect of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level // J. of Ecology. 1996. Vol. 84. P. 503-513.
7. Olofsson J., Kitti H., Rautiainen P., Stark S., Oksanen L. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling // Ecography. 2001. Vol. 24. P. 13-24.
8. Юрцев Б.А., Кучеров И.Б. Типы нарушений растительности // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения / под ред. Б.А. Юрцева. СПб.: БИН РАН, 1995. С. 64-74.
9. Сумина О.И. Сравнение флористического состава растительности карьеров, расположенных в разных районах Крайнего Севера России // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 368-380.
10. Андрияшкина Н.И. Состав растительных сообществ в естественных и техногенно нарушенных экотопах на водоразделах Ямала: флористическое разнообразие // Экология. 2012. № 1. С. 22-26.
11. Андрияшкина Н.И. Оценка современного состояния растительного покрова на водоразделах полуострова Ямал // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2009. № 12 (106). С. 16-23.
12. Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Комаровские чтения ХХIХ. Л.: Наука, 1977. 189 с.
13. Андрияшкина Н.И. Современное состояние равнинных и горных растительных сообществ: состав и структура (полуостров Ямал, Полярный Урал) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Сер. Биология. 2013. № 1 (21). С. 30-43.
14. Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3-22.
15. Ребриская О.В. Сосудистые растения // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-прес, 2006. С. 16-69.

16. Князев М.С., Морозова Л.М., Шурова Е.А. Флористический список сосудистых растений // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Уральский ун-т, 2006. С. 42-159.
17. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. 131 с.
18. Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 114-143.

Поступила в редакцию 21.02.18

*N.I. Andreyashkina*

**VARIABILITY OF PROPORTION BETWEEN LIFE FORMS OF VASCULAR PLANTS  
WITHIN MAIN PHYTOCENOSIS TYPES DISTURBED BY PERENNIAL REINDEER GRAZING  
(THE YAMAL PENINSULA, THE POLAR URALS)**

With special reference to plant community types which are characteristic of the Yamal and the Polar Urals it has been shown rather clearly that the ecogeographic composition and the biomorphic structure of cenofloras, including species composition of plants, reflect the peculiarities of plain and mountain vegetation disturbed by reindeer grazing. Perennial polycarpic herbaceous plants predominate everywhere by species number. In the flora of the observed Yamal territory, there is a trend to prevailing of the share of long-zhizomatous herbaceous plants whereas under conditions of the Polar Urals – a trend to prevailing and equitability of the proportion between top-radical, long- and short-rhizomatous herbaceous plants. Characteristic features of cenofloras are heterogeneity of their ecogeographic composition and variability of biomorphic structure closely connected both with local environmental conditions and with zoogenic disturbances.

*Keywords:* phytocenosis, cenoflora, ecotop, life form-biomorph, ecological group, latitudinal geographical fraction, floristic similarity.

REFERENCE

1. Morozova L.M. and Magomedova M.A. *Izmenenie rastitel'nogo pokrova Yamala* [The Yamal peninsula: vegetational cover], in: *Poluostrov Yamal: rastitel'nyy pokrov* [The Yamal peninsula: vegetational cover], Tyumen': City-press, 2006, pp. 237-244 (in Russ).
2. Morozova L.M. and Ektova S.N., Magomedova M.A. *Kharakteristika rastitel'nogo pokrova vostochnogo sclona polyarnogo Urala* [Characteristics of vegetational cover of the eastern slope of the Polar Urals], in: *Rastitel'nyy pokrov i rastitel'nie reesursi Polyarnogo Urala* [Vegetational cover and plant resources of the Polar Urals], Ekaterinburg: Ural's Univ., 2006, pp. 331-403 (in Russ).
3. Karpov N.S. *Vliyaniye vypasa severnykh olenej na rastitel'nost' pastbishch subarcticheskikh tundr Yakutii* [Effects of grazing reindeer on the vegetation of pastures in the subarctic tundra of Yakutia], Yakutsk: Yakut. Nauchn. centr SO RAN, 1991, 116 p. (in Russ).
4. Kryazhimskii F.V. and Maklakov K.V., Morozova L.M., Ektova S.N. [System analysis of biogeocenoses of the Yamal Peninsula: Simulation of the impact of largeherd reindeer breeding on vegetation], in *Russ. J. of Ecology*, 2011, № 42(5), pp. 351-361 (in Russ).
5. Polezhaev A.N. [Changes in vegetation of pastures grazed by reindeer in Chukotka], in *The Soviet J. of Ecology*, 1980, № 11(5), pp. 255-262 (in Russ).
6. Manseau M. and Huot J., Crete M. [Effect of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level], in *J. of Ecology*, 1996, vol. 84, pp. 503-513.
7. Olofsson J. and Rautiainen P., Stark S., Oksanen L. [Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling], in *Ecography*, 2001, vol. 24, pp.13-24.
8. Yurtsev B.A. and Kucherov I.B. [Types of vegetational disturbances], in: *Antropogennaya dinamika rastitel'nogo pokrova Arktiki i Subarkтики: printsiپی i metodi izucheniya*, Yurtsev B.A., editor, SPb: BIS RAS, 1995, pp. 64-74 (in Russ).
9. Sumina O.I. [Comparison of the floristic composition of the vegetation of quarries located in different regions of the Far North of Russia], in *Botanical J.*, 2010, № 95(3), pp. 368-380 (in Russ).
10. Andreyashkina H.I. [Composition of plant communities in natural and technogenically disturbed ecotopes in watersheds of the Yamal: floristic diversity], in *Russ. J. of Ecology*, 2012, № 43(1), pp. 19-23 (in Russ).
11. Andreyashrina H.I. [An assessment of contemporary state of vegetational cover in watersheds of the Yamal peninsula], in *Vestn. Orenburg. Gos. Univ.*, 2009, № 12 (106)6, pp. 16-23 (in Russ).
12. Aleksandrova V.D. *Geobotanicheskoe raionirovaniye Arktiki i Antarktiki (Komarovskie chteniya XXIX)*, [Geobotanical Zoning of the Arctic and Antarctica in Komarov Memorial Lectures XXIX], Leningrad: Nauka Publ., 1977, 189 p. (in Russ).
13. Andreyashrina H.I. [Contemporary state of plain and mountain plant communities: composition and structure (the Yamal peninsula, the Polar Urals), in *Tomsk State Univ. J. of Biol.*, 2013, № 1(21), pp. 30-43 (in Russ).

14. Yurtsev B.A. [Flora as natural system] in *Bull. of Moscow Society of Naturalists, Biol. Ser.*, 1982, vol. 87, № 4, pp. 3-22 (in Russ).
15. Rebristaya O.V. *Sosudistie rasteniya* [Vascular plants], in *Poluostrov Yamal: Rastitel'niy pokrov* [The Yamal peninsula: vegetational cover], Tyumen': City-press Publ., 2006, pp. 16-69 (in Russ).
16. Knyazev M.S. and Morozova L.M., Shurova E.A. *Floristicheskiy spisok sosudistikh rasteniy* [Floristic list of vascular plants], in: *Rastitel'niy pokrov i rastitel'nie reesursi Polyarnogo Urala* [Vegetational cover and plant resources of the Polar Urals], Ekaterinburg: Ural's Univ., 2006, pp. 42-159 (in Russ).
17. Sekretareva N.A. *Sosudistie rasteniya Rossiiskoi Arktiki i sopredel'nykh territorii* [Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories], M.: KMK Scientific Press Ltd.; 2004, 131 p. (in Russ).
18. Polozova T.G. *Zhiznennye formi sosudistikh rasteniy Taimyrskogo statsionara* [Life forms of vascular plants of the Taimyr research station], in: *Struktura i funktsii biogeotsenozov Taimyrskoy tundri* [Structure and functions of biogeocenoses of the Taimyr tundra], Leningrad: Nauka Publ., 1978, pp. 114-143 (in Russ).

Андреяшкина Нелли Иосифовна,  
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник  
Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: nell-a@yandex.ru

Andreyashkina N.I.,  
Candidate of Biology, Senior Researcher  
Institute of Plant and Animal Ecology  
Ural Division, Russian Academy of Sciences  
8 Marta st., 202, Yekaterinburg, Russia, 620144  
E-mail: nell-a@yandex.ru