

Ботанические исследования

УДК 581.55 (571.12)

Н.И. Андреяшкина

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ГОРНЫХ СООБЩЕСТВ НА СКЛОНАХ РАЗНОЙ ЭКСПОЗИЦИИ В ЭКОТОНЕ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

Проанализировано флористическое разнообразие тундр с одиночными деревьями *Larix sibirica* Ledeb. (нижняя часть горно-тундрового пояса) и лиственничных редколесий в сочетании с тундрами (верхняя граница подгольцового пояса) в районе горы Чёрной на Полярном Урале. На склонах разной экспозиции прослеживается выравнивание видового состава сообществ. Зависимость между видовым богатством и площадью выявленного сообщества не всегда проявляется. Хорошо выражена динамика изменения структуры покрова горных тундр. Сообщества чутко реагируют на внешние факторы (в том числе, ветры, стоки вод) и на микроклиматические различия среды обитания. Все это четко отражается в структуре растительного покрова, во флористическом разнообразии, а также в видовом сходстве ценофлор.

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

В рамках проекта INTAS–01–0052 «Районы ранней реакции на изменения климата в Евразии» в период 2002–2003 гг. на Полярном Урале (гора Чёрная) проводились исследования по изучению пространственно-временной динамики верхней границы леса. Изучению динамики сообществ Полярного Урала уделяется большое внимание, так как здесь четко выражена высотная дифференциация растительного покрова [1]. Кроме того, в связи с потеплением и возрастанием влажности климата на Полярном Урале в течение последних 90 лет выявлено значительное увеличение площади редколесий и лесов за счет облесения тундр и повышение плотности ранее произраставших древостоев [2-4]. Односторонний характер смен на склонах разной экспозиции свидетельствует о том, что эти процессы протекают под воздействием общего фактора – климатического. Ухудшение климатических условий по мере увеличения абсолютной высоты отражается, прежде всего, на древесном ярусе, но менее влияет на нижележащие – кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый [5]. Переход от лесных сообществ к тундровым обычно постепенный. Известно также, что обусловленная горным рельефом миграция диаспор вниз по склону не может не отражаться на составе сообществ, граничащих и не граничащих между собой [6]. В связи с поднятием верхней границы древесной растительности актуальными становятся исследования, направленные на выявление характерных черт состава и структуры покрова горных сообществ на самой верхней границе распространения древесной растительности.

Задача работы – оценить изменчивость флористического состава сообществ на склонах разной экспозиции в экотоне верхней границы древесной растительности в условиях Полярного Урала на основе анализа таксономической, эколого-географической и биоморфной структур ценофлор. Полученные материалы могут представлять несомненный интерес при изучении сукцессионных рядов и в других горных районах.

Материал и методы исследований

Район исследований – окрестности горы Чёрной (66°46'–66°49' с.ш., 65°30'–65°34' в.д.) на восточном макросклоне Полярного Урала в южной части зоны лесотундры в полосе многолетнемерзлых горных пород с преобладанием габбро. Профили заложены на склонах разной экспозиции – восточной (профиль I), северо-восточной (профиль II) и южной (профиль III). На каждом профиле взято по два высотных уровня, в пределах которых представлены разные по увлажнению экотопы, последовательные стадии естественной сукцессии в тундрах и лиственничные редколесья (табл. 1 и 2). К редколесьям отнесены сообщества, в которых среднее расстояние между деревьями от 7–10 до 20–30 м; а в тундрах с одиночными деревьями – более 50–60 м [4]. Размер пробной площади 20×20 м, повтор-

ность трехкратная на каждом высотном уровне. В пределах каждой пробной площади для каждой группировки (сообщества) проведен глазомерный учет проективного покрытия (общего и по ярусам), составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников.

Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом состава жизненных форм (ЖФ) приведена по сводке Н.А. Секретарёвой [7]. Анализ жизненных форм выполнен по схеме Т.Г. Полозовой [8]. Виды распределены по ЖФ: кустарники, кустарнички, полукустарнички, травы поликарпические (8 групп) и монокарпические (табл. 3). Названия лишайников даны в соответствии со «Списком лишайников Российской Арктики» [9], мхов – по А.П. Дьяченко [10] и Г.В. Железновой [11]. Анализируется только флористический состав сообществ (ценофлоры). Сообщества ранжированы по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа, степень которой адекватно отражается в экологической структуре ценофлор в сочетании с бриоиндикацией условий среды. Видовое сходство ценофлор рассчитано по Сьеренсену–Чекановскому (K_C , %).

Результаты и их обсуждение

В окрестностях горы Чёрной для верхней границы подгольцового пояса характерны лиственничные редколесья в сочетании с тундровыми сообществами, тогда как в нижней части горно-тундрового пояса преобладают горные тундры с одиночными деревьями лиственницы. Тундровые сообщества, выделенные по признакам структуры покрова, рассматриваем как максимально приближенные к одной из стадий развития горно-тундровой растительности (каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые и кустарничково-моховые горные тундры), которые тесно связаны с процессами разрушения горных пород и формированием почвенного покрова, а также с разными микроклиматическими условиями [12].

Профиль I заложен на восточном склоне сопки 312.8 м, расположенной в междуречье рек Енгаю и Кэрдоманшор, в 3 км к востоку от горы Чёрной. **На первом высотном уровне** представлена кустарничково-мохово-лишайниковая тундра (стадия лишайниковых горных тундр) с одиночными деревьями лиственницы стланиковой и многоствольной форм роста высотой до 2–3 м. Участок подвержен воздействию сильных ветров, мощность снежного покрова не превышает 15–30 см, до 10–30 % поверхности приходится на каменистые россыпи. Местообитание периодически сухое. Растительный покров имеет двухъярусное сложение (см. табл. 1). В покрове доминирует *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm., пятнами произрастают *Dryas octopetala* L., *Andromeda polifolia* L. s. str., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. Травяной покров редкий, преобладают осоки (*Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. subsp. *arctisibirica* (Jurtz.), *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv., *C. ledebouriana* C.A. Mey. ex Trev., *C. redowskiana* C.A. Mey.). В напочвенном покрове доминирует *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & W.L. Culb. с заметным участием *C. rangiferina* (L.) Nyl., *Cladonia uncialis* (L.) F.H. Wigg., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Karnefelt et A. Thel и *F. nivalis* (L.) Karnefelt et A. Thell. Среди мхов значительное развитие приобретает *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., местами обилён печеночник *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe с примесью видов рода *Dicranum*.

Второй высотный уровень заложен в пологом понижении, по которому происходит сток вод. Здесь произрастает лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-травяно-моховое. Встречаются слегка выпуклые и вытянутые поперек склона щелочные окна размером 2x7 м (местами с вывалом деревьев). На окнах представлены единичные побеги многих видов сосудистых растений и небольшие куртины мхов и лишайников (стадия каменистых горных тундр).

В редколесье основу древостоя составляют средневозрастные деревья (возраст 110–180 лет) многоствольной формы роста, представлено также молодое поколение (возраст не старше 45 лет) лиственницы [13]. Средняя высота деревьев – 6 м. Вблизи деревьев произрастает самосев лиственницы. Местообитание многоснежное (1.5–3 м) и влажное. Ерник (*Betula nana* L. s. str.) с единичными кустами ивы (*Salix phylicifolia* L., *S. lanata* L. s. str.) и можжевельника (*Juniperus sibirica* Burgsd.) формирует разреженный ярус (высотой до 0.5–0.7 м). Хорошо выражен травяно-кустарничковый покров (высота до 10–20 см) с преобладанием *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, разнотравья (*Bistorta major* S.F. Gray, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Solidago lapponica* With., *Thalictrum alpinum* L., *Sanguisorba polygama* Nyl.) и осок (*Carex sabyensis* Less. ex Kunth, *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. redowskiana*, *C. globularis* L., *C. quasivaginata* Clarke). Наряду с зелеными мхами (*Dicranum majus* Sm., *Aulacomium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske) произрастают сфагновые мхи и печеночник *Ptilidium ciliare*.

Таблица 1

Характеристика тундр с одиночными деревьями лиственницы и лиственничных редколесий (гора Чёрная, Полярный Урал)

П р о ф и л ь	У р о в е н ь	Высота над уровнем морья, м	№ п / п	Объекты исследований	Поверхность с растительным покровом									
					% от общей площади 1200 м ²	Число видов		Широтная фракция, % *			Проективное покрытие, %			
								А	ГА	Б	Кустар- ники	Травяно- кустарнич- ковый ярус	Мхи	Ли- шай- ники
II Северо- восточ- ный	Пе р в ы й	265–268	1	Тундра травяно-кустарничковая с мхами и лишайниками каменистая	40–50	35	38	57	20	23	5	30–40	10	5–10
			2	Тундра ерниково-кустарничково-моховая	10	24		38	33	29	20–30	30–70	85	< 5
I Восточ- ный	Пе р в ы й	298–300	3	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая	70–90	36		50	31	19	5	10–40	10–30	40–60
III Южный		291–292	4	Тундра ерниково-кустарничково-моховая	50–70	15	23	20	53	27	30–60	5–30	85	5
			5	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая	20–30	20		30	45	25	5	5–30	10–20	50–60
II Северо- восточ- ный	В т о р о й	235–243	6	Лиственничное редколесье ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковое	50–70	35	41	40	40	20	20–30	30–50	10–20	30–50
			7	Тундра травяно-кустарничково-лишайниковая	20	35		46	28	26	< 5	10	5	10–80
I Восточ- ный		243–245	8	Лиственничное редколесье ерниково-кустарничково-травяно-моховое	70	47	54	35	40	25	10–30	30–80	50	< 5
	9		Тундра кустарничково-травяная каменистая	10–20	21	43		38	19	< 5	10–15	< 5		
III Южный	285–287	10	Лиственничное редколесье ерниково-кустарничково-моховое	80	16	21	12	50	38	10–60	10–30	85	5	
		11	Тундра кустарничково-моховая	20	17		29	47	24	< 5	10–70	85	5	

Примечание. *Фракция: А – арктическая; ГА – гипоарктическая; Б – бореальная.

Таблица 2

Таксономическая структура и видовое сходство ценофлор (K_C , %) на склонах разной экспозиции (гора Чё1-2рная, Полярный Урал)

Профиль	II Северо-восточный		I Восточный	III Южный		II Северо-восточный		I Восточный		III Южный	
Уровень	Первый					Второй					
№ п/п	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Тип экотопа	ПС	УВ	ПС	ВЛ	УВ	УВ	ПС	ВЛ	УВ	ВЛ	ВЛ
Объекты исследований	Стадия горных тундр					Редколесье ерниково- кустарнич- ково- мохово- лишайни- ковое	Стадия горных тундр	Редколесье ерниково- кустарни- чково- травяно- моховое	Стадия горных тундр	Редколесье ерниково- кустарни- чково- моховое	Стадия горных тундр
	Каме- нистая	Кустар- ничково- моховая	Лишай- никовая	Кустар- ничково- моховая	Лишай- никовая		Лишайни- ковая		Каме- нистая		Кустар- ничково- моховая
Число видов в семействе:											
<i>Cyperaceae</i>	5	3	7	1	3	4	4	7	2	2	1
<i>Poaceae</i>	2	1	4	3	3	3	2	6	5	2	2
<i>Asteraceae</i>	1	1	1	0	2	1	1	3	1	0	2
<i>Caryophyllaceae</i>	4	3	4	0	0	4	3	2	2	0	0
<i>Ericaceae</i>	5	5	4	4	5	5	5	4	1	4	6
<i>Scrophulariaceae</i>	2	1	1	0	1	2	2	4	0	1	1
<i>Salicaceae</i>	1	1	1	3	0	2	1	2	1	2	0
<i>Rosaceae</i>	2	1	2	0	0	2	2	1	1	0	0
<i>Polygonaceae</i>	1	1	2	2	2	2	2	3	2	2	2
<i>Juncaceae</i>	0	0	0	0	2	1	1	2	1	0	0
<i>Fabaceae</i>	1	1	2	0	0	2	2	2	1	0	0
Всего одновидо- вых семейств	15	13	11	3	3	9	13	12	10	4	5
Всего семейств	21	16	18	7	9	18	22	22	14	9	9
Всего видов	35	24	36	15	20	35	35	47	21	16	17
	38			23		41		54		21	
Всего семейств	22			10		22		22		11	
K_C , %	78			69		83		35		72	

Таблица 3

Распределение видового состава сосудистых растений по биоморфам (гора Чёрная, Полярный Урал)

Профиль	II Северо-восточный		I Восточный	III Южный		II Северо-восточный		I Восточный	III Южный		
Уровень	Первый					Второй					
№ п/п	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Растительный покров	Стадия горных тундр					Редколесье ерниково- кустарнич- ково-мохово- лишайни- ковое	Стадия горных тундр	Редколесье ерниково- кустарнич- ково- травяно- моховое	Стадия горных тундр	Редколесье ерниково- кустарни- чково- моховое	Стадия горных тундр
	Каме- нистая	Кустар- ничково- моховая	Лишай- никовая	Кустар- ничково- моховая	Лишай- никовая		Лишай- никовая		Камени- стая		Кустар- ничково- моховая
Биоморфа *	Число видов										
К	1	1	1	4	1	2	2	4	1	4	1
КС	9	8	7	5	6	8	7	5	2	5	7
Т-КС	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Травы поликарпические:											
Тст	10	6	11	0	0	7	7	7	4	0	0
Тк	6	3	4	2	4	6	6	8	3	2	4
Тдж	1	1	4	1	2	5	3	12	5	2	1
Трд	2	2	3	1	2	3	3	4	3	1	1
Тпд	4	2	4	2	4	2	2	3	1	1	1
Ткис	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1
Тнпл	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0
Тл	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0
Травы монокар- пические	1	0	0	0	1	0	2	0	0	1	1
Всего видов	35	24	36	15	20	35	35	47	21	16	17
	38			23		41		54		21	
Всего трав, % от общего состава	25 / 71		27 / 75		6 / 40		28 / 68		44 / 81		10 / 48

Примечание. * К – кустарники; КС – кустарнички; Т-КС – полукустарнички. Травы поликарпические: Тст – стержнекорневые; Тк – короткокорневищные; Тдж – длиннокорневищные; Трд – рыхлодерновинные; Тпд – плотнодерновинные; Ткис – кистекорневые; Тстл – столонообразующие; Тл – луковичные.

Профиль II расположен на северо-восточном склоне боковой морены, в 4 км к востоку от горы Чёрной. Здесь четко выражены признаки ветрового типа верхней границы леса. **На первом высотном уровне** представлена тундровая растительность с одиночными деревьями лиственницы стланиковой и многоствольной форм роста высотой до 1 м. До 90 % площади участка занимают слегка выпуклые каменные терраски (размером 2×3 м), между которыми пролегают неглубокие (10–20 см) ложбинки. Места скопления мелкозема (40–50 %) на каменистой поверхности террасок покрыты тундрой травяно-кустарничковой с мхами и лишайниками (стадия каменистых горных тундр). Местообитание периодически сухое, малоснежное, обдувается ветрами. Встречаются пятна *Dryas octopetala*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Sanguisorba polygama*, заметны осоки (*Carex rupestris* All., *C. melanocarpa*, *C. ledobouriana*), злаки (*Festuca ovina* L.), стелющиеся побеги *Betula nana*, а также самосев лиственницы. Мхи (*Racomitrium lanuginosum*, виды рода *Dicranum*, а также *Ptilidium ciliare*, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Hylocomium splendens*) и лишайники встречаются небольшими пятнами.

Ложбинки между каменистыми террасками заняты тундрой ерниково-кустарничково-моховой (близкой к стадии кустарничково-моховых горных тундр). Ерник высотой до 10–20 см. Умеренно влажные условия среды более благоприятны для кустарничков *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *Empetrum subholarcticum*, а также зелёных мхов – *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. и *Hylocomium splendens*.

Второй высотный уровень заложен в средней части склона боковой морены. Как и на первом уровне, рельеф неоднородный. Большая часть поверхности каменистых террасок (50–70 %) занята редколесьем ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковым. Встречаются одноствольные и многоствольные формы роста деревьев высотой до 3 м. Кустарниковый ярус (*Betula nana* с примесью *Salix glauca* L. s. str.) имеет небольшую сомкнутость и высоту до 15–20 см. В травяно-кустарничковом ярусе (высотой 10–15 см) доминирует *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* с заметным участием *Empetrum subholarcticum* и *Andromeda polifolia* L. s. str. Мохово-лишайниковый покров фрагментарный, преобладают лишайники: *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* (Opiz.) Brodo. Среди мхов встречаются *Hylocomium splendens*, *Dicranum congestum* Brid., *Pleurozium schreberi*, *Tomentypnum nitens*, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Ptilidium ciliare*.

Выровненная поверхность пятен грунта (обломочный материал с суглинком) в центральной части террасок покрыта тундрой травяно-кустарничково-лишайниковой (стадия лишайниковых горных тундр). Здесь произрастают многие виды сосудистых растений (*Carex rupestris*, *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Parnassia palustris* L. s. str., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Thymus paucifolius* Klok., *Salix phylicifolia*). Редки пятна мхов (*Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum spadiceum* Zett.). Лишайники местами обильны, а иногда практически отсутствуют (смыты стоками вод).

Профиль III заложен на южном склоне сопки Орехсоим (высота 294 м), в 3 км к юго-востоку от горы Чёрной. Здесь представлена термическая верхняя граница леса, нет сильных ветров. Деревья лиственницы имеют одноствольную форму роста.

На первом высотном уровне выражено сочетание двух типов тундр с одиночными деревьями лиственницы высотой до 1 м и мощностью снежного покрова – 60–70 см. Ерниково-кустарничково-моховая тундра (стадия кустарничково-моховых горных тундр) приурочена к поверхности с бугорковатым рельефом (диаметром 0.5–1 м, высотой до 0.3 м) и занимает до 50–70 % площади участка. Кустарниковый ярус (*Betula nana* с примесью *Salix glauca*, *S. phylicifolia*, *S. pulchra* Cham.) хорошо развит (высота до 0.7–0.8 м). Слабо выражен и беден по видовому составу травяно-кустарничковый ярус (чаще других видов встречаются *Empetrum subholarcticum* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*). В моховом покрове (зелёные части 3–4 см, бурые 8–10 см) доминирует *Pleurozium schreberi* с заметным участием *Polytrichum commune* Hedw., *P. strictum* Brid. и видов рода *Dicranum*, присутствует также *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. Редки пятна лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*).

Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра (стадия лишайниковых горных тундр) приурочена к выровненным пятнам грунта (мелкий обломочный материал с суглинком). В травяно-кустарничковом покрове (высотой 5 см) наиболее заметны *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum subholarcticum* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, из мхов (зелёные части 1–3 см, бурые 3–4 см) преобладают *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Dicranum spadiceum* Zett., *D. congestum*, а из лишайников *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. и *Cladina arbuscula*.

На втором высотном уровне основная часть площади (80 %) покрыта лиственничным редколесьем ерниково-кустарничково-моховым. Деревья средневозрастные, высотой до 14–19 м. Кустарниковый ярус (*Betula nana* с единичными кустами *Salix phylicifolia*, *S. pulchra*, *Juniperus sibirica*) крайне неравномерный и высотой 0.8 м. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе (высотой 15–20 см) наиболее заметны *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd) Hult., *Empetrum subholarcticum*. Напочвенный покров идентичен покрову ерниково-кустарничково-моховой тундры первого высотного уровня.

Небольшие по площади выположенные местообитания заняты кустарничково-моховой тундрой (стадия кустарничково-моховых горных тундр). Здесь единичные побеги *Betula nana* стелются по поверхности напочвенного покрова, проективное покрытие кустарничков заметно варьирует (причём наряду с *Empetrum subholarcticum* обильна *Loiseleuria procumbens*). Моховой покров формируют *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum* и виды родов *Dicranum* и *Sphagnum*, лишайники редки. Единично встречается самосев лиственницы.

Результаты и их обсуждение

На верхней границе распространения древесной растительности в районе горы Чёрной хорошо выражена динамика изменения структуры покрова горных тундр. Так, к стадии каменистых горных тундр близки тундры травяно-кустарничковая и кустарничково-травяная с мхами и лишайниками, занимающие экотопы с разным режимом увлажнения – соответственно периодически сухой экотоп на профиле II (1-й уровень) и умеренно влажный на профиле I (2-й уровень). Тундры кустарничково-мохово-лишайниковые (профиль I, 1-й уровень; профиль III, 1-й уровень) и травяно-кустарничково-лишайниковая (профиль II, 2-й уровень) находятся на стадии лишайниковых горных тундр в периодически сухих экотопах (см. табл. 2). При этом только в тундре на профиле I развиты маломощные почвенные горизонты, тогда как в обоих других сообществах представлен мелкий обломочный материал с суглинком. На стадии кустарничково-моховых горных тундр (профиль II, 1-й уровень; профиль III, 2-й уровень) ведущая роль в покрове принадлежит гипоарктическим кустарничкам и зеленым мхам, при этом развит маломощный, но почти сплошной почвенный покров. Ерниково-кустарничково-моховая тундра (профиль III, 1-й уровень) находится на более поздней стадии развития горно-тундровой растительности, что сопровождается большей сформированностью почвенного профиля и доминированием кустарников и мхов.

Анализ таксономической структуры ценофлор показал, что в тундрах и редколесьях преобладают три семейства – *Ericaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, а также семейство *Caryophyllaceae* на склонах северо-восточной и восточной экспозиций. Число семейств, в том числе одновидовых, заметно снижается при переходе от склонов северо-восточной и восточной экспозиций к южной (см. табл. 2). Все горные тундры характеризуются низким флористическим разнообразием – на склонах северо-восточной и восточной экспозиций выявлено 21–36 видов, а на склоне южной экспозиции – 15–20 видов. В редколесьях на склонах северо-восточной и восточной экспозиций флористическое разнообразие также выше (35 и 47 видов), чем на южном склоне (16 видов). В сообществах южного склона увлажнение в сочетании с другими факторами среды наиболее благоприятно для развития зеленых мхов, гипоарктических кустарников и кустарничков, многие же виды травянистых растений выпадают из состава сообществ.

Довольно высокая степень видового сходства обнаружена между горными тундрами на склоне северо-восточной экспозиции – между составом ценофлор стадий каменистых и кустарничково-моховых ($K_c = 78\%$), каменистых и лишайниковых ($K_c = 69\%$), каменистых и выявленных на склоне восточной экспозиции лишайниковых горных тундр ($K_c = 68\%$), а также стадии лишайниковых горных тундр обеих экспозиций ($K_c = 73\%$). По 23–27 общих видов, в том числе по 6–7 видов кустарничков и стержнекорневых трав, а также по 3–4 вида осоковых и других травянистых растений, встречаются повсеместно, независимо от площади участков. Наблюдаются некоторые различия в таксономическом составе, в биоморфной и широтной географической структурах ценофлор (см. табл. 1, 2, 3). Преобладают виды арктической фракции, что указывает на более жесткие условия среды обитания. Низкое видовое сходство ($K_c = 28\%$) выявлено только при сравнении сообществ ранней стадии развития – стадии каменистых горных тундр в связи с существенными различиями флористического разнообразия (35 и 21 вид) и, соответственно, таксономической и биоморфной структур ценофлор, скорее всего, под влиянием стока вод на восточном профиле.

На склоне южной экспозиции климат мягче. Между видовым составом ценофлор разных стадий развития горно-тундровой растительности (лишайниковая и кустарниково-моховая, кустарниково-моховая и кустарничково-моховая) прослеживается, причем при разной площади участков, достаточно высокое сходство ($K_c = 69\%$) в основном за счет общих видов кустарничков (6) и ряда видов травянистых растений (5–6). Различия проявляются в таксономическом составе и в количественном соотношении биоморф. В широтной географической структуре повсеместно преобладает гипоарктическая фракция (45–53 %).

Невысокое видовое сходство ($K_c = 39–49\%$) установлено между тундрами, представленными в разных условиях среды обитания, то есть на склонах северо-восточной и восточной экспозиций, с одной стороны, и южной, с другой стороны. Разное видовое богатство сообществ приводит к заметным различиям в структуре ценофлор стадии лишайниковых (профили I и III), стадий каменистой и лишайниковой (профили II и III) и стадии кустарниково-моховых (профили II и III) горных тундр, приуроченных к разным типам экотопов (см. табл. 2). Существенные расхождения отмечены в таксономическом составе ценофлор, в количественном соотношении биоморф и в широтной географической структуре – на склонах северо-восточной и восточной экспозиций преобладает арктическая фракция, а южной экспозиции – гипоарктическая.

В подгольцовом поясе, где формируются древесные сообщества, климат мягче, чем в горно-тундровом поясе. На склоне южной экспозиции покров нижних ярусов редколесья физиономически слабо отличается от покрова ерничково-кустарниково-моховой тундры (первый уровень), что соответствует термическому типу верхней границы леса [14]. При этом высокое видовое сходство ($K_c = 84\%$) проявляется не только в составе ценофлор, но и в структуре мохового покрова, который в обоих местообитаниях, благодаря оптимальному режиму влажности, достигает большой мощности, что препятствует возобновлению лиственницы сибирской [4].

Высокая степень сходства наблюдается между сообществами с равным числом видов – между составом нижних ярусов редколесий и тундр на склонах как северо-восточной ($K_c = 83\%$), так и южной ($K_c = 72\%$) экспозиций. При этом на северо-восточной экспозиции преобладают виды арктической (44 %) и гипоарктической (34 %) фракций, а на южной – гипоарктической – 48 % (см. табл. 1). На склоне же восточной экспозиции (где следы стока вод) в связи с разным видовым богатством редколесья и тундры (47 и 21 вид) соотношение географических фракций близкое ($A = 37\%$; $GA = 41\%$), тем не менее флористическое сходство заметно ниже ($K_c = 35\%$) из-за существенных различий в таксономическом составе и биоморфной структуре ценофлор.

Если сопоставить флористическое сходство сообществ в пределах профилей, то степень сходства выше на склоне северо-восточной и южной экспозиций (соответственно $K_c = 76\%$ и 72% ; 49 и 28 видов), чем на восточной ($K_c = 57\%$), где произрастает большее число видов (64). При этом 7 видов разнотравья (*Silene paucifolia* Ledeb., *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et May., *Parnassia palustris* L., *Androsace septentrionalis* L., *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Pedicularis amoena* Adams ex Stev., *P. labradorica* Wirsing.) обнаружены только в тундрах на склоне северо-восточной экспозиции и 3 вида (*Salix pulchra* Cham., *Luzula confusa* Lindeb., *L. frigida* (Buch.) Sam.) – на южной экспозиции. В сообществах восточного профиля, где явное влияние стока, выявлено еще 14 видов: *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb., *Koeleria asiatica* Domin, *Poa alpina* L., *Carex concolor* R. Br., *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor., *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith, *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht., *Rumex acetosa* ssp. *lapponicus* Hiit, *Pedicularis lapponica* L., *P. oederi* Vahl, *P. sudetica* Willd., *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv., *Allium schoenoprasum* L. Естественные нарушения, как известно, нередко способствуют повышению флористического разнообразия сообществ.

Заключение

В экотоне верхней границы древесной растительности в окрестностях горы Чёрной (Полярный Урал) флористическое разнообразие и структура покрова горных тундр с одиночными деревьями лиственницы сибирской и нижних ярусов лиственничных редколесий заметно варьирует на склонах разной экспозиции. Представленные материалы свидетельствуют о тенденции к продвижению древесной растительности вверх по склону: в горных тундрах встречаются как молодые деревья, так и самосев лиственницы сибирской. Четко выражена динамика изменения горно-тундровой растительности. На склонах северо-восточной и восточной экспозиций, где произрастают деревья лиственницы стланиковой и многоствольной форм роста, структура ценофлор горных сообществ в большей степе-

ни зависит от теплообеспеченности экотопов, тогда как на более теплом и влажном склоне южной экспозиции с одноствольными деревьями и кустарниковым ярусом – от гидротермических условий. На склонах разной экспозиции прослеживается выравненность видового состава сообществ. Зависимость между видовым богатством и площадью выявленного сообщества не всегда проявляется. Сообщества чутко реагируют как на внешние факторы (в том числе, ветры и стоки вод), так и на микроклиматические различия среды обитания. Это четко отражается в структуре растительного покрова, во флористическом разнообразии, а также в видовом сходстве ценофлор.

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н. С.Г. Шиятову и д.б.н. В.С. Мазепе за организацию экспедиционных работ в районе горы Чёрной (Полярный Урал).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Городков Б.Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность Арктики. Т. 1. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1938. С. 297–354.
2. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 219 с.
3. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11–22.
4. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90.
5. Горчаковский П. Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
6. Пешкова Н.В., Андряшкина Н.И. К оценке флористического сходства нижних ярусов древесных сообществ (гора Чёрная, Полярный Урал) // Научный Вестник, Салехард. 2006. № 6 (1) (43). С. 59–62.
7. Секретарёва Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2004. 131 с.
8. Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 114–143.
9. Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova J.J. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99, № 2. P. 137–169.
10. Дьяченко А.П. Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Уральский университет, 2006. С. 159–256.
11. Железнова Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.
12. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 383 с.
13. Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Андряшкина Н.И. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район горы Чёрной) // Научный вестник, Салехард. 2006. № 6 (1) (43). С. 43–58.
14. Горчаковский П. Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация климатических условий на верхнем пределе леса // Экология. 1973. №1. С. 50–68.

Поступила в редакцию 28.11.2018

Андряшкина 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

N.I. Andreyashkina

FLORISTIC DIVERSITY AND STRUCTURE OF MOUNTAIN PHYTOCENOSES ON THE SLOPES OF DIFFERENT EXPOZITION IN THE UPPER TREELINE ECOTONE IN THE POLAR URALS

The floristic diversity of tundras with single larch trees (lower part of mountain-tundra belt) and open larch woodlands combined with tundras (the upper limit of subgoltsy belt) in the region of Chernaya mountain in the Polar Urals is analyzed. On the slopes of different exposition, equitability of the species composition of phytocenoses is observed. The relationship between species richness and the area of the identified phytocenosis is not always apparent. The dynamics of change of the structure of mountain-tundra vegetation is clearly expressed. The communities are sensitive to external

factors (including winds, the flow of the waters) and microclimatic habitat differences. All this is clearly reflected in the structure of vegetative cover, in the floristic diversity and also in the species similarity of cenoflora.

Keywords: phytocenose – community, coenoflora, floristic diversity – species richness, floristic (species) similarity, life form – biomorph, ecological group, latitudinal geographical fraction.

REFERENCES

1. Gorodkov B.N. [Vegetation of the Arctic and mountain tundra of the USSR], in: *Vegetation of the Arctic* [Vegetation of the Arctic], Tom 1. M.–L.: Izd. Akad. nauk SSSR, 1938, pp. 297-354 (in Russ).
2. Shiyatov S.G. *Dinamika drevesnoj i kustarnikovej rastitel'nosti v gorah Polyarnogo Urala pod vliyaniem sovremennykh izmenenij klimata* [The dynamics of tree and shrub vegetation in the mountains of the Polar Urals under the influence of modern climate change], Ekaterinburg: UrO RAN, 2009, 219 p. (in Russ).
3. Shiyatov S.G., Mazepa V.S. [Climatogenic dynamics of forest-tundra vegetation in the Polar Urals], in: *J. Lesovedenie*, 2007, № 6, pp. 11-22 (in Russ).
4. Shiyatov S.G., Terentiev M.M., Fomin V.V. [Spacial-temporal dynamics of forest tundra communities in the Polar Ural Mountains], in: *Russ. J. of Ecology*, 2005, № 2, pp. 83-90.
5. Gorchakovskiy P.L., Shiyatov S.G. *Fitoindikaciya uslovij sredy i prirodnykh processov v vysokogor'yah* [Phytoindication of environmental conditions and natural processes in the highlands], M.: Science, 1985, 208 p. (in Russ).
6. Peshkova N.V., Andreyashkina N.I. [On the evaluation of floristic similarity of the lower tiers of tree communities (Chernaya Mountain, Polar Urals)], in: *Nauchnyi Vestnik*, Salekhard, 2006, № 6 (1) (43), pp. 59-62 (in Russ).
7. 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).
8. Polozova T.G. *Zhiznennye formy sosudistikh rasteniy Taimyrskogo stacionara* [Life forms of vascular plants of the Taimyr research station], in: *Structura i funktsii biogeotsenozov Taimyrskoy tundri* [Structure and functions of biogeocenoses of the Taimyr tundra], Leningrad: Nauka Publ., 1978, pp. 114-143 (in Russ).
9. Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova J.J. [Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic], in: *The Bryologist*, 1996, Vol. 99, № 2, pp. 137-169.
10. D'yachenko A.P. *Vidovoe raznoobrazie i ohranyaemye vidy. Mhi* [Species diversity and protected species. Mosses], in: *Rastitel'nyy pokrov i rastitel'nye resursy Polyarnogo Urala* [Vegetational cover and plant resources of the Polar Urals], Ekaterinburg: Ural University, 2006, pp. 159-256 (in Russ).
11. Zheleznova G.V. *Flora listostebel'nykh mhov evropejskogo Severo-Vostoka* [The moss flora of the European North-East], SPb., 1994, 149 p. (in Russ).
12. Gorchakovskiy P.L. *Rastitel'nyy mir vysokogornogo Urala* [Vegetable world of the high-mountain Ural], M.: Science, 1975, 383 p. (in Russ).
13. Shiyatov S.G., Mazepa V.S., Andreyashkina N.I. [Composition and structure of tundra and forest-tundra communities on the Eastern macro-slope of the Polar Urals (Chernaya Mountain)], in: *Nauchnyi Vestnik*, Salekhard, 2006, № 6 (1) (43), pp. 43-58 (in Russ).
14. Gorchakovskiy P.L., Shiyatov S.G. [Phytoindication of climatic conditions at the upper limit of the forest], in: *J. of Ecology*, 1973, № 1, pp. 50-68 (in Russ).

Received 28.11.2018

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