

Ботанические исследования

УДК 581:574.472 (234.851)

Н.И. Андреяшкина

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТАВА И СООТНОШЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СООБЩЕСТВАХ ЭКОТОНА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Для фитоиндикации экотопических условий по степени увлажнения и теплообеспеченности использован полный флористический состав в ряде сообществ и экотопов в их пределах. Разный гидротермический режим экотопов лежит в основе распределения жизненных форм сосудистых растений. Пространственная гетерогенность флористического разнообразия в значительной степени обусловлена набором видов травянистых жизненных форм. Деревянистые жизненные формы не многочисленны, но играют существенную роль в структуре растительного покрова. Видовое богатство сообществ закономерно уменьшается при переходе от лиственничных лесов и редколесий к горным тундрам с одиночными деревьями. При этом сообщества в значительной степени сходны по видовому составу, причем сохраняется набор жизненных форм, но изменяются состав и соотношение разных типов жизненных форм. Четко выражен переход от плавной изменчивости состава и соотношения жизненных форм к заметно повышенной изменчивости в результате воздействия естественных факторов среды, что, соответственно, отражается в снижении показателей видовой схожести сообществ.

Ключевые слова: фитоценоз – сообщество, экотоп, ценофлора, жизненная форма, экологическая группа, широтная географическая фракция, флористическое или видовое богатство.

DOI: 10.35634/2412-9518-2020-30-1-5-17

Восточный макросклон Полярного Урала в бассейне р. Соби представляет особый интерес для исследования климатически обусловленной динамики лесотундровых сообществ. Это было отмечено еще в начале 1920-х гг. Б.Н. Городковым, а впоследствии С.Г. Шиятовым, который с 1960-х гг. начал систематическое изучение динамики лесотундровых сообществ, произрастающих на верхнем пределе своего распространения [1-3].

Цель данной работы – на высотном профиле 1, заложенном С.Г. Шиятовым в 1960–1962 гг. на верхней границе древесной растительности на Полярном Урале, более детально изучить пространственную изменчивость соотношения жизненных форм сосудистых растений в ряде сообществ и экотопов в их пределах.

Материал и методы исследований

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.), что отражает суровость и континентальность климата при коротком периоде роста [4]. Оценка флористического разнообразия проведена в сообществах трех высотных поясов (нижняя часть горно-тундрового, подгольцовый, верхняя часть горно-таежного). На профиле в 2002 г. повторно были обследованы выделы и вновь описаны высотные уровни. Диапазон высот в целом – 182–300 м над уровнем моря. Геоботанические описания выполнены на пробных площадях 20×20 м. Пробные площади размещали в числе от 3 до 9 в пределах фитоценотически однородных выделов (фитоценозов). Для каждой площади проведен глазомерный учет проективного покрытия (ПП, % – общего и по ярусам) и составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников, что позволило оценить современную структуру сообществ и режим увлажнения экотопов в их пределах. Сообщества ранжировали по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа [5; 6], что адекватно отражается в экологической структуре ценофлор в сочетании с бриоиндикацией условий среды. Относительную теплообеспеченность экотопа оценивали по географическому распространению растений: в ряду видов бореальной (Б) – гипоарктической (ГА) – арктической (А) фракций возрастает морозоустойчивость [7].

Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом состава жизненных форм приведена по сводке Н.А. Секретаревой [8]. Анализ жизненных форм (ЖФ) выполнен по схеме Т.Г. Полозовой [9]. Виды распределили по ЖФ: деревянистые (кустарники, кустарнички, полукустарнички) и травянистые поликарпические и монокарпические. Среди травянистых поликарпиков наиболее заметно участие 5 типов ЖФ: стержнекорневые, короткокорневищные, длиннокорневищные, рыхлодерновинные и плотнодерновинные. В группу прочих ЖФ внесены кистекокорневые, столонообразующие, наземноползучие, луковичные и монокарпические растения. Каждый тип ЖФ представляет собой сочетание видов с разной экологической и географической структурой, что проявляется при перестройке в связи с изменениями условий среды обитания. Чтобы для каждого типа ЖФ был выявлен полный набор экологических групп, часть их пришлось объединить и, наряду с эвритопами (ЭВ) и мезофитами (МЕ), рассматривать группы засухоустойчивых (ксеромезофиты + мезоксерофиты) и влаголюбивых (гигромезофиты + мезогигрофиты + гигрофиты) видов.

В работе анализировали как полный флористический состав сообществ (ценофлоры), так и набор жизненных форм сосудистых растений, причем большое внимание уделено количественным соотношениям между группами видов. Коэффициент сходства по видовому составу ценофлор рассчитан по Сьеренсену–Чекановскому (K_c , %). Результаты анализа основных характеристик фитоценозов и экотопов в их пределах на верхней границе леса Полярного Урала опубликованы ранее [10-12].

Результаты и их обсуждение

На территории профиля взят ряд фитоценозов, находящихся на разных стадиях естественного лесообразовательного процесса (табл. 1). Сообщества приурочены к 6 типам экотопов (табл. 2, 3, 4). В основе распределения растений по высотному градиенту лежит разный гидротермический режим экотопов [13].

Таблица 1

Объекты исследований (Полярный Урал)

Тип экотопа	Высота над уровнем моря, м	Название сообщества	Шифр		Число видов		K_c , %
			выдела	уровня	1200 м ²	В целом	
ПС	298–300	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником и одиночными деревьями	I-T		36	48	70
			T ₁		38		
ЗУ	253–265	Тундра ивово-ерниково-кустарничково-травяно-моховая заболоченная	T ₃		26	26	–
ПУ	235–238	Тундра ерниково-кустарничково-травяная с мхами, лишайниками	T ₈		46	61	69–77
	206–213	Тундра ерниково-травяно-кустарничковая с мхами, лишайниками, одиночными деревьями	T ₂₀		40		
	203–204	Тундра травяно-кустарничковая с ерником, мхами, лишайниками, одиночными деревьями	T ₂₁		41		
УВ	248–253	Лиственничное редколесье ерниково-травяно-кустарничково-моховое	Рл ₄		28	43	61–70
	240–248		Рл ₂₋₆		26		
	233–234		Рл ₁₂		33		
ВЛ	243–245	Лиственничный лес ерниково-травяно-кустарничково-моховой	Рл ₅		54	70	76–88
	219–223		Рл ₁₇		49		
			III-Рл		61		
	230–233	Лиственничный лес ерниково-травяно-кустарничково-моховой	Л ₁₅		47	57	77–89
	219–221		Л ₁₈		41		
217–219	Л ₁₉		47				
ПР	199–201	Лиственничный лес ерниково-кустарничково-травяной	Л ₂₂		44	56	83
	197–199	Лиственничное редколесье ерниково-кустарничково-травяное	Рл ₂₃		52		
ВЛ	182–185	Лиственничный лес ерниково-травяно-кустарничково-моховой	V- Л		52	52	–

Таблица 2

Распределение видов по жизненным формам, экологическим группам и широтным географическим фракциям в ценофлорах горных экотопов (Полярный Урал)

ЖФ*	Название растений	Экологическая группа **	Широтная фракция ***	Тип экотопа								
				ПС	ПУ	УВ	ВЛ		Лес – редколесье	ВЛ	ЗУ	
				Тундра	Тундра	Редколесье	Лес	Лес – редколесье	Лес	Тундра		
К	<i>Juniperus sibirica</i>	кМЕ	ГА		+		+	+	+			
	<i>Rosa acicularis</i>		Б				+	+		+		
	<i>Salix lanata</i>	МЕ	ГА		+	+	+	+	+		+	
	<i>Salix hastata</i>		Б		+							
	<i>Betula nana</i>	ЭВ	ГА	+	+	+	+	+	+	+	+	
	<i>Salix glauca</i>			+		+	+		+	+	+	
	<i>Salix pulchra</i>			+		+						
<i>Salix phylicifolia</i>	Б				+	+	+	+	+	+		
КС	<i>Arctous alpina</i>	кМЕ	ГА	+		+	+	+	+	+		
	<i>Dryas octopetala</i>	МЕ	А	+	+	+						
	<i>Salix arctica</i>			+			+				+	
	<i>Empetrum subholarcticum</i>			ГА	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Linnaea borealis</i>	меГИ	Б						+	+		
	<i>Andromeda polifolia</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	
	<i>Ledum decumbens</i>				+	+	+	+		+		
	<i>Vaccinium uliginosum</i>			ЭВ	ГА	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> subsp. <i>minus</i>	+	+			+	+	+	+	+		
Т-КС	<i>Thymus paucifolius</i>	меКС	А	+								
	<i>Harrimanella hypnoides</i>	МЕ			+							
	<i>Pyrola minor</i>		Б		+		+	+	+	+		
	<i>Rubus chamaemorus</i>	меГИ	ГА								+	
	<i>Comarum palustre</i>	ГИГ	Б								+	
Тст	<i>Silene paucifolia</i>	кМЕ	А	+								
	<i>Minuartia arctica</i>			+	+			+				
	<i>Pedicularis amoena</i>			меКС	+	+		+				
	<i>Dianthus repens</i>		ГА	+	+	+		+				
	<i>Saxifraga spinulosa</i>	кМЕ	Б	+	+	+	+	+				
	<i>Campanula rotundifolia</i>			+	+	+	+	+	+	+		
	<i>Eritrichium villosum</i>	МЕ	А		+		+					
	<i>Oxytropis sordida</i>			+	+	+	+					
	<i>Hedysarum arcticum</i>			+	+		+	+	+			

Продолжение табл. 2

ЖФ*	Название растений	Экологическая группа**	Широтная фракция***	Тип экотопа								
				ПС	ПУ	УВ	ВЛ		ПР	ВЛ	ЗУ	
				Тундра	Тундра	Редколесье	Лес	Лес – редколесье	Лес	Тундра		
Тдж	<i>Festuca richardsonii</i>		ГА	+	+		+	+	+		+	
Тдж	<i>Calamagrostis purpurea</i>	МЕ	Б							+		
	<i>Equisetum arvense</i>			+	+	+			+			
	<i>Galium boreale</i>									+		
	<i>Arctagrostis latifolia</i>	меГИ	А			+	+				+	
	<i>Pedicularis lapponica</i>			ГА	+	+	+	+	+	+		
	<i>Carex quasivaginata</i>				+	+	+	+	+	+	+	
	<i>Carex globularis</i>	ГИГ	Б				+				+	
	<i>Carex concolor</i>			А				+				
	<i>Carex rariflora</i>							+				
	<i>Eriophorum scheuchzeri</i>											
	<i>Carex aquatilis</i>			Б								
	<i>Calamagrostis neglecta</i>					+				+	+	
	<i>Valeriana capitata</i>	ЭВ	ГА			+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex melanocarpa</i>	+			+	+	+						
Трд	<i>Avenella flexuosa</i>	ксМЕ	Б		+		+	+	+	+		
	<i>Carex bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i>			МЕ	А	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	ГА				+		+	+	+	+	
	<i>Luzula frigida</i>								+	+	+	
	<i>Poa alpine</i>	гиМЕ	А		+		+	+	+			
	<i>Alopecurus alpestris</i>			ГА				+	+	+		
	<i>Juncus triglumis</i>				меГИ	А	+					
	<i>Carex redowskiana</i>	ГА	+	+			+	+	+		+	+
	<i>Luzula parviflora</i>		ЭВ						+	+	+	+
Тпд	<i>Hierochloë alpine</i>	ксМЕ	А	+		+						
	<i>Koeleria asiatica</i>			+								
	<i>Juncus trifidus</i>				+							

Окончание табл. 2

ЖФ*	Название растений	Экологическая группа**	Широтная фракция***	Тип экотопа							
				ПС	ПУ	УВ	ВЛ		ПР	ВЛ	ЗУ
				Тундра	Тундра	Редколесье		Лес	Лес – редколесье	Лес	Тундра
Тпд	<i>Carex glacialis</i>	меКС	Б	+							
	<i>Luzula confusa</i>			+							
	<i>Festuca ovina</i>	ксМЕ		+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Carex sabyensis</i>	гиМЕ			+	+	+	+	+	+	
	<i>Carex fuscidula</i>	меГИ		+							
	<i>Carex ledebouriana</i>	ЭВ		+	+	+	+				
Ткис	<i>Veratrum misae</i>	МЕ	Б		+		+	+	+	+	
	<i>Ranunculus borealis</i>				+			+			
	<i>Trollius apertus</i>	гиМЕ					+	+	+	+	
	<i>Parnassia palustris</i>	меГИ									+
Тнпл	<i>Lycopodium dubium</i>	МЕ	ГА		+		+	+		+	
	<i>Rumex acetosa</i>		Б		+	+	+	+			
	<i>Selaginella selaginoides</i>	меГИ	ГА		+	+	+	+	+	+	
	<i>Ranunculus lapponicus</i>	ГИГ					+			+	
Тстл	<i>Trientalis europaea</i>	МЕ	Б							+	
Тл	<i>Lloydia serotina</i>		А	+	+		+	+	+		
	<i>Allium schoenoprasum</i>		Б		+	+	+	+	+	+	+
Од-Дв	<i>Pedicularis labradorica</i>		ГА	+		+		+		+	
Всего видов				48	61	43	70	57	56	52	26

Примечания: *ЖФ – жизненные формы: К – кустарники; КС – кустарнички; Т-КС – полукустарнички.

Травы поликарпические: Тст – стержнекорневые; Тк – короткокорневищные;

Тдк – длиннокорневищные; Трд – рыхлодерновинные; Тпд – плотнoderновинные; Ткис – кистекорневые;

Тнпл – наземноползучие; Тстл – столонообразующие;

Тл – луковичные. Монокарпические – Од-Дв.

** ксМЕ – ксеромезофиты; меКС – мезоксерофиты; МЕ – мезофиты; гиМЕ – гигромезофиты; меГИ – мезогигрофиты; ГИГ – гигрофиты; ЭВ – эвритофы.

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

Таблица 3

Эколого-географическая структура ценофлор горных экотопов (Полярный Урал)

Тип экотопа	ПС	ПУ	УВ	ВЛ	ВЛ	ПР	ВЛ	ЗУ
Экологическая группа*	Тундра	Тундра	Редколесье		Лес	Лес-Редколесье	Лес	Тундра
	Число видов (в том числе арктической – А, гипоарктической – ГА, бореальной – Б фракций)							
кМЕ+меКС % от общего состава	15 (9А+3ГА+3Б)	11(4А+3ГА+4Б)	8 (А+4ГА+3Б)	11 (2А+4ГА+5Б)	10(А+4ГА+5Б)	6 (3ГА+3Б)	7(3ГА+4Б)	2(ГА+Б)
	31	18	19	16	18	11	14	8
МЕ % от общего состава	14(7А+4ГА+3Б)	28(10А+7ГА+11Б)	13(4А+4ГА+5Б)	23 (8А+9ГА+6Б)	23(5А+11ГА+7Б)	23 (5А+9ГА+9Б)	23(3А+9ГА+11Б)	9(3А+5ГА+Б)
	29	46	30	33	40	41	44	35
ги-МЕ+меГИ+ГИГ % от общего состава	9(4А+3ГА+2Б)	13 (6А+4ГА+3Б)	10 (3А+4ГА+3Б)	23 (9А+7ГА+7Б)	15(5А+6ГА+4Б)	15(6А+5ГА+4Б)	13(2А+5ГА+6Б)	11(2А+2ГА+7Б)
	19	21	23	33	26	27	25	42
ЭВ % от общего состава	10(4А+6ГА)	9 (4А+4ГА+Б)	12 (4А+7ГА+Б)	13 (5А+7ГА+Б)	9(3А+5ГА+Б)	12(4А+7ГА+Б)	9(2А+6ГА+Б)	4(ГА)
	21	15	28	18	16	21	17	15
	48	61	43	70	57	56	52	26
Всего видов: А+ГА+Б фракции / %	24А+16ГА+8Б	24А+18ГА+19Б	12А+19ГА+12Б	24А+27ГА+19Б	14А+26ГА+17Б	15А+24ГА+17Б	7А+23ГА+22Б	5А+12ГА+9Б
	50+33+17	39+30+31	28+ 44 +28	34+ 39 +27	25+ 46 +29	27+ 43 +30	14+ 44 +42	19+ 46 + 35

Таблица 4

Распределение жизненных форм по широтным географическим фракциям в ценофлорах горных экотопов (Полярный Урал)

ЖФ*	Тип экотопа							
	ПС	ПУ	УВ	ВЛ		ПР	ВЛ	ЗУ
	Тундра	Тундра	Редколесье		Лес	Лес – редколесье	Лес	Тундра
	Число видов (в том числе арктической – А, гипоарктической – ГА, бореальной – Б фракций)							
К+КС+Т-КС	12 (3А+8ГА+Б)	13 (2А+7ГА+4Б)	12 (А+9ГА+2Б)	14 (А+9ГА+4Б)	11 (7ГА+4Б)	13 (9ГА+4Б)	12 (7ГА+5Б)	9 (А+6ГА+2Б)
% от общего состава	25	21	28	20	19	23	23	35
Тст	13 (8А+2ГА+3Б)	13 (9А+ГА+3Б)	7 (3А+ГА+3Б)	12 (7А+2ГА+3Б)	11 (5А+3ГА+3Б)	8 (4А+2ГА+2Б)	5 (А+2ГА+2Б)	1 (ГА)
% от общего состава	27	21	16.2	17	19	14	10	4
Тк	4 (2А+2Б)	13 (7А+2ГА+4Б)	6 (3А+ГА+2Б)	14 (8А+3ГА+3Б)	11 (5А+3ГА+3Б)	13 (7А+3ГА+3Б)	11 (4А+3ГА+4Б)	3 (ГА+2Б)
% от общего состава	8	21	14	20	19	23	21	11
Тдк	6 (2А+3ГА+Б)	5 (А+3ГА+Б)	7 (2А+4ГА+Б)	11 (4А+5ГА+2Б)	6 (А+5ГА)	7 (А+5ГА+Б)	8 (А+3ГА+4Б)	8 (3А+2ГА+3Б)
% от общего состава	13	8	16.2	16	11	12.5	15	30
Трд	4 (2А+2ГА)	6 (2А+3ГА+Б)	3 (А+2ГА)	8 (2А+5ГА+Б)	8 (2А+5ГА+Б)	7 (2А+4ГА+Б)	6 (А+4ГА+Б)	2 (А+ГА)
% от общего состава	8	10	7	11.4	14	12,5	12	8

Окончание табл. 4

ЖФ*	Тип экотопа							
	ПС	ПУ	УВ	ВЛ		ПР	ВЛ	ЗУ

	Тундра	Тундра	Редколесье	Лес	Лес – редколесье	Лес	Тундра	
	Число видов (в том числе арктической – А, гипоарктической – ГА, бореальной – Б фракций)							
Тпд	7 (6А+Б)	4 (2А+2Б)	4 (2А+2Б)	3 (А+2Б)	2 (Б)	2 (Б)	2 (Б)	1 (Б)
% от общего состава	15	7	9.3	4.2	4	4	4	4
Прочие	2 (А+ГА)	7 (А+2ГА+4Б)	4 (2ГА+2Б)	8 (А+3ГА+4Б)	8 (А+3ГА+4Б)	6 (А+ГА+4Б)	8 (4ГА+4Б)	2 (Б)
% от общего состава	4	12	9.3	11.4	14	11	15	8
Всего видов:	48	61	43	70	57	56	52	26
А+ГА+Б фракции / %	24А+16ГА+8Б	24А+18ГА+19Б	12А+19ГА+12Б	24А+27ГА+9Б	14А+26ГА+7Б	15А+24ГА+7Б	7А+23ГА+22Б	5А+12ГА+9Б
	50+33+17	39+30+31	28+44+28	34+39+27	25+46+29	27+43+30	14+44+42	19+46+35
Всего трав:	36	48	31	56	46	43	40	17
А+ГА+Б фракции / %	21А+8ГА+7Б	22А+11ГА+5Б	11А+10ГА+10Б	23А+18ГА+5Б	14А+19ГА+3Б	15А+15ГА+3Б	7А+16ГА+17Б	4А+6ГА+7Б
	58+22+20	46+23+31	35.4+32.3+32.3	41+34+25	31+41+28	35+35+30	17,5+40+42,5	24+35+41
Видовое сходство ценофлор (K _c , %).	61	67	64	82	85	76		

Примечания: *ЖФ – жизненные формы (см. примечания к табл. 2).

В экотопах периодически сухих (ПС) растительность тундр с одиночными деревьями подвергается воздействию сильных ветров, мощность снежного покрова до 15–30 см, площадь каменистой поверхности до 10–30 %, выражен маломощный почвенный профиль. Кустарники редки, в травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 10–80 %) наблюдается доминирование какого-либо одного или двух-трех видов кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpine*, *Dryas octopetala*) с участием травянистых растений – *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Festuca ovina* (см. табл. 2). В напочвенном покрове преобладают лишайники. Всего выявлено 48 видов сосудистых растений. В данных условиях, по работам многих исследователей, ценофитические отношения между растениями отсутствуют [14]. В составе ценофлоры наиболее заметно участие мезофитов и засухоустойчивых видов – соответственно 29 % и 31 % (см. табл. 3). Среди ЖФ преобладают стержнекорневые и плотнодерновинные виды, в основном арктической фракции, а также деревянистые эвритопы гипоарктической фракции. В составе ценофлоры, как и в группе травянистых ЖФ, высока доля арктических видов – соответственно 50 % и 58 % (см. табл. 4), что характерно для подобного типа фитоценозов в горно-тундровом поясе Полярного Урала.

В экотопах с переменным увлажнением – ПУ (весной и осенью избыточное, а в летний период – недостаточное), где мощность снежного покрова варьирует от 2–2,5 до 4–4,5 м и встречаются каменистые россыпи с незначительным скоплением мелкозема, выявлен 61 вид сосудистых растений. Здесь кустарники произрастают пятнами. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 5–70 %) образован видами разнотравья, осоками, злаками и кустарничками (см. табл. 2). Пятнами встречаются мхи и лишайники. В составе ценофлоры доминирует группа мезофитов – (46 %), а среди ЖФ преобладают деревянистые, стержнекорневые и короткокорневищные растения (см. табл. 3 и 4). В составе ценофлоры арктические виды представлены с заметным участием гипоарктических и бореальных (соответственно 39 %, 30 %, 31 %), что указывает на влияние снежного покрова, тогда как в группе травянистых растений, более чувствительных к климатическим воздействиям в условиях горного рельефа, высока доля видов арктической фракции – 46 %.

Лиственничные редколесья и леса встречаются в экотопах умеренно влажных (УВ), влажных (ВЛ) и с проточным увлажнением (ПУ), где мощность снежного покрова 0,75–3 м и выражен суглинистый почвенный профиль.

В лиственничном редколесье ерниково-травяно-кустарничково-моховом (умеренно влажные экотопы) площадь каменистой поверхности до 10–20 %. Древостой редкий (79–91 штук/га). Кустар-

никовый ярус высотой 0,5–0,8 м и сомкнутостью 0,1–0,5. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 30–80 %) обильны кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*) с участием травянистых растений. Хорошо развит плотный моховой покров (ПП = 60–80 %). Всего обнаружено 43 вида сосудистых растений, среди которых преобладают мезофиты и эвритопы – соответственно 30% и 28 %, при этом первая группа включает все типы ЖФ, за исключением плотнодерновинных, а во второй группе велико участие деревянистых растений гипоарктической фракции. В общем составе ценофлоры преобладают гипоарктические виды (44 %), тогда как в группе травянистых ЖФ соотношение всех трех географических фракций выравнено (см. табл. 2, 3, 4).

В экотопах влажных, покрытых листовенным редколесьем ерничково-травяно-кустарничково-моховым, где напочвенный покров нарушен местами поверхностным стоком вод (ПП = 30–50 %), число видов сосудистых растений возрастает до 70. Густота древостоя варьирует от 67 до 200 штук/га. Кустарниковый ярус разреженный (сомкнутость 0,1–0,5; высота 0,5–0,7 м), причем ерник *Betula nana* иногда приурочен к вытянутым поперек склона буграм высотой до 0,3 м. Травяно-кустарничковый ярус неравномерный (ПП = 15–80 %), кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum* и злак *Festuca ovina* чаще встречаются на буграх, а в понижениях рельефа – осока *Carex sabyensis* и виды разнотравья (см. табл. 2). В составе ценофлоры существенны доли мезофитов и более влаголюбивых видов (по 33 %), а среди ЖФ – доли деревянистых, короткокорневищных, стержнекорневых и длиннокорневищных растений. В составе ценофлоры прослеживается некоторое превышение доли видов гипоарктической фракции (39 %), тогда как в группе травянистых растений – 41 % арктической фракции (см. табл. 3, 4).

В экотопах влажных, покрытых листовенным лесом ерничково-травяно-кустарничково-моховым, встречаются каменные окна (до 10 % площади), микрорельеф бугристый. Плотность древостоя – от 300 до 743 штук/га. Кустарниковый ярус (сомкнутость 0,2–0,4) варьирует по высоте, причем ерник чаще произрастает на буграх, а ивы в понижениях рельефа. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–80 %) мозаичный: кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* с заметным участием осоки *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* и злака *Festuca ovina* более обильны на буграх, а разнотравье – в понижениях рельефа (см. табл. 2). Моховой покров хорошо развит (ПП = 50–80 %). В составе ценофлоры (57 видов) преобладают мезофиты (40 %), а среди ЖФ – деревянистые, стержнекорневые и короткокорневищные растения (см. табл. 3, 4).

В экотопах с проточным увлажнением – листовенный лес и редколесье ерничково-кустарничково-травяные – древостой густой (соответственно 899 штук/га и 656 штук/га). Кустарниковый ярус хорошо выражен (сомкнутость 0,2–0,5, местами 0,7, высота 0,5–1,0 м). Хорошо развит травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–70 %) с преобладанием травянистых растений, причем местами, где мощность снежного покрова достигает 2,5 м, чаще встречается разнотравье, а где мощность снежного покрова меньше, представлены все группы – разнотравье, осоки, злаки и кустарнички (*Vaccinium uliginosum*). Мхи и лишайники произрастают пятнами. В составе ценофлоры (56 видов) преобладают мезофиты (41 %), а среди ЖФ – деревянистые и короткокорневищные растения (см. табл. 2, 3, 4).

В верхней части горно-таежного пояса – листовенный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой (**влажные экотопы**) – древостой средней густоты – 458 штук/га. В кустарниковом ярусе доминирует *Betula nana* (сомкнутость 0,1–0,7; высота 0,3–1 м). Травяно-кустарничковый ярус разреженный (ПП = 10–40 %). Моховой покров почти сомкнутый (ПП = 90 %). В составе ценофлоры (52 вида) преобладают мезофиты (44 %), а среди ЖФ – деревянистые, короткокорневищные и длиннокорневищные растения.

Как видно, растительность нижних ярусов древесных сообществ (**экотопы влажные и с проточным увлажнением**) характеризуется близким видовым богатством (соответственно 57–56–52 видов), стабильной долей мезофитов (40% – 41% – 44% от состава ценофлор) и высоким видовым сходством, включая редколесье с нарушенным напочвенным покровом ($K_C = 82\% - 85\% - 76\%$). Очевидно, природные факторы среды (микрорельеф, миграция диаспор вниз по склону, экотонный эффект), а также ценогические взаимоотношения между отдельными компонентами фитоценозов [15–17] оказывают влияние на состав и количественные соотношения разных типов ЖФ. При этом четкие различия наблюдаются в географическом спектре ценофлор: в подгольцовом поясе преобладают виды гипоарктической фракции (соответственно 39 %, 46 %, 43 %), а в горно-таежном поясе – гипоарктической и бореальной фракций (44 % и 42 %).

Наименьшее число видов (26) отмечено в тундре ивово-ерниково-кустарничково-травяно-моховой с **застойным увлажнением (ЗУ)**. Здесь встречаются покрытые мхами (ПП = 70 %) как мелкие, так и крупные выровненные бугры высотой до 0,3 м, снежный покров варьирует от 0,25 до 3 м. Растительность мозаична. В составе ценофлоры преобладают влаголюбивые растения и мезофиты (соответственно 42 % и 35 %), существенна доля деревянистых растений и длиннокорневищных трав (соответственно 35 % и 30 %). В географическом спектре ценофлоры, как и в группе травянистых растений, значительна доля гипоарктических и бореальных видов (см. табл. 2, 3, 4).

Целесообразно отметить также, что флористическое богатство обследованной территории (106 видов из 34 семейств) характеризуется слабым превышением видов арктической фракции – (арктическая – 39 %, гипоарктическая – 31 %, бореальная – 30 %), что позволяет отнести флору к горному умеренно гипоарктическому типу [18]. Сообщества сходны по набору жизненных форм, причем полным набором экологических групп характеризуются ЖФ деревянистых, стержнекорневых, короткокорневищных, длиннокорневищных и рыхлодерновинных растений, тогда как в составе плотнодерновинных отсутствуют мезофиты, а в группе прочих ЖФ – засухоустойчивые виды и эвритопы.

Деревянистые растения представлены 22 видами из 9 семейств, преобладают мезофиты (8 видов) и эвритопы (7 видов), а в географическом спектре доминируют более теплолюбивые виды – (4А+11ГА+7Б). На профиле доля видов в составе ценофлор относительно стабильна – 19–25 %, за исключением экотопа с застойным увлажнением – 35 % (см. табл. 4).

Более многочисленна и динамична группа **травянистых растений** – 84 вида или 79 % от флористического богатства обследованной территории профиля. **Стежнекорневые** представлены 17 видами разнотравья из 10 семейств, среди которых преобладают мезофиты (7) и засухоустойчивые (6) виды, при этом в географическом спектре данной ЖФ наблюдается превышение арктической фракции – (10А+4ГА+3Б). По высотному градиенту доля видов в составе ценофлор, в основном арктической фракции, постепенно возрастает от 10 % до 27 %, и только в тундре с застойным увлажнением равна 4 %.

Короткокорневищные включают 19 видов разнотравья из 8 семейств, преобладают мезофиты (8) и более влаголюбивые (7) виды. В географическом спектре данной ЖФ морозоустойчивые и более теплолюбивые виды представлены в сходной пропорции – (10А+3ГА+6Б). Доля видов в составе ценофлор относительно стабильна (19–23 %) в лиственничных редколесьях и лесах влажных экотопов, а также в тундре с переменным увлажнением, тогда как в экотопах периодически сухих, умеренно влажных и с застойным увлажнением уменьшается до 8–14 %.

Длиннокорневищные представлены 17 видами (осоковые, злаки, разнотравье) из 6 семейств. Преобладают влаголюбивые виды (9) и мезофиты (5), а в географическом спектре ЖФ – более теплолюбивые растения – (5А+6ГА+6Б). На профиле доля видов в составе ценофлор варьирует от 11 % до 16 % и только в экотопах с переменным увлажнением равна 8 %, а с застойным увлажнением – 30 %.

Рыхлодерновинные включают 10 видов (злаки, осоковые, ситниковые) из 3 семейств. Преобладают мезофиты (3) и более влаголюбивые виды (4), а в географическом спектре ЖФ – гипоарктические виды (3А+6ГА+Б). По высотному градиенту доля видов постепенно уменьшается от 10–14 % до 7–8 % в экотопах периодически сухих, умеренно влажных и с застойным увлажнением.

Плотнодерновинные представлены 9 видами (злаки, осоковые, ситниковые) из 3 семейств, из которых 6 видов относятся к группе засухоустойчивых. В географическом спектре ЖФ преобладает арктическая фракция – (7А+2Б). По высотному градиенту доля видов постепенно возрастает от 4 % до 15 % (см. табл. 4).

В группе прочих ЖФ (12 видов из 11 семейств) выявлены только мезофиты (8) и более влаголюбивые (4) растения, причем преимущественно теплолюбивые – (А+5ГА+6Б). Естественно, доля постепенно снижается по высотному градиенту – от 15 до 4 %.

Заключение

На примере ряда сообществ и экотопов в их пределах на высотном профиле I в окрестностях горы Черной на Полярном Урале выявлены следующие особенности горной растительности. В основе распределения жизненных форм сосудистых растений по высотному градиенту лежит разный гидротермический режим экотопов. Для фитоиндикации экотопических условий необходим полный флористический состав сообществ. Пространственная гетерогенность флористического разнообразия в значительной степени обусловлена группой травянистых жизненных форм. Деревянистые растения (в основном кустарники и кустарнички) не многочисленны, но встречаются повсеместно и их роль

существенна в структуре покрова. На обследованной территории (исключая экотоп с застойным увлажнением) видовое богатство сообществ уменьшается по высотному градиенту в основном за счет выпадения ряда гипоарктических и бореальных видов, при этом сохраняется набор жизненных форм, но изменяются состав и соотношение разных типов жизненных форм. Так, увеличение доли видов стержнекорневых и плотнодерновинных жизненных форм, среди которых преобладают засухоустойчивые растения арктической фракции, сопровождается уменьшением доли более влаголюбивых и теплолюбивых видов рыхлодерновинных и группы прочих жизненных форм. Доли видов короткокорневищных и длиннокорневищных жизненных форм уменьшаются только в некоторых типах экотопов. Очевидно, на профиле четко выражен переход от плавной изменчивости состава и соотношения жизненных форм сосудистых растений (лиственничные леса и редколесья влажных экотопов и с проточным увлажнением) к заметно повышенной изменчивости (сообщества экотопов умеренно влажных, с переменным увлажнением и периодически сухих) в результате воздействия естественных факторов среды, что, соответственно, отражается в снижении показателей видового сходства сообществ (соответственно $K_C = 76-85\%$ и $K_C = 61-67\%$).

Полученные материалы, в том числе список видов сосудистых растений, могут служить информационной основой в системе экологического мониторинга на полярно-уральском полигоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83-90.
2. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11-22.
3. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 219 с.
4. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
5. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
6. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132, № 3. С. 227-238.
7. Григорьев А.А. Типы географической среды. М.: Мысль, 1970. 468 с.
8. Секретарёва Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 131 с.
9. Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры: сборник статей. Л.: Наука, 1978. С. 114-143.
10. Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Андряшкина Н.И. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район горы Чёрной) // Экология растений и животных севера: Научный вестник Ямало-Ненецкого АО. Салехард. 2006. Вып. 6 (1) (43). С. 43-58.
11. Андряшкина Н.И. Изменение основных характеристик фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2014. № 3 (27). С. 53-67.
12. Андряшкина Н.И. Распределение сосудистых растений по высотному градиенту на верхней границе леса на Полярном Урале // Вестн. Института Биологии КОМИ НЦ УрО РАН. 2019. №.1. С. 2-8.
13. Андряшкина Н.И., Веселкин Д.В. Оценка факторов флористического богатства сообществ на верхней границе леса на Полярном Урале [Электронный ресурс] // Вестн. Оренбург. гос. пед. ун-та. Электронный научный журнал (Online). ISSN 2303-9922. 2019. № 2 (30). С. 1-10. URL: <http://www.vestospu.ru>
14. Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол., 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3-22.
15. Пешкова Н.В., Андряшкина Н.И. Анализ межвидовых сопряженностей в лиственничных лесах и редколесьях Полярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 2. С. 275-284.
16. Пешкова Н.В., Андряшкина Н.И. К оценке индикаторной роли травяно-кустарничкового яруса в горных фитоценозах Полярного Урала (на примере окрестностей горы Черной) // Сибирский эколог. журн. 2009. № 5. С. 665-672.
17. Пешкова Н.В., Андряшкина Н.И. Структурно-функциональная организация нижних ярусов древесных сообществ в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале // Экология. 2009. № 1. С. 49-52.
18. Секретарева Н.А. О географической структуре высокогорных флор Полярного Урала (на примере флоры среднего течения реки Б. Пайпудына) // Бот. журн. 2011. Т 96, № 9. С. 1185-1196.

Поступила в редакцию 05.03.2020

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

N.I. Andreyashkina

**VARIABILITY OF THE COMPOSITION AND RATIO OF VASCULAR PLANT LIFE FORMS
IN ECOTONE COMMUNITIES OF THE UPPER BORDER OF WOODY VEGETATION
IN THE POLAR URALS**

DOI: 10.35634/2412-9518-2020-30-1-5-17

For phytoindication of ecotopic conditions according to the degree of moisture and heat supply, full floristic composition was used in a number of communities and ecotopes within them. Different hydrothermal regimes of ecotopes underlie the distribution of life forms of vascular plants. The spatial heterogeneity of floristic diversity is largely due to a set of species of grassy life forms. Woody life forms are not numerous, but play a significant role in the structure of the vegetation cover. The species richness of communities naturally decreases during the transition from larch forests and woodlands to mountain tundras with single trees. At the same time, communities are largely similar in species composition, and the set of life forms is preserved, but the composition and ratio of different types of life forms change. The transition from smooth variability in the composition and ratio of life forms to markedly increased variability as a result of natural environmental factors is clearly visible, which is correspondingly reflected in a decrease in indicators of species similarity of communities.

Keywords: phytocenosis–community, ecotope, coenoflora, life form, ecological group, latitudinal geographical fraction, floristic (species) diversity.

REFERENCES

1. Shiyatov S.G., Terent'ev M.M., Fomin V.V. [Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals], in *Ekologiya [Russian Journal of Ecology]*, 2005, no. 2, pp. 83-90 (in Russ.).
2. Shiyatov S.G., Mazepa V.S. [Climatogenic dynamics of forest-tundra vegetation in the Polar Urals], in *Lesovedenie*, 2007, no. 6, pp. 11-22 (in Russ.).
3. Shiyatov S.G. *Dinamika drevesnoj i kustarnikovej rastitel'nosti v gorah Polyarnogo Urala pod vliyaniem sovremennyh izmenenij klimata* [Dynamics of wood and shrub vegetation in the mountains of the Polar Ural under the influence of modern climate changes], Ekaterinburg: UrO RAN, 2009, 219 p. (in Russ.).
4. Gorchakovskij P.L., Shiyatov S.G. *Fitoindikaciya uslovij sredi i prirodnyh processov v vysokogor'yah* [Phytoindication of environmental conditions and natural processes in the Alpine Terrain], Moscow: Nauka Publ., 1985, 208 p. (in Russ.).
5. Ramenskij L.G. *Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova* [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover], Leningrad: Nauka Publ., 1971, 334 p. (in Russ.).
6. Mirkin B.M., Naumova L.G. [The problem of species richness of plant communities (modern state)], in *Uspekhi sovremennoj biologii*, 2012, vol. 132, no 3, pp. 227-238 (in Russ.).
7. Grigor'ev A.A. *Tipy geograficheskoy sredi* [Types of the geographical environment], Moscow: Mysl' Publ., 1970, 468 p. (in Russ.).
8. Sekretaryova N.A. *Sosudistye rasteniya Rossijskoj Arktiki i sopredel'nyh territorij* [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories], Moscow: Tovarishestvo nauchn. izd. KMK, 2004, 131 p. (in Russ.).
9. Polozova T.G. [Life forms of vascular plants of the Taimyr], in *Sborn. statey "Struktura i funktsii biogeotsenozov Taymyrskoy tundry"*, Leningrad: Nauka Publ., 1978, pp. 114-143 (in Russ.).
10. Shiyatov S.G., Mazepa V.S., Andreyashkina N.I. [Composition and structure of tundra and forest-tundra communities on the eastern slope of the Polar Urals (Mount Chernaya)], in *Nauch. Vestn. Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga "Ekologiya rastenij i zhivotnyh severa"*, Salekhard, 2006, no. 6 (1) (43), pp. 43-58 (in Russ.).
11. Andreyashkina N.I. [Changes in principle characteristics of phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals], in *Vestn. Tomskogo Gos. Univ. Biologiya [Tomsk State Univ. Journal. of Biol.]*, 2014, no. 3 (27), pp. 53-67 (in Russ.).
12. Andreyashkina N.I. [Distribution of vascular plants along the altitudinal gradient on the forest line in the Polar Urals], in *Vestn. Instituta biologii KOMI NC UrO RAN*, 2019, no.1, pp. 2-8 (in Russ.).

13. Andreyashkina N.I., Veselkin D.V. [Evaluation of floristic richness of phytocenoses in the upper forest boundary of the Polar Urals], in *Vestn. Orenburg. Gos. Ped. Univ., Elektr. zhurn.*, 2019, no. 2 (30), pp. 1-10 <http://www.vestospu.ru> (in Russ.).
14. Yurcev B.A. [Flora as a natural system], in *Byul. Mosk. obshchestva ispytatelej prirody. Otd. Biol.*, 1982, vol. 87, no. 4, pp. 3-22 (in Russ.).
15. Peshkova N.V., Andreyashkina N.I. [Analysis of interspecific associations in larch forests and open woodlands in the Polar Urals], in *Botanicheskiy zhurnal*, 2007, vol. 92, no. 2, pp. 275-284 (in Russ.).
16. Peshkova N.V., Andreyashkina N.I. [On the assessment of the indicative role of herb-dwarf shrub layer in mountain phytocenoses of the Polar Urals (with special reference to the environs of the Chernaya Mountain)], in *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Contemporary Problems of Ecology]*, 2009, no. 5, pp. 665-672 (in Russ.).
17. Peshkova N.V., Andreyashkina N.I. [Structural-functional organization of lower vegetation layers in tree communities of the upper timberline ecotone in the Polar Urals], in *Ekologiya [Russian Journal of Ecology]*, 2009, no. 1, pp. 49-52 (in Russ.).
18. Sekretareva N.A. [On the geographical structure of the high-mountain floras of the Polar Urals (exemplified by the flora of the Paipudyna river Middle Reaches)], in *Botanicheskiy zhurnal*, 2011, vol. 96, no. 9, pp. 1185-1196 (in Russ.).

Received 05.03.2020

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