

## БОТАНИКА

УДК 581.93+581.524

doi: 10.17223/19988591/27/4

Н.И. Андреяшкина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

### **Изменение основных характеристик фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале**

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках INTAS, грант № 01 – 0052.

Обследованы фитоценозы разных стадий лесообразовательного процесса на высотном профиле (182–300 м над уровнем моря) в районе горы Черной (66°47'–66°49' с.ш., 65°30'–65°35' в.д.) на Полярном Урале. Установлено, что сообщества в значительной степени сходны по флористическому составу. По высотному градиенту – от лиственничных лесов и редколесий к тундрам с одиночными деревьями – возрастает доля видов арктической фракции, меняется структура и соотношение надземной и подземной фитомассы, снижаются запас фитомассы, годичный прирост надземных частей растений и скорость разложения растительного материала. Продукционные и деструкционные процессы в лиственничных сообществах весьма интенсивны на Полярном Урале по сравнению с некоторыми другими регионами Субарктики.

**Ключевые слова:** высотный градиент; флористическое сходство; запас и структура фитомассы; годичный прирост; скорость разложения.

### **Введение**

На Полярном Урале в течение последних 90 лет в связи с потеплением и возрастанием влажности климата в пределах экотона верхней границы леса выявлено значительное увеличение площади редколесий и лесов за счет облесения тундр и повышения густоты ранее произраставших древостоев [1]. Известно также, что климатические условия в большей степени влияют на динамику древесного яруса [2]. Однако для более полной реакции сообществ на изменения климата необходим анализ состава и структуры не только древесного, но и нижних ярусов. Кроме того, характеристика современного состояния сообществ важна в плане изучения биоразнообразия растительного мира и сравнения с растительностью других районов Крайнего Севера.

Цель данной работы – оценка современного состояния фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. (флористическое разнообразие, структу-

ра, некоторые аспекты продукционного и деструкционного процессов) на высотном профиле I, заложенном С.Г. Шиятовым в 1960-х гг. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале. В период 2002–2005 гг. профиль был использован в рамках международного проекта ИНТАС в качестве базового для изучения реакции различных компонентов лесотундровых экосистем на изменения климата. Данный профиль имеет большое значение в системе экологического мониторинга на полярно-уральском полигоне [3].

### Материалы и методики исследования

Профиль (длина 860 м, ширина 80 м в верхней части и 40 м в нижней) был заложен на восточном склоне сопки 312,8 м, вершина которой находится в 4 км от горы Черной ( $66^{\circ}47' - 66^{\circ}49'$  с.ш.,  $65^{\circ}30' - 65^{\circ}35'$  в.д.) на Полярном Урале. Для оценки состава, структуры и пространственного распределения фитоценозов профиль был разбит на квадраты (пробные площади) размером  $20 \times 20$  м. Квадраты со сходным растительным покровом объединены в выделы (всего 25). В связи с проведением работ по международному проекту ИНТАС были взяты дополнительные пробные площади – выше выдела 1 (уровень 1 – тундра), рядом с выделом 17 (уровень 3 – редколесье) и в самой нижней части профиля (уровень 5 – лес) – для оценки запаса и структуры фитомассы, годичного прироста, а также скорости разложения растительного материала. Как на выделах, так и на уровнях геоботанические описания выполнены автором на пробных площадях  $20 \times 20$  м в 3-кратной повторности. В сообществах с разновозрастным древесным ярусом взято по 9 пробных площадей (по 3 выдела). Для каждой пробной площади составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Проведен глазомерный учет проективного покрытия (ПП) общего и по ярусам (кустарниковый, травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый или моховой).

На профиле представлены фитоценозы, находящиеся на разных стадиях лесообразовательного процесса. К лесу отнесены сообщества, в которых среднее расстояние между деревьями составляет менее 7–10 м, к редколесьям – от 7–10 до 20–30 м, к рединам – от 20–30 до 50–60 м, а в тундрах с одиночными деревьями – свыше 50–60 м [1]. Современные древостои состоят из перестойного (310–370 лет), средневозрастного (150–220 лет) и молодого (до 80–90 лет) поколений. Сообщества той или иной стадии ранжированы по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа, степень которой адекватно отражается в экологической структуре ценофлор в сочетании с бриоиндикацией условий среды.

На профиле (уровни 1, 3, 5) для выявления закономерностей накопления и распределения запаса фитомассы лиственницы сибирской по фракциям были проанализированы 33 модельных дерева [4]. На каждом уровне для

оценки запаса и структуры надземной фитомассы кустарников было взято по 12–16 площадок размером 1×1 м, а для всех остальных видов растений – по 16 площадок размером 25×25 см. На последних площадках были вырезаны почвенные монолиты для учета запаса и структуры подземной фитомассы сообществ, а также массы подстилки. Разделение фитомассы на надземную и подземную проводили по границе живых и отмерших частей мохово-лишайниковой / лишайниково-моховой дернины, при отсутствии мхов и лишайников – на уровне поверхности почвы. В надземной части фитомассы определен неполный годичный прирост: у лиственницы – масса хвои, у растений нижних ярусов – масса листьев и стеблей текущего года. Прирост мохообразных и лишайников рассчитан по [5].

Для оценки скорости разложения растительного материала использован метод сетчатых мешочков (размер 10×10 см) с ячейей 1 мм. В качестве образцов растений взяты бурые листья (хвоя), корни и корневища толщиной до 2 мм (навеска около 1 г в воздушно-сухом состоянии). Капроновые мешочки с листьями (хвоей) были заложены на границе между бурыми частями мхов и органогенными горизонтами почвы, где сконцентрирована основная масса органических остатков (листья, мелкие веточки), а с корнями – в органогенные горизонты почвы. Скорость разложения определяли по изменению массы абсолютно сухого образца (10-кратная повторность в каждом сообществе) за год. Опыт сопровождался регистрацией температуры почвы. Погодные условия в отдельные годы сильно варьировали: вегетационный период 2002 г. был умеренно теплым и влажным, а период 2003–2005 гг. – теплым и засушливым. Для оценки влияния факторов (высота над уровнем моря, погодные условия вегетационных сезонов, фракционный состав растительного опада) на деструкционные процессы выполнен дисперсионный анализ в программе StatSoft STATISTICA 5.5. (Stat. Soft. Inc.: 2001).

Для оценки биологической активности почвы (выделы 5, 15, 17, 19, 22) взята стандартная целлюлоза (Photo soft extra, Borregaard A/S Sarpsborg, Norway), которая широко использовалась в 60-е гг. прошлого столетия в рамках Международной Биологической Программы [6]. Скорость разложения целлюлозы (картон 5×5 см, толщина 1 мм) оценивали по изменению массы абсолютно сухого образца (17-кратная повторность на каждом выделе) за 3 года.

Геоботанические описания сообществ, а также частные аспекты исследований опубликованы ранее [7–10]. Названия видов сосудистых растений даны по [11]. Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом жизненных форм устанавливали по [12], видов мхов к экологическим группам – по [13]. Флористическое сходство оценивали по значениям коэффициента Сьеренсена ( $K_c$ , %).

### Результаты исследования и обсуждение

Известно, что состав и структура растительных сообществ, а также показатели продукционного и деструкционного процессов – индикаторы общего

комплекса условий среды обитания. Смена стадий лесообразовательного процесса в горах связана как с изменениями условий экотопа, включая заснеженность, особенности почво-грунтов (каменистость, степень увлажнения, состав горных пород), так и с высотными уровнями. На данном профиле сообщества разных стадий сукцессии приурочены к 5 типам экотопов. В периодически сухих экотопах мощность снежного покрова 15–30 см в тундровых сообществах и не менее 50 см в редине, отмечается незначительное скопление мелкозема или выражен сильно каменистый и маломощный почвенный профиль. В экотопах с переменным увлажнением мощность снежного покрова варьирует от 2–2,5 до 4–5 м, почвенный покров сильно каменистый. В экотопах, покрытых листовенничными редколесьями и лесами, мощность снежного покрова достигает 0,75–3 м и хорошо выражен суглинистый почвенный профиль.

Хотя результаты анализа флористического разнообразия и структуры растительных сообществ Полярного Урала опубликованы ранее [8], целесообразно обратить внимание на следующие данные. В 5 типах экотопов выявлено 96 видов сосудистых растений, относящихся к 33 семействам. По числу видов преобладают семейства Poaceae (13), Cyperaceae (11), Asteraceae (8), Caryophyllaceae (7), Scrophulariaceae (6), Ericaceae, Salicaceae и Ranunculaceae (по 5), Junscaceae (4). Высока доля видов травянистых растений (83% от общего числа). Самая низкая видовая насыщенность – 26–33 вида на выдел – наблюдается в редколесьях, приуроченных к умеренно влажным экотопам, где ПП мхов достигает 70–80% (табл. 1). Редколесья и леса – влажные экотопы – показывают существенные различия по числу видов: соответственно 49–61 на выдел или 70 на 3 выдела и 41–47 на выдел или 57 на 3 выдела. Большее число видов на единицу площади в редколесьях может быть следствием нарушенности преимущественно мохового покрова (ПП не превышает 30–50%) в связи со стоком вод с вышележащих участков, что позволило внедриться новым видам.

Достаточно четкие различия ( $K_c = 41\%$ ) в видовом составе сосудистых растений выражены между сообществами самой верхней и нижней частей профиля – между тундровым на 1-м уровне и лесным на 5-м уровне. При сравнении состава сообществ, приуроченных к экотопам периодически сухим и с переменным увлажнением, значения  $K_c$  находятся в пределах 51–66%, что свидетельствует о существенном сходстве ценофлор на каменистых мало- и многоснежных участках. Значения  $K_c$  между разными участками редколесий варьируют в диапазоне от 47 (выделы 4 и 23) до 88% (выдел 5 и 3-й уровень), лесных сообществ – от 63 (выдел 22 и 5-й уровень) до 89% (выделы 15 и 19). Как видно, наибольшее флористическое сходство выражено между сообществами одного и того же типа экотопа (см. табл. 1). Более того, редколесья и леса смежных выделов очень близки ( $K_c = 89$  и 83% соответственно) по видовому составу растений нижних ярусов, и этому, безусловно, способствует поверхностный сток вод. Высокое сходство ценофлор обусловлено в основном числом общих, большей частью мало-обильных, видов травянистых растений.

Таблица 1 / Table 1  
**Объекты исследований: положение на высотном профиле, распределение видового состава сосудистых растений по широтным географическим фракциям и некоторые характеристики древостоев (Полярный Урал) / Research objects: position on altitudinal profile, distribution of vascular plant species according to latitudinal geographical fractions and some characteristics of stands (the Polar Urals)**

Тип экотопа / Ecotope type	Высота над уровнем моря, м / Altitude, m	Название сообщества / Community	Шифр / Code		Число видов на площадь / Number of species per square	Географическая фракция, % * / Geographical fraction, percentage *			Число деревьев / га / Number of trees per ha	Фитомасса древостоя, ц/га ** / Stand phytomass, dt/ha **
			выде- ла / divi- sion	уро- вня / level	20×20 м Σ	A	Г A	Б		
Периоди- чески сухие / Periodi- cally dry	298–300	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником и одиночными деревьями / Dwarf shrub-moss-lichen tundra with shrubs and single trees	1	1	36	50	31	19	нет данных / no data	0,8
	253–265	Лиственничная редина кустарничково- мохово-лишайниковая с ерником / Dwarf shrub-moss-lichen larch open stand with shrubs	1		38	40	42	18	17	1,6
С пере- менным увлажне- нием / With alternating humidi- fication	235–238	Тундра ерничково-кустарничково-травяная с мхами, лишайниками и одиночными деревьями / Shrub-dwarf shrub-herb tundra with mosses, lichens and single trees	8		46	37	37	26	0	0
	206–213	Тундра ерничково-травяно-кустарничковая с мхами, лишайниками и одиночными деревьями / Shrub-herb-dwarf shrub tundra with mosses, lichens and single trees	20		40	38	35	27	14	16,3
	240–248	Лиственничные редколесья ерничково- травяно-кустарничково-моховые / Shrub- herb-dwarf shrub-moss larch open woodlands	26		28	28	46	26	90	43,4
	248–253		4		26				91	44,3
Умеренно влажные / Moderately humid	233–234		12		33				79	12,2
	243–245		5		54	33	40	27	200	123,5
Влажные / Humid	219–223		17		49				нет данных / no data	75,8
			3		61	70			нет данных / no data	148,0

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

Тип экотопа / Ecotope type	Высота над уровнем моря, м / Altitude, m	Название сообщества / Community	Шифр / Code		Число видов на площадь / Number of species per square	Географическая фракция, % * / Geographical fraction, percentage *			Число деревьев / га / Number of trees per ha	Фитомасса древостоя, ц/га ** / Stand phytomass, dt/ha **
			выде- ла / divi- sion	уро- вня / level		А	ГА	Б		
С прото- чным увлаж- нением / With direct- through hu- midification	230–233	Листоветочные леса ерничково-травяно- кустарничково-моховые / Shrub-herb- dwarf shrub-moss larch forests	15		Σ				300	102,6
	219–221		18		57	25	47	28	700	190,2
	217–219		19		47				743	257,8
	199–201	Листоветочный лес ерничково-кустарничково- травяной / Shrub-dwarf shrub-herb larch forest	22		44				899	254,1
Влажные / Humid	197–199	Листоветочное редколесье ерничково- кустарничково-травяное / Shrub-dwarf shrubs-herb larch open woodland	23		52	27	43	30	656	210,0
	182–185	Листоветочный лес ерничково-травяно- кустарничково-моховой / Shrub-herb- dwarf shrub-moss larch forest		5	52	14	44	42	458	431,0

\*Фракция: А – арктическая, ГА – гипоарктическая, Б – бореальная. \*\* Масса надземных частей и корней диаметром > 10 мм /  
Note. \*Fraction: A – arctic, GA – hipoarctic, B – boreal. \*\* Weight of aboveground portions and roots with the diameter > 10 mm

Четкие изменения наблюдаются в географической структуре ценофлор (см. табл. 1). Так, доля морозоустойчивых видов арктической фракции (50%) максимальна в горно-тундровом поясе (1-й уровень), а более теплолюбивых видов гипоарктической и бореальной фракций (86%) – во флоре лесного сообщества (5-й уровень) самой верхней части горно-таежного пояса. В ценофлорах промежуточных участков профиля – редколесий и лесов подгольцового пояса – стабильна доля видов гипоарктической фракции (40–47%). Распределение сосудистых растений по экобиоморфам показало наличие сходного набора основных групп видов. В ходе сукцессии наиболее динамична группа многолетних поликарпических трав: доля стержнекорневых видов постепенно снижается от 31 (тундра, 1-й уровень) до 10% (лиственничный лес, 5-й уровень), а доля короткокорневищных видов соответственно возрастает от 19 до 37%.

Изменение флористического и экобиоморфного состава сообществ в ходе естественного лесообразовательного процесса, как и переход стланиковых форм лиственницы сибирской в многоствольную, а также преобладание одноствольной формы роста у деревьев молодого поколения [3] свидетельствуют об улучшении микроклиматических и почвенно-грунтовых условий. При этом прослеживается возрастание густоты и соответственно фитомассы древостоя (см. табл. 1), причем за последние 40 лет на большинстве выделов запас увеличился в 2–5 раз [4]. Такое существенное увеличение возможно только при благоприятных гидротермических условиях и успешном функционировании микроорганизмов в деструкционном процессе. Это можно подтвердить экспериментальными данными по оценке биологической активности почв. Так, в устойчиво влажных экотопах (выделы 5, 15, 19, 22) потеря массы образцов стандартной целлюлозы составила 82,6–90,8% за 3 полных года и в среднем 67,7% – на участке редколесья (выдел 17), где местами влажность почвы была нестабильной в течение вегетационного периода. Наименьший средний показатель (55,9%) обнаружен в речине (ложбина стока), где почва была влажной лишь в весенний период.

По высотному градиенту (уровни 5, 3, 1) четко выражены изменения как в растительном, так и в почвенном покрове. Для лиственничного леса характерна горная торфянисто-перегнойная глееватая суглинистая почва (отмершие части мхов и лишайников – 3–4 см, органогенные горизонты – 5–7 см). В лиственничном редколесье почва основной поверхности горно-тундровая торфянисто-глеевая суглинистая (отмершие части мхов и лишайников – 2–3 см, органогенные горизонты – 3–4 см). В тундре с одиночными деревьями лиственницы сибирской сформированы горно-тундровые подбуры суглинистые (отмершие части мхов и лишайников – 2–4 см, органогенные горизонты – 1–5 см). Значительно уменьшается общий запас фитомассы сообществ, включая древостой и нижние ярусы (табл. 2). Надземная фитомасса формируется в основном сосудистыми растениями. Наиболее значимы изменения в запасе фитомассы древостоя и кустарников (*Betula nana* L.).



Относительно стабилен на всех трех высотных уровнях запас фитомассы травяно-кустарничкового яруса (соответственно 14,3–13,5–15,6 ц/га). Большая часть подземной фитомассы также принадлежит сосудистым растениям. В лесном сообществе на долю крупных (диаметр больше 10 мм) корней деревьев приходится 60%, в редколесье – 38% от запаса. Доля тонких (диаметр меньше 2 мм) корней и корневищ, как известно, выполняющих основную роль в обменных процессах в системе «фитоценоз–почва», возрастает от лесного сообщества к редколесью и тундре (соответственно 12; 21; 36%), абсолютные же показатели их запаса в лиственничных сообществах в 2–2,5 раза выше, чем в тундре.

Таблица 2 / Table 2

**Изменение запаса и структуры фитомассы по высотному градиенту  
на Полярном Урале (ц/га а.с.в.) /  
Changing the phytomass structure and stock along the altitudinal  
gradient in the Polar Urals (dt/ha of absolutely dry matter)**

Компоненты / Components	Лес / Forest	Редколесье / Open forest	Тундра / Tundra
	5-й уровень / 5 <sup>th</sup> level	3-й уровень / 3 <sup>rd</sup> level	1-й уровень / 1 <sup>st</sup> level
Запас надземной фитомассы: / Aboveground phytomass stock:	336,2	133,2	36,3
деревья / trees	279,0	97,0	0,5
кустарники / shrubs ( <i>Betula nana</i> )	31,9 (25,6)	17,2 (14,1)	2,0 (2,0)
кустарнички / dwarf-shrubs ( <i>Vaccinium uliginosum</i> )	11,4 (9,0)	9,1 (4,9)	14,8 (8,1)
травы / herbs	2,9	4,4	0,8
мхи / mosses	11,0	4,9	6,0
лишайники / lichens	+	0,6	12,2
Запас подземной фитомассы / Underground phytomass stock:	298,1	150,4	57,0
корни деревьев (> 10 мм) / tree roots (> 10 mm)	152,0	51,0	0,3
корни и подземные части побегов (2–20 мм) / roots and underground shoot parts (2-20 mm)	82,9	57,5	23,0
корни и корневища (< 2 мм) / roots and rhizome (< 2 mm)	32,0	29,6	12,9
отмершие части мхов и лишайников / dead moss and lichen parts	31,2	12,3	20,8
Общий запас / Total stock	634,3	283,6	93,3
Соотношение запаса надземной и подземной фитомассы / Relation between aboveground and underground phytomass	1,1 : 1	1 : 1,1	1 : 1,6

*Примечание.* Ошибка средней арифметической для основных компонентов фитомассы не превышает 10–20%. /

*Note.* Error of the arithmetic mean for main phytomass components does not exceed 10-20%.



По высотному градиенту (соответственно 18,9–14,2– 4,6 ц/га) уменьшается годичный прирост надземных частей сосудистых растений (табл. 3). Если учесть, что в годичном приросте гипоарктических кустарников и кустарничков масса листьев составляет около 90% [14], то существенно меняется соотношение между ежегодно отмирающими компонентами. В лесном сообществе только на долю хвой лиственницы приходится до 50% массы опада, в редколесье преобладают надземные части травянистых растений и хвоя лиственницы, а в тундре – листья кустарничков (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.). Данные по оценке подстилочно-опадного коэффициента (лес – 1,3; редколесье – 4,7; тундра – 14,9) позволяют говорить о большей скорости деструкционного процесса в нижней части профиля.

Таблица 3 / Table 3

**Изменение годичного прироста надземных частей растений  
по высотному градиенту на Полярном Урале (ц/га абсолютно сухого вещества) /  
Changing the annual growth of aboveground plant parts along the  
altitudinal gradient in the Polar Urals (dt/ha of absolutely dry matter)**

Компоненты / Components		Лес / Forest	Редколесье / Open forest	Тундра / Tundra
		5-й уровень / 5 <sup>th</sup> level	3-й уровень / 3 <sup>rd</sup> level	1-й уровень / 1 <sup>st</sup> level
Деревья / Trees	хвоя / needles	11,6	6,2	+
	ветви, стволовая древесина / branches, stem wood	Нет данных / No data		
Кустарники / Shrubs ( <i>Betula nana</i> )		2,2 (2,0)	1,7 (1,6)	0,3 (0,3)
Кустарнички / Dwarf-shrubs ( <i>Vaccinium uliginosum</i> )		2,8 (2,5)	2,6 (2,0)	3,7 (2,5)
Травы / Herbs		2,3	3,7	0,6
Мхи / Mosses		2,2	1,0	1,2
Лишайники / Lichens		+	+	0,6
Всего / Total		21,1	15,2	6,4

Необходимо отметить также, что деструкция растительного материала в значительной степени зависит не только от высоты над уровнем моря, но и от фракционного состава самого материала [7]. Так, хвоя лиственницы сибирской разрушается интенсивнее, чем листовая опад цветковых растений (табл. 4). Деструкция тонких (диаметр меньше 2 мм) корней и корневищ травянистых растений протекает гораздо быстрее, чем одревесневших корней лиственницы, кустарников и кустарничков. Влияние погодных условий засушливых вегетационных периодов 2003 и 2004 гг., согласно результатам дисперсионного анализа, было статистически значимым ( $\eta^2 = 0,33–0,38$  при  $p = 0,001$ ) только в тундре с нестабильным режимом увлажнения почвы. Поскольку в самые теплые месяцы года (июль, август) на всех уровнях высотного профиля почва достаточно хорошо прогревалась (средние температуры

11,7–14,5°C), можно считать, что в период исследований в тундровом сообществе режим увлажнения экотопа был одним из ведущих факторов среды.

Таблица 4 / Table 4

**Потеря массы образцов растений (%) за 3 полных года (2002–2005)  
на Полярном Урале /  
Loss of plant specimens weight (%) for 3 full years (2002–2005) in the Polar Urals**

Растительный материал / Plant material	Лес / Forest	Редколесье / Open forest	Тундра / Tundra
	5-й уровень / 5 <sup>th</sup> level	3-й уровень / 3 <sup>rd</sup> level	1-й уровень / 1 <sup>st</sup> level
Хвоя / Needles <i>Larix sibirica</i>	64,72±1,36	70,48±1,02	64,83±1,14
Листья / Leaves <i>Betula nana</i>	47,34±1,49	42,02±0,91	26,63±2,20
Листья / Leaves <i>Vaccinium uliginosum</i>	31,69±1,02	–	24,11±0,91
Листья / Leaves <i>Carex</i> sp.*	67,19±3,24	–	36,45±1,71
Корни / Roots <i>Larix sibirica</i>	20,67±1,56	17,18±0,94	13,77±0,78
Корни кустарников и кустарничков / Shrub and dwarf-shrub roots	23,20±1,03	17,36±0,93	19,57±1,60
Корни и корневища трав / Herb roots and rhizome	39,93±1,33	41,21±1,09	24,16±0,95

*Примечание.* Лес – листья *Carex sabyensis* Less. Ex Kunth; тундра – листья *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. /

*Note.* Forest-leaves *Carex sabyensis* Less. Ex Kunth; tundra-leaves *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer.

Известно также, что сведения по продукционному и деструкционному процессам для лесных сообществ равнинных и особенно горных районов лесотундры немногочисленны и чаще всего неполны [15]. Представленные в зарубежной литературе данные несопоставимы с нашими вследствие типологической и географической неидентичности исследованных объектов. Корректным может быть только сравнение полученных нами данных с материалами отечественных исследователей. В частности, общий запас фитомассы в редколесье на Полярном Урале (283,6 ц/га абсолютно сухого вещества) приблизительно такой же, как на участке (303,2 ц/га абсолютно сухого вещества) горного плато Путорана [16], но значительно ниже, чем в районе лесного массива «Ары-Мас» (961,9 ц/га воздушно сухого вещества) в подзоне кустарниковых тундр Восточного Таймыра [17]. Общий запас фитомассы (в абсолютно сухом состоянии) в лиственничнике на Полярном Урале (634,4 ц/га) ближе к минимальным показателям Магаданской области – 456–3055,2 ц/га [18] – и крайнего северо-востока бывшего СССР – 638–1856 ц/га [19], вдвое ниже, чем на горном плато Путорана – 1247,7 ц/га.

Лиственничные сообщества различаются по составу древесного и нижних ярусов, поэтому варьирует соотношение запаса надземной и подземной фитомассы. Так, в сообществах Полярного Урала и в редколесье горного плато Путорана в надземной и подземной частях накапливается сходное количество органического вещества. На участке редколесья в районе лесного массива «Ары-Мас» подземная фитомасса превышает надземную в 2 раза.

В лиственничнике горного плато Путорана и на некоторых участках в Магаданской области надземная фитомасса больше подземной в 1,7–2 раза.

Как видно, на Полярном Урале по сравнению с некоторыми регионами Крайнего Севера в лиственничных сообществах более низкие запасы фитомассы, но, очевидно, обменные процессы протекают весьма интенсивно. Об этом свидетельствуют как уже упомянутое существенное увеличение запаса фитомассы древостоев на большинстве выделов профиля за последние 40 лет, так и выявленные показатели деструкционного и продукционного процессов. Так, потеря массы образцов хвои лиственницы сибирской на Полярном Урале (64,7–70,5% за 3 года) ближе к максимальным значениям потери массы образцов хвои лиственницы Гмелина на участке горного плато Путорана – 46,8–71,8% за этот же период [20]. В обоих регионах сопоставимы данные по деструкции образцов стандартной целлюлозы (соответственно 67,7–90,8 и 75,4–100% за 3 года). Неполный годичный прирост надземных частей сосудистых растений на Полярном Урале достигает в лесном сообществе 5,8%, а в редколесье 11,1% от запаса фитомассы. Показатели полного годичного прироста (то есть с учетом прироста ветвей и стволовой древесины лиственницы, многолетних частей кустарников и кустарничков) на Полярном Урале, несомненно, будут выше, чем, например, на горном плато Путорана (соответственно 5,7 и 10,2%), а также на крайнем северо-востоке бывшего СССР: в лесных сообществах – 3,1–4%, в редколесьях – 4,2–7,4% от запаса надземной фитомассы.

### Заключение

Оценка основных характеристик исследованных фитоценозов позволяет отметить следующие особенности формирования растительного покрова на высотном профиле в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале. Сообщества в значительной степени сходны по флористическому составу в основном за счет числа общих видов травянистых растений. По высотному градиенту – от лиственничных лесов и редколесий к тундрам с одиночными деревьями – в составе ценофлор возрастает доля видов арктической фракции и соответственно снижается доля более теплолюбивых видов гипоарктической и бореальной фракций. Существенно снижается общий запас фитомассы. Относительно стабилен только запас надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса, но соотношение между отдельными его компонентами, как и в напочвенном (мохово-лишайниковом / лишайниково-моховом) покрове, сильно варьирует. Снижаются годичный прирост надземных частей сосудистых растений, в составе которого возрастает доля ежегодно отмирающих компонентов с меньшей скоростью деструкции, а также масса тонких корней и корневищ. Деструкционные процессы в целом замедляются, причем в период исследований в тундровом сообществе нестабильный режим увлажнения экотопа был одним из ведущих факторов среды. Продук-

ционные и деструкционные процессы в лиственных сообществах весьма интенсивны, что согласуется с имеющимися в литературе данными о более значительном потеплении климата на Полярном Урале в XX в. по сравнению с некоторыми другими регионами Субарктики.

*Автор выражает искреннюю благодарность д-ру биол. наук, зав. лаборатории дендрохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия) В.С. Мазепе за предоставленные материалы по древесному ярусу.*

### Литература

1. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин И.И. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90.
2. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 208 с.
3. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург : УрО РАН, 2009. 216 с.
4. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11–22.
5. Левина В.И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 3. С. 418–423.
6. Паринкина О.М. Разложение растительного опада и клетчатки в Таймырских тундрах // Почвоведение. 1978. № 11. С. 47–55.
7. Андреяшкина Н.И. Разложение растительного материала в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале // Экология. 2008. Т. 39. № 7. С. 32–36.
8. Андреяшкина Н.И. Изменение состава и структуры растительных сообществ с участием *Larix sibirica* Ledeb. в ходе естественного лесообразовательного процесса в горах Полярного Урала // Растительный мир Азиатской России (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН). 2013. № 1 (11). С. 58–64.
9. Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Изменение структуры и продуктивности растительного покрова по высотному градиенту (Полярный Урал) // Экология. 2005. № 5. С. 390–393.
10. Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Андреяшкина Н.И. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район горы Черной) // Научный вестник. Салехард : Красный Север, 2006. Выпуск № 6 (1) (43). С. 43–58.
11. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья – 95, 1995. 992 с.
12. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2004. 131 с.
13. Дьяченко А.П. Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург : Уральский университет, 2006. С. 159–256.
14. Андреяшкина Н.И., Горчаковский П.Л. Продуктивность некоторых кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки // Экология. 1972. № 3. С. 5–12.

15. Деева Н.М. Запасы фитомассы и продуктивность растительных группировок // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб. : Наука, 1995. С. 32–48.
16. Деева Н.М. Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Путорана // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 1. С. 54–58.
17. Игнатенко И.В., Кнорре А.В., Ловелиус Н.В., Норин Б.Н. Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива «Ары-Мас» // Экология. 1973. № 3. С. 36–44.
18. Москалюк Т.А. Запасы и структура растительной массы в основных типах лиственныхничников Северного Охотоморья // Биологический круговорот в тундролесах юга Магаданской области. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 16–27.
19. Пугачев А.А. Продуктивность растительного покрова крайнего северо-востока СССР // Биологические проблемы Севера: Тез. Докл. X Всесоюз. Симпоз. Магадан : ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1983. Ч. 1. С. 209–210.
20. Степанова И.В. Процессы разложения органического материала // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб. : Наука, 1995. С. 61–65.

Поступила в редакцию 21.02.2014; повторно 29.05.2014;  
принята 25.06.2014 г.

**Андреяшкина Нелли Иосифовна** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия). E-mail: [nell-a@yandex.ru](mailto:nell-a@yandex.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 53–67*

**Nelli I. Andreyashkina**

*Laboratory of Biodiversity of Plant World and Mycobiota, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation.*

E-mail: [nell-a@yandex.ru](mailto:nell-a@yandex.ru)

### **Changes in principle characteristics of the phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals**

The purpose of our work was to evaluate the current state of phytocenoses with *Larix sibirica* Ledeb. (floristic diversity, structure, some aspects of production and destruction processes) for altitudinal profile I, introduced by SG Shiyatov in the 1960-s in the upper treeline ecotone in the Polar Urals. Along the altitudinal profile (182–300 m a.s.l.) near mount Chernaya (66°47'–66°49' N, 65°30'–65°35' E), the estimation of the basic features of the investigated phytocenoses revealed the following peculiarities of the vegetational cover formation in the ecotone of the upper forest limit in the Polar Urals. The significant floristic similarity of the phytocenoses is caused mainly by mutual species of herbaceous plants. Along the altitudinal gradient – from larch forests and open woodlands to tundras with single trees – increased the share of species of the Arctic fraction and correspondingly decreased the share of more thermophilous species of the Hypoarctic and Boreal fractions in the cenofloras composition. The total phytomass store decreased significantly. Only the aboveground phytomass of the herb-dwarf shrub layer was relatively stable, however the correlation between its individual components varied greatly, as well as in the ground vegetation (moss-lichen /

lichen-moss). Both the annual growth of the aboveground parts of vascular plants (in its structure the share of annually dying off components with slower destruction rate increased) and the mass of thin roots and rhizomes decreased. Destruction processes were slower on the whole. Moreover, in the tundra phytocenosis during the period of investigation the unsteady moistening regime of the ecotope was one of the leading environmental factors. Production and destruction processes in the larch phytocenoses were rather intensive in the Polar Urals than in some other regions of the Subarctic.

**Acknowledgments:** This work was financially supported by INTAS, Grant No. 01-0052. The author expresses her sincere gratitude to Mazepa VS, Dr. Sci. (Biology), head of the laboratory of dendrochronology, Institute of Plant and Animal Ecology, UD RSA (Yekaterinburg, Russia) for the provided tree layer material.

*The article contains 4 tables, 20 ref.*

**Key words:** altitudinal gradient; floristic similarity; phytomass stock and structure; annual growth; decomposition rate.

### References

1. Shiyatov SG, Terent'ev MM, Fomin II. Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*. 2005;36(2):69-75. doi: [10.1007/s11184-005-0051-9](https://doi.org/10.1007/s11184-005-0051-9)
2. Gorchakovskiy PL, Shiyatov SG. Phytoindication of the environmental conditions and natural processes in the Alpine Terrain. Moscow: Nauka Publishing House; 1985. 208 p. In Russian
3. Shiyatov SG. Dynamics of tree and shrub vegetation in the mountains of the Polar Urals under the impact of modern climate change. Yekaterinburg: UB RAS Publishing House; 2009. 216 p. In Russian
4. Shiyatov SG, Mazepa VS. Climatogenic dynamics of forest-tundra vegetation at the Polar Urals. *Lesovedenie*. 2007;6:11-22. In Russian
5. Levina VI. Determination of the mass of the annual litter in two types of pine forests on the Kola Peninsula. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 1960;45(3):418-423. In Russian
6. Parinkina OM. Decomposition of plant litter and cellulose in the tundras of the Taimyr Peninsula. *Pochvovedenie*. 1978;11:47-55. In Russian
7. Andreyashkina NI. Plant matter decomposition in the upper timberline ecotone of the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*. 2008;39(7):490-494. doi: [10.1134/S1067413608070059](https://doi.org/10.1134/S1067413608070059)
8. Andreyashkina NI. Changes in composition and structure of plant communities with participation of *Larix sibirica* in the course of forest formation in the Polar Urals. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2013;1(11):58-64. In Russian
9. Andreyashkina NI, Peshkova NV. Changes in plant cover structure and productivity along an altitudinal gradient (the Polar Urals). *Russian Journal of Ecology*. 2005;36(5):354-357. doi: [10.1007/s11184-005-0084-0](https://doi.org/10.1007/s11184-005-0084-0)
10. Shiyatov SG, Mazepa VS, Andreyashkina NI. Composition and structure of tundra and forest-tundra communities on the eastern slope of the Polar Urals (Mount Chernaya). *Nauchnyy vestnik. Ekologiya rasteniy i zhivotnogo severa Zapadnoy Sibiri*. Salekhard: Krasnyy Sever Publishing House; 2006;6(1)(43):43-58. In Russian
11. Cherepanov SK. Vascular plants of Russia and bordering countries. Saint-Petersburg: Mir i Sem'ya-95 Publishing House; 1995. 992 p. In Russian
12. Sekretareva NA. Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2004. 131 p. In Russian

13. D'yachenko AP. Species diversity and protected species. Mosses. Vegetation and plant resources of the Polar Urals. Yekaterinburg: Ural University Publishing House; 2006. p. 159-256. In Russian
14. Andreyashkina NI, Gorchakovskiy PL. Productivity of some shrub, dwarf shrub and herbaceous communities of forest-tundra and methods for its estimation. *The Soviet Journal of Ecology*. 1972;3(3):195-202. In Russian
15. Deeva NM. Phytomass reserves and productivity of plant groupings. Structure of mountain phytocenotic system in the Subarctic. Saint-Peterburg: Nauka Publishing House; 1995. p. 32-48. In Russian
16. Deeva NM. Phytomass reserves of forest communities from the north-western part of *Putorana plateau*. *Botanical Journal*. 1985;70(1):54-58. In Russian
17. Ignatenko IV, Knorre AV, Lovelius NV, Norin BN. Phytomass stock in typical plant communities of the "Ary-Mas" forest. *Russian Journal of Ecology*. 1973;3:213-217. In Russian
18. Moskalyuk TA. Reserves and structure of vegetation in the main types of larch forest of the North Okhotomorje. Biological cycle in the forest-tundra of the southern part of Magadan region. Vladivostok: FESC AS USSR Publishing House; 1979. p. 16-27. In Russian
19. Pugachev AA. Productivity of the vegetation cover of the extreme north-east of the USSR. Biological Problems of the North. Proceedings of X All-Union Symposium. Part 1. Magadan: IBPN FESC AS USSR Publishing House; 1983. p. 209-210. In Russian
20. Stepanova IV. Processes of organic matter decomposition. Structure of mountain phytocenotic system in the Subarctic. Saint-Petersburg: Nauka Publishing House; 1995. p. 61-65. In Russian

Received 21 February 2014;

Revised 29 May 2014;

Accepted 25 June 2014

Andreyashkina NI. Changes in principle characteristics of the phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):53-67. doi: 10.17223/19988591/27/4 In Russian, English summary.