

БОТАНИКА

УДК 581.9 (571.121+234.85)

doi: 10.17223/19988591/21/3

Н.И. Андреяшкина

Институт экологии растений и животных Уро РАН (г. Екатеринбург)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ: СОСТАВ И СТРУКТУРА (ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ, ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

Приведены результаты сравнительного анализа состава и структуры ряда наиболее характерных равнинных и горных растительных сообществ (полуостров Ямал, Полярный Урал). Геоботанические описания коренных растительных сообществ (южная часть Полярного Урала) позволили достаточно четко выявить отравливание и дефитизацию тундр в результате неумеренного выпаса оленей (Ямал и северная часть Полярного Урала), мезофитизацию растительного покрова в нарушенных периодически сухих и умеренно влажных экотопах северной части Полярного Урала, сходство флористического и экобиоморфного состава сосудистых растений, а также преобладание видов арктической фракции во флорах всех трех районов исследований, что отражает сходные макроклиматические условия.

Ключевые слова: сообщество; экотоп; ценофлора; флористическое сходство; экологическая группа; географическая широтная фракция; экобиоморфа.

Введение

Выпас оленей по масштабам воздействия на растительный покров Субарктики является наиболее сильным разрушительным фактором. По сравнению с 1930-ми гг. доля сообществ с лишайниковыми кормами в растительном покрове полуострова Ямал уменьшилась в 3–4 раза [1], а запасы кормов в горных тундрах северной части Полярного Урала сократились почти вдвое [2]. Из материалов упомянутых авторов следует, что наблюдается снижение видового разнообразия сосудистых растений и тундровые сообщества флористически очень сходны как на водоразделах Ямала, так и в пределах горно-тундрового пояса Полярного Урала. Известно также, что, несмотря на разные природные особенности данных районов, горные тундры Полярного Урала по внешнему облику и составу преобладающих растений близки к равнинным [3].

Цель данной работы – оценить современную структуру ряда наиболее характерных для Ямала и Полярного Урала растительных сообществ и вы-

явить общие черты сходства или различия во флористическом разнообразии и их экобиоморфном составе в сходных макроклиматических условиях. Основные результаты анализа могут быть использованы при оценке изменений тундровой растительности Крайнего Севера под воздействием хозяйственной деятельности человека.

Материалы и методики исследования

Геоботанические описания, выполненные на склоне центрального водораздела полуострова Ямал [4], попытаемся сопоставить с данными по горно-тундровым сообществам северной части Полярного Урала [5]. Районы исследований (окрестности рр. Сабольяха и Хэяха – низовья р. Яраяха: 69°17' с.ш. и 68°28' в.д., 16–44 м над ур. м.; верховья р. Байдарата: 67°56' с.ш. и 66°34' в.д., 150–480 м над ур. м.) расположены в тундровой зоне, в подзоне субарктических тундр, полосе южных (кустарниковых) тундр [6]. К сожалению, данные по коренным сообществам Ямала и северной части Полярного Урала отсутствуют. Отметим только, что еще в первой половине XX в. сообщалось о деградации лишайниковых тундр и их отравлянии в результате неумеренного выпаса оленей [7, 8]. Более того, если и проводились геоботанические описания сообществ, то, как правило, не указывались географические координаты района исследований.

Для сравнительного анализа использованы также материалы [5] по коренным растительным сообществам южной части Полярного Урала (окрестности р. Погурей: 66°04' с.ш. и 63°22' в.д., 115–490 м над ур. м.), которая относится к зоне лесотундры [9]. Все три района находятся в области сплошного распространения многолетнемерзлых пород. Климат в целом холодный и избыточно влажный [10, 11].

Проанализирован ряд характерных для Ямала и Полярного Урала типов сообществ – тундры с когда-то богатым лишайниковым покровом [исходные варианты: кустарничково-мохово-лишайниковые (1), кустарничково-лишайниково-моховые (3), ерниковые кустарничково-лишайниково-моховые (6)], а также травяно-кустарничковые (2), кустарничково-травяно-моховые (4), (ивово)-ерниковые кустарничково-травяно-моховые (7) и ивняки травяно-моховые (8).

Для сравнения горной – нарушенной и коренной – растительности Полярного Урала взяты упомянутые выше пять типов сообществ (1, 3, 4, 6, 7), а также два новых – ерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры (5) и ерники травяно-моховые (9). Так как кустарничково-мохово-лишайниковые бугорковатые тундры на исследованной территории Ямала сильно выбиты (трансформированы в группировки травяно-кустарничковые с участием мхов и лишайников), использованы описания сохранившихся фрагментов одноименных полигональных сообществ.

На водораздельных участках разной экспозиции для пробной площади размером 10×10 м [повторность 3-кратная для каждого объекта, только в

горных (травяно)-кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах – 8-кратная] составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Проведен глазомерный учет проективного покрытия – общего (ОПП) и по ярусам (ПП).

Названия сосудистых растений приведены по [12, 13]. Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и географическим широтным фракциям с учетом состава жизненных форм устанавливали по [14]. Названия лишайников даны в соответствии со «Списком лишайников Российской Арктики» [15], мхов – по [16, 17]. Флористическое сходство оценивали по значениям коэффициента Сьеренсена (K_c , %).

Результаты исследования и обсуждение

Под структурой растительного сообщества будем понимать пространственное строение сообщества (ярусность, горизонтальная неоднородность), которое имеет существенное значение при геоботаническом описании, диагностике и изучении ценозов [18]. Ниже приведена краткая характеристика равнинных и горных типов сообществ, названия которых отражают их современную структуру с использованием доминантного подхода к каждому ярусу. Основное внимание уделено сосудистым растениям. Как известно, соотношение трав и кустарничков – важный диагностический признак при оценке изменений структуры сообществ. Процесс делихенизации тундр подробно рассмотрен в работах других исследователей [1, 2, 5].

1. **Травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые полигональные тундры (Ямал).** На полигонах между пятнами песчаного грунта ОПП до 70%. Среди сосудистых растений высотой 5–10 см (ПП = 20–50%) наиболее обильны *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Vaccinium vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd) Hult., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Hierochloe alpina* (Sw.) Roem. et Schult. и *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. Лишайниковый покров (ПП = 50–70%) формируют *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain., *Cetraria nigricans* Nyl., *Bryocaulon divergens* (Ach.) Karnefelt, *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer., высота подстилки до 1 см. Мхи *Polytrichum hyperboreum* R. Br. и *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. произрастают пятнами (ПП = 10–20%). В ложбинках между полигонами – травяно-кустарничково-моховая растительность.

(Травяно)-кустарничково-мохово-лишайниковые горные тундры (Полярный Урал) приурочены к каменисто-щебнистым склонам. Как и в других горных сообществах, почвообразующая порода – суглинки.

В северной части Полярного Урала ОПП = 30–100%. ПП сосудистых растений высотой 5–18 см – 20–70%. Доминирует *Dryas octopetala* L. с участием *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. и *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, местами заметны *Carex arctisibirica*, *Hierochloe alpina*, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. Мхи (ПП = 10–15%) пред-

ставлены *Racomitrium lanuginosum*. ПП лишайников: преобладают *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Karnefelt et A. Thell, *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. – 10–50%, высота подстилки 1–3 см.

В южной части Полярного Урала ОПП = 70–100%. ПП сосудистых 30–60%. Травы редки, доминируют кустарнички *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*. ПП мхов от 10–20% (*Racomitrium lanuginosum*) до 30–40% (встречаются также *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G.). ПП лишайников: доминируют *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & W.L. Culb., *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale* – 50–70%, мощность дернины 3–9 см.

2. **Травяно-кустарничковые тундры (Ямал)** обычны на солифлюкционных песчано-супесчаных склонах. ОПП = 40–80%. Доминируют *Salix polaris* Wahlenb. и *S. arctica* Pall., заметны *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *Festuca ovina* L., *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip, *Equisetum arvense* L. Мхи и лишайники не формируют дернины.

Травяно-кустарничковые горные тундры (Полярный Урал: северная часть) приурочены к суглинисто-щебнистым склонам. ОПП = 40–90%. Доминирует *Dryas octopetala*, заметны *Salix nummularia* Anderss., *Oxytropis sordida*, *Hierochloe alpina*, *Hedysarum arcticum*, *Poa arctica* R. Br., *Festuca ovina*. ПП мхов около 10%. Лишайники редки.

3. **Травяно-кустарничково-лишайниково-моховые тундры (Ямал).** До 20% площади занято супесчаными пятнами. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–80%, высота 10–15 см) формируют *Salix nummularia*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Empetrum subholarcticum*, *Carex artisibirica*, *Calamagrostis lapponica*, *Poa arctica*, *Bistorta vivipara*. В моховом покрове (ПП = 50–80%) содоминируют *Hylocomium splendens* и *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. ПП лишайников: преобладают *Sphaerophorus globosus*, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge, *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Cladonia coccifera* (L.) Willd. – 10–40%, высота подстилки до 1 см.

Кустарничково-(травяно)-лишайниково-моховые горные тундры (Полярный Урал). ОПП = 80–90%. ПП сосудистых растений = 30–40%, местами в южной части – до 60%.

В северной части Полярного Урала кустарнички *Salix nummularia*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* нередко содоминируют с травами – *Hierochloe alpina* и *Hedysarum arcticum*. ПП мхов – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske – 60–70%. ПП лишайников: преобладают *Cladina rangiferina*, *Cladonia macroceras* (Delise) Nav., *Flavocetraria nivalis* (L.) Karnefelt et A. Thell – 15–30%, высота подстилки 0,5–3 см.

В южной части Полярного Урала травы редки, наиболее обильны кустарнички *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum*

decumbens. ПП мхов – *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum* Hedw. – 50–70%. Лишайники: преобладают *Cladina rangiferina*, *Cladonia uncialis* (L.) F. H. Wigg. – высотой 3–5 см, ПП = 20–30%.

4. **Кустарничково-травяно-моховые тундры (Ямал)** обычны на слоистых породах (супеси/суглинки). Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–50%) слагают *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Calamagrostis lapponica*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *Eriophorum vaginatum* L. В почти сплошном моховом покрове встречаются *Polytrichum strictum* Brid., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr., *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Hylocomium splendens*, *Sphagnum fimbriatum* Wils. in Wils. et Hook. f. Лишайники редки.

Кустарничково-травяно-моховые горные тундры (Полярный Урал). ОПП = 90%.

В северной части Полярного Урала в травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 50%) преобладают *Carex arctisibirica*, *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*, *Poa alpina* L., реже встречаются *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Моховой покров (ПП = 70–80%) формируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*. Лишайники редки и сбиты.

В южной части Полярного Урала травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–60%) крайне неоднороден – местами обильна *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, а иногда *Carex arctisibirica*, заметны *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Carex rotundata* Wahlenb., *Bistorta major* S.F. Gray. В моховом покрове (ПП = 40–60%) преобладают *Dicranum spadicum* Zett., *Pleurozium schreberi*, *Limprichtia revolvens*, *Rhytidium rugosum*. ПП лишайников до 5–10%, высота подстилки 3–5 см.

5. **Ерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые горные тундры (Полярный Урал: южная часть).** ОПП = 90–100%. *Betula nana* L. формирует ярус сомкнутостью 0,1–0,6 и высотой 7–15 см. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 40–70%) доминирует *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, из травянистых растений чаще встречаются *Carex arctisibirica*, *Hierochloa alpina*, *Calamagrostis lapponica*. ПП мхов: *Racomitrium lanuginosum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* – 20–30%. ПП лишайников: доминируют *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* – 40–60%, высота подстилки 7–8 см.

6. **Ерниковые травяно-кустарничково-моховые тундры (Ямал).** Исходно богатый лишайниковый покров (ерниковые кустарничково-лишайниково-моховые тундры) выбит – ПП = 5%. Ерник сомкнутостью 0,3–0,7 и высотой 25 см. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 20–30%) слагают *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Carex arctisibirica*. В моховой дернине (ПП = 50–80%) содоминируют *Aulacomnium turgidum* и *Pleurozium schreberi*.

Ерниковые кустарничково-(травяно)-лишайниково-моховые горные тундры (Полярный Урал). ОПП = 80–100%.

В северной части Полярного Урала ерник сильно разрежен. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 20–40%) – *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Hierochloa alpina*, *Carex glacialis* Mackenz., *C. rupestris* All. ПП мхов – от 30% (*Rhytidium rugosum*) до 80% (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum angustum* Lindb.). Лишайники высотой 1,5–2 см, ПП = 10–40%, преобладают *Cladonia macroceras* и *Stereocaulon paschale*.

В южной части Полярного Урала под кустарниковым ярусом высотой 7–20 см и сомкнутостью 0,4 преимущественно произрастают *Ledum decumbens* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (ПП = 20–60%). Моховой покров (ПП = 60–70%) мозаичный. ПП лишайников: *Cladonia rangiferina*, *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *Cetraria islandica* (L.) Ach. – 40%, мощность дернины до 6–7 см.

7. **Ивово-ерниковые кустарничково-травяно-моховые тундры (Ямал).** ОПП около 100%. Ерник и ива *Salix glauca* L. образуют ярус сомкнутостью 0,7 и высотой 20 см. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 30%) на супесчаных породах чаще встречаются *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Calamagrostis lapponica*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor* R. Br., *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith. Последние три вида, а также пушицы *Eriophorum vaginatum* и *E. polystachion* L. преобладают на суглинках. В почти сплошной моховой дернине обильны *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Oncophorus wahlenbergii* Brid., *Sanionia uncinata* и сфагны. Лишайники редки.

Ерниковые кустарничково-травяно-моховые горные тундры (Полярный Урал: северная часть). ОПП около 100%. Кустарниковый ярус разрежен, высотой 5–12 см. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 40–60%) образуют *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Carex arctisibirica*, *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*. Моховой покров (ПП = 60–80%) слагают в основном *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum spadiceum*. Лишайники редки.

8. **Ивняки травяно-моховые (Ямал)** – заросли *Salix lanata* L. и *S. glauca* высотой до 1 м и сомкнутостью 0,8, приуроченные к супесчано-суглинистым породам. В травостое (ПП = 80%) обильны *Calamagrostis lapponica*, *Bistorta vivipara*, *Rubus arcticus* L., *Petasites frigidus* (L.) Fries, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Eriophorum polystachion*, *Equisetum arvense*. В тонком моховом покрове (ПП = 70%) – *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*. Лишайники редки.

Ивняки травяно-моховые горные (Полярный Урал: северная часть) – *Salix lanata* высотой 0,7–1,7 м и сомкнутостью 0,6–0,9. В травостое (ПП = 40–70%) доминируют *Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin. или *Carex arctisibirica*, заметны *Geranium krylovii* Tzvel., *Viola biflora* L., *Ranunculus lanuginosiformis* Selin ex Trautv., *Equisetum arvense*. В моховом покрове (ПП = 30–70%) преобладают *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium turgidum*, *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. Лишайники встречаются редко.

9. **Ерники травяно-моховые (Полярный Урал).** ОПП около 100%. Кустарниковый ярус высотой 40–50 см, сомкнутость 0,4–0,7 в северной части и 0,6–0,8 – в южной. ПП травяно-кустарничкового яруса – 20–40%.

В северной части Полярного Урала преобладает группа травянистых растений: *Carex arctisibirica*, *C. glacialis*, *C. rupestris*, *Hedysarum arcticum*, *Eriophorum polystachion* и др. Среди мхов (ПП = 90%) обильны *Aulacomnium turgidum*, *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe, *Hylocomium splendens*, местами *Pleurozium schreberi*, *Dicranum angustum*. ПП лишайников – 5–10%, высота подцелиев 1,5–3 см.

В южной части Полярного Урала состав трав беден, преобладают *Calamagrostis lapponica* и *Carex arctisibirica*, встречается кустарничек *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Моховой покров (ПП = 60–70%) пестрый, преобладают *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum acutifolium* (Lindb. et H. Arnell), *Rhytidium rugosum*, печеночник *Ptilidium ciliare* (L.). ПП лишайников – 1–10%, высота подцелиев 3,5–4 см.

Как и следовало ожидать, на Ямале и в северной части Полярного Урала наибольшим нарушениям подвержены сообщества (1, 3, 6) с лишайниковыми кормами – хорошо выражено отравянивание, лишайники сбиты и преобладают малоценные в кормовом отношении виды. Вместе с тем сохранились кустарники и кустарнички, моховой покров представлен повсеместно и хорошо развит во влажных местообитаниях, что в значительной степени обусловлено относительно высокой способностью мохообразных к регенерации. Так, по нашим данным, биомасса мхов в ерничково-моховой тундре (гора Сланцевая, Полярный Урал) практически полностью восстановилась уже на третий год после прекращения сильных рекреационных воздействий, под влиянием которых сохранилось только 20% от уровня контроля.

Процесс отравянивания – один из признаков деградации структуры сообществ. Известно также, что более богата, по сравнению с равнинной, флора горных районов [19]. Кроме того, из-за выравниваемости экотопологических условий и молодости территории флора Ямала в целом характеризуется значительной бедностью [13]. Поэтому неудивительно, что флора обследованной территории Ямала (86 видов из 27 семейств) беднее, чем северной части Полярного Урала (111 видов из 34 семейств); коэффициент видового сходства равен 52%, сходство на уровне семейств, естественно, выше – 65–79%.

В составе флор нарушенных равнинных и горных экотопов по числу видов преобладают одни и те же семейства: Роасеае – соответственно 14 и 17, Сурерасеае – 8 и 9, Астерасеае – 7 и 9, Сурерифилласеае – 5 и 8, Росасеае – 4 и 7, Сурерифуларасеае – 4 и 8, Саликасеае – 6 и 5, Ерикасеае – 5 и 4, Юнкасеае – 6 и 4, Ранункуласеае – 3 и 6. В целом на 10 семейств приходится соответственно 72 и 69% общего видового состава. Все семейства, за исключением Ерикасеае, входят в набор ведущих во флоре южных тундр Ямала [13], а также Полярного Урала [12].

Сравнение состава флор обследованных участков северной и южной частей Полярного Урала (соответственно 98 видов из 30 семейств и 84 вида из

26 семейств) показало более низкий уровень видового сходства ($K_c = 44\%$) при достаточно близком наборе семейств ($K_c = 82\%$). Некоторое превышение числа видов в северной части по сравнению с южной связано с особенностями горных сообществ: ерниковые кустарничково-травяно-моховые тундры богаче (39 видов, из которых только здесь выявлено 6 видов), чем ерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые (21 вид, и только здесь произрастает 1 вид).

Другая причина – в случае нарушения коренной растительности обычно усиливается обмен диаспорами между соседними участками [20]. Действительно, по размаху варьирования состава ценофлор обе группы экотопов (равнинных и горных) слабо различимы ($K_c = 41\text{--}69\%$ и $K_c = 41\text{--}63\%$ соответственно), причем нередкие случаи превышения 50%-ного уровня сходства обусловлены в основном общими видами травянистых растений. Так, 50–55% видов растений встречается не менее чем в двух сообществах (в коренных горных – только 35%).

Наиболее заметны различия между составом ценофлор нарушенных равнинных и горных экотопов ($K_c = 26\text{--}45\%$). Относительно высокое видовое сходство ($K_c = 54\%$) проявляют только травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, занимающие в районах исследований малоснежные элементы рельефа, где наиболее стабильны условия среды и жесткий экологический отбор. Следует отметить также, что ярко выраженная мозаичность растительного покрова в условиях Полярного Урала обуславливает незначительный уровень флористического сходства как экотопов с коренной растительностью ($K_c = 27\text{--}48\%$), так и аналогичных нарушенных и ненарушенных горных экотопов ($K_c = 24\text{--}43\%$). Только при сравнении видового состава коренных ерниковых тундр и ерников значения $K_c = 54\text{--}64\%$.

Распределение состава ценофлор по экологическим группам (табл. 1) в сочетании с бριοиндикацией условий увлажнения среды позволило выделить три типа экотопов. В периодически сухих экотопах (сообщества нарушенные 1, 2; коренные 1, 3, 5) преобладают ксеромезофильные и мезофильные виды сосудистых растений и мохообразных. Эти же экологические группы значимы среди сосудистых в умеренно влажных экотопах (сообщества нарушенные 3, 6; коренные 6, 9), в моховом покрове которых мезофиты представлены в сочетании с более влаголюбивыми видами, а также с ксеромезофитами в горных условиях. Во влажных экотопах (сообщества 4, 7, 8, нарушенное 9) в целом существенна роль мезофитов и более влаголюбивых видов. Повсеместно хорошо представлена группа эвритопных видов.

Только в составе ценофлор нарушенных – периодически сухих и умеренно влажных – экотопов северной части Полярного Урала относительно высока доля мезофитов (42–46%). Как известно, на подвижных песчано-супесчаных грунтах часто встречаются растения с поверхностной корневой системой и ксероморфными признаками [21], что наблюдается и в сообществах Ямала. На Полярном Урале условия среды более благоприятны для

Т а б л и ц а 1
Распределение состава равнинных и горных ценофлор по экологическим группам и географическим широтным фракциям

Район исследований	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ				
	1			2		3		4		5		6		7		8		9				
№ типа сообществ	ПС			УВ			ПС	ВЛ			ПС			УВ			ВЛ					
Тип экотопы	Экологические группы, % от состава ценофлоры																		УВ		ВЛ	
Эвритопы	23	20	24	16	15	20	13	13	26	20	13	24	37	22	25	28	18	40	21	20	19	
Мезоксерофиты	5	0	12	9	10	4	8	16	0	5	11	5	0	5	5	0	3	5	0	7	4	
Ксеромезофиты	25	17	20	21	18	24	13	23	10	13	11	24	21	14	15	6	10	10	14	17	15	
Мезофиты	30	43	24	29	45	34	42	32	37	29	29	28	29	46	25	31	38	25	38	20	35	
Гигромезофиты	2	13	4	14	10	2	13	16	5	11	11	10	0	5	5	3	10	0	17	19	12	
Мезогигрофиты	5	7	12	9	2	12	11	0	11	13	9	0	13	8	25	13	21	15	7	15	11	
Гигрофиты	10	0	4	2	0	4	0	0	11	9	16	9	0	0	0	19	0	10	2	2	4	
Географические широтные фракции, % от состава ценофлоры																						
Арктическая	53	50	40	41	68	54	66	64	32	54	51	43	21	54	42	28	54	30	26	59	50	
Гипоарктическая	35	33	32	34	22	32	24	26	47	24	27	43	58	32	48	50	28	40	33	29	35	
Бореальная	12	17	28	25	10	14	10	10	21	22	22	14	21	14	10	22	18	30	41	12	15	
Число видов	40	30	25	44	41	50	38	31	19	55	45	21	24	37	21	32	39	20	42	41	26	

Примечание. Здесь и в табл. 2: Я – Ямал, сПУ – северная часть Полярного Урала, юПУ – южная часть Полярного Урала. Экотопы: ПР – перидически сухие, УВ – умеренно влажные, ВЛ – влажные.

произрастания травянистых растений с хорошо укореняющимися в каменистой почве подземными органами [7]. Кроме того, приток влаги с вышерасположенных участков и обмен диаспорами между соседними горными сообществами явно способствуют мезофитизации покрова: почти повсеместно встречаются *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*, *Stellaria peduncularis*, *Carex arctisibirica*, *Bistorta major*.

Распределение состава ценофлор по географическим широтным фракциям позволило выявить довольно четкие различия не только в одном и том же районе, но и некоторые территориальные особенности (см. табл. 1). Например, доля видов арктической фракции относительно высока (53–54%) лишь в двух ценофлорах Ямала, а в условиях Полярного Урала – в видовом составе всех нарушенных типов тундр (50–68%). В ценофлорах ненарушенных горных экотопов ее величина варьирует в диапазоне 40–51% и только в экотопе с высокой степенью каменистости равна 64%. Доля видов гипоарктической фракции максимальна (50–58%) в видовом составе ерниковых тундр Ямала, а бореальной (41%) – в составе высокорослых ивняков северной части Полярного Урала.

Во флорах всех трех районов преобладают виды арктической фракции (соответственно 47, 49, 48%), в равном соотношении представлены гипоарктическая (30, 26, 27%) и бореальная (23, 25, 25%) фракции. Состав флоры обследованной территории позволяет отнести ее к умеренно гипоарктическим [22].

Если учитывать ценозообразующее значение видов, то в равнинных тундрах существенна роль гипоарктических кустарников и кустарничков с участием видов травянистых растений этой же географической фракции (*Calamagrostis lapponica*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Petasites frigidus*), а также арктической (*Arctagrostis latifolia*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *C. rariflora*, *Bistorta vivipara*). В коренных горных тундрах преобладают гипоарктические кустарники и кустарнички, а в нарушенных экотопах фитоценоотически значимыми могут быть также арктические виды, в том числе *Hedysarum arcticum* и *Oxytropis sordida*. Присутствие этих бобовых было весьма характерным для дриадовых тундр Полярного Урала в середине XX в. [23].

Распределение состава ценофлор по экобиоморфам показало наличие сходного набора основных групп видов во всех трех районах исследований (табл. 2). По числу видов преобладают многолетние поликарпические травы. В равнинных условиях наибольшим видовым разнообразием характеризуются длинно- и короткокорневищные, а в горных – и стержнекорневые растения. Заметим также, что стержнекорневые поликарпики, представленные в основном (80%) видами арктической фракции, чаще встречаются в нарушенных горных экотопах, что, в свою очередь, четко отражается в географическом спектре ценофлор.

Заключение

К настоящему времени исследованные тундровые сообщества Ямала и северной части Полярного Урала находятся на стадии пастбищной дигрессии, т.е. перевыпаса [20], при которой существенно изменились соотношения между отдельными компонентами их структуры. Наиболее значимы два взаимосвязанных процесса – отравянивание и делихенизация тундры с лишайниковыми кормами. Если снизилось видовое разнообразие сосудистых растений, то незначительно, так как напочвенный покров (мхи, лишайники) и органогенные горизонты почвы не уничтожены. Более того, доля трав от общего числа видов сосудистых растений такая же, как на ненарушенной территории в южной части Полярного Урала (соответственно 78, 85, 80%).

Во флорах всех трех районов исследований преобладают виды арктической фракции, что отражает сходство макроклиматических условий. В то же время сопоставление экологической и географической структуры ряда конкретных ценофлор свидетельствует о региональных различиях среды обитания – только в нарушенных периодически сухих и умеренно влажных экотопах Полярного Урала процесс отравянивания обусловил мезофитизацию растительного покрова и сопровождался усилением роли видов растений арктической фракции.

В ценофлорах обеих групп нарушенных экотопов (равнинных и горных) показатели видового сходства варьируют в близких пределах, причем коэффициенты Сьеренсена нередко превышают 50% в основном за счет общих видов травянистых растений. Наиболее заметны различия между ценофлорами нарушенных равнинных и горных экотопов; относительно высокое сходство ($K_c = 54\%$) наблюдается только между видовым составом травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых тундр.

Автор выражает искреннюю благодарность кандидатам биологических наук, старшим научным сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН Л.М. Морозовой и С.Н. Эктовой, а также доктору биологических наук, зав. кафедрой биологии, экологии и МП УрГПУ А.П. Дьяченко за помощь в работе.

Литература

1. Морозова Л.М., Магомедова М.А. Изменение растительного покрова Ямала // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень, 2006. С. 237–244.
2. Морозова Л.М. Современная растительность Полярного Урала севернее р. Байдарата // Научный вестник. Салехард, 2003. Вып. 3, ч. 2. С. 61–73.
3. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 383 с.
4. Андрияшкина Н.И. Оценка современного состояния растительного покрова на водоразделах полуострова Ямал // Вестник ОГУ. 2009. № 12 (106). С. 16–23.
5. Морозова Л.М., Эктова С.Н., Магомедова М.А. Характеристика растительного покрова восточного склона Полярного Урала // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 331–403.

6. *Александрова В.Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения XXIX. Л., 1977. 189 с.
7. *Городков Б.Н.* Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. М. ; Л., 1938. Т. 1. С. 297–354.
8. *Сочава В.Б., Городков Б.Н.* Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР. Пояснит. текст к «Геоботан. карте СССР» М: 4000000 / под ред. Е.М. Лавренко, В.Б. Сочавы. М. ; Л., 1956. Ч. 1. С. 61–139.
9. *Горчаковский П.П.* Растительность // Урал и Приуралье. М. : Наука, 1968. С. 211–261.
10. *Кувшинова К.В.* Климат // Урал и Приуралье. М. : Наука, 1968. С. 82–117.
11. *Шиятов С.Г., Мазепа В.С.* Климат // Природа Ямала. Екатеринбург : Наука, 1995. С. 32–68.
12. *Князев М.С., Морозова Л.М., Шурова Е.А.* Флористический список сосудистых растений // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ин-та, 2006. С. 42–159.
13. *Ребристая О.В.* Сосудистые растения // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень, 2006. С. 16–69.
14. *Секретарева Н.А.* Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : Товарищество научн. изд. КМК, 2004. 131 с.
15. *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.
16. *Железнова Г.В.* Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб. : Наука, 1994. 149 с.
17. *Дьяченко А.П.* Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 159–256.
18. *Корчагин А.А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л. : Наука, 1976. Т. V. С. 7–132.
19. *Ребристая О.В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л. : Наука, 1977. 334 с.
20. *Юрцев Б.А., Кучеров И.Б.* Типы нарушений растительности // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения / под ред. Б.А. Юрцева. СПб. : БИН РАН, 1995. С. 64–74.
21. *Виноградов Б.В.* Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М. : Высшая школа, 1964. 328 с.
22. *Секретарева Н.А.* О терминологии географических широтных элементов в Арктике // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 4. С. 463.
23. *Игошина К.Н.* Растительность Урала // Труды Ботанического института АН СССР. 1964. Сер. 3. Геоботаника. Т. 16. С. 83–230.

Поступила в редакцию 12.01.2013 г.

Nelli I. Andreyashkina

*Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division
of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

CONTEMPORARY CONDITIONS OF PLAIN AND MOUNTAIN PHYTOCENOSSES: COMPOSITION AND STRUCTURE (THE YAMAL PENINCULA, THE POLAR URALS)

The paper gives the results of a comparative analysis of the composition and the structure of plain and mountain phytocenoses (the Yamal Peninsula, the Polar Urals). A particular attention was paid to vascular plants. Geobotanical descriptions of undisturbed phytocenoses (the southern part of the Polar Urals) allowed us to reveal enough clearly the processes of herbalization and delichenization of tundra phytocenoses caused by reindeer overgrazing (the Yamal Peninsula and the northern part of the Polar Urals). The disturbed plain and mountain phytocenoses are at the stage of pasture digression (overgrazing), this caused significant changes in the ratio between the components. If the diversity of vascular plants did decrease on the disturbed territory, this decrease was insignificant due to the fact that the ground cover (moss, lichens) and organogenic soil horizons are not destroyed presently. The percentage of herbaceous plants in the total number of vascular plants were also similar in all three investigated regions (78–85%).

In the floras of all three investigated regions the species of the Arctic fraction prevailed – an evidence of the similarity of macroclimatic conditions. At the same time, the comparison of the ecological and geographic structure of a series of concrete cenofloras evidenced of regional differences in the environment. Only in disturbed – periodically dry and moderately humid – ecotopes (the northern part of the Polar Urals), the process of herbalization caused mesophytisation of the plant cover and was accompanied by a greater role of the species of the Arctic fraction.

In the cenofloras of the disturbed – both plain and mountain – ecotopes the indices of floristic similarity varied within nearly the same limits ($K_c = 41$ –69% and $K_c = 41$ –63% respectively) and the values of Sørensen's coefficients frequently exceeded 50%, predominantly at the expense of common species of herbaceous plants. There were more significant differences between cenofloras of the disturbed plain and mountain ecotopes ($K_c = 26$ –45%); relatively high similarity ($K_c = 54\%$) was observed only between the composition of grass-dwarf shrub-moss-lichen tundras which occupied relief elements with a thin snow cover, the most stable environmental conditions and a rigid ecotope selection.

Key words: *phytocenose; ecotope; coenoflora; floristic similarity; ecological group; geographic latitudinal fraction; ecobiomorph.*

Received January 12, 2013