

УДК 581.9:581.533(211.7)(234.851)

Сравнительный анализ ценофлор горных тундр западного макросклона Северного и Приполярного Урала

© 2014. С. В. Дёгтева, д.б.н., директор, Е. Е. Кулюгина, к.б.н., н.с.,
Ю. А. Дубровский, к.б.н., н.с., А. Б. Новаковский, к.б.н., н.с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
e-mail: degteva@ib.komisc.ru, kulugina@ib.komisc.ru

В статье приведены обобщённые сведения о ценоотическом и видовом разнообразии горных тундр западного макросклона Северного и Приполярного Урала. Проанализирован таксономический состав, соотношение географических элементов, жизненных форм и экологических групп, выявлено флористическое ядро горно-тундровых фитоценозов. Показаны их особенности на каждом из изученных отрезков горной страны и изменение на широтном градиенте.

The paper presents the data on coenotical and species diversity of mountain tundra communities of the west macroslope of Northern and Subpolar Urals. Taxonomical composition and proportion of geographic elements, life forms and ecological groups were analyzed. Floristic core of mountain tundra communities was revealed. Their specific features in each part of the Urals and along the latitudinal gradient were found.

Ключевые слова: горные тундры, ценофлора, Северный и Приполярный Урал

Keywords: mountain tundra, coenoflora, Northern and Subpolar Ural

Изучение растительности Северного и Приполярного Урала с научными целями началось с середины XIX века экспедициями А. Кайзерлинга (1843), Э. Гофмана (1847–1850), П. Крузернштерна (1874–1876), А. Журавского (1908) и продолжается до настоящего времени [1]. Однако на основании анализа имеющихся опубликованных данных [2–14] можно заключить, что горные ландшафты западного макросклона Уральского хребта в ботаническом отношении изучены недостаточно полно. В частности, незначительны или носят общий характер сведения о флоре и растительности горно-тундрового пояса Приполярного и Северного Урала. Таким образом, исследование ценоотического и видового разнообразия горных тундр западного макросклона Урала является актуальной задачей.

В течение последних шести лет специалисты Института биологии Коми НЦ УрО РАН проводят целенаправленное изучение растительного мира в горной ландшафтной зоне двух крупных особо охраняемых природных территорий – национального парка «Югыд ва» (Приполярный Урал, хребты Западные Саледы, Малдынский, Росомахи, Колоколенный, Саблинский) и Печоро-Ильчского государственного природного биосферного заповедника (Северный Урал,

хребты Макара-из, Тондер, Кычиль-из, Маньхамбо, Щука-эльиз, Маньпупунёр). В статье приведены данные анализа объединённых флор сосудистых растений горно-тундровых сообществ. Списки видов составлены на основе оригинальных геоботанических описаний тундровых фитоценозов (152 для Приполярного и 140 – для Северного Урала). Кроме того, использованы данные, полученные в процессе исследования локальных флор маршрутным методом, а также сведения, имеющиеся в литературе [4, 9, 10].

Списки видового состава документированы гербарными сборами, хранящимися в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (СУКО). При анализе флористического материала использовали сводки Н. А. Секретаревой [15], Г. Элленберга [16], С. В. Дёгтевой и А. Б. Новаковского [17]. Для статистической обработки материала использовали коэффициент Сьеренсена-Чекановского [18] и коэффициент участия [19].

Объединённая флора горных тундр западного макросклона Приполярного и Северного Урала включает 218 видов сосудистых растений из 125 родов и 48 семейств. Для сравнения: Н. А. Секретарева [20] для высокогорной флоры среднего течения р. Пайпудын (Полярный Урал) приводит 263 вида. Для горных тундр Сибирского сектора

Арктики (горы Бырранга) Е. Б. Поспелова [21] указывает 188 видов для восточных высокогорий и 296 видов для горных террас основного хребта. Большинство зарегистрированных таксонов (201 вид) относится к покрытосеменным растениям, среди которых преобладают двудольные. Соотношение однодольных и двудольных составляет 1 : 2,45. Выявлено 16 видов споровых сосудистых растений (папоротники, хвощи, плауны) и 7 видов голосеменных. Уровень видового разнообразия объединённых ценофлор горных тундр на широтном градиенте остаётся практически неизменным. На Приполярном Урале нами отмечено 164 вида, на Северном – 174. Сходство флористических списков оказалось достаточно высоким (величина коэффициента Сьеренсена-Чекановского 0,7). При этом на Приполярном Урале разнообразие папоротников, плаунов и голосеменных в поясе горных тундр ниже, чем на Северном Урале.

Ведущие семейства (табл. 1) объединяют 74,8% всех видов. Лидирующие позиции в спектре семейств занимают Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae. Это типично для локальных флор Европейского сектора Арктики. Высокий ранг сем. Rosaceae отражает положение исследованной части горной страны Урал в таёжной зоне. Среди родов наибольшим числом видов отличаются Carex, Salix, Hieracium, Luzula, Saxifraga. Значительное разнообразие осок типично для флор европейского северо-востока России [22], западного макросклона гор Северного и Припо-

лярного Урала [10, 12]. В других описанных в литературе горных флорах наибольшим разнообразием отличается род Draba [21]. Значительная часть родов (65,3% от общего числа) содержит всего по одному виду, что свидетельствует о миграционном характере флористического комплекса горных тундр исследованной территории.

Анализ соотношения широтных групп показал превалирование видов бореальной фракции (табл. 2), а в ней собственно бореальных (*Pinus sibirica*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium uliginosum* и др.) и арктобореальных (*Veratrum lobelianum* и др.) таксонов. В арктической фракции наиболее разнообразны арктоальпийские виды: *Salix reticulata*, *Loiseleuria procumbens* и др., в гипоарктической – гипоарктомонтанные таксоны (*Arctous alpina*, *Calamagrostis lapponica* и др.). При этом на градиенте север – юг соотношение фракций изменяется. Доля арктических видов закономерно снижается, а бореальных и гипоарктических таксонов – увеличивается.

Соотношение долготных групп типично как для флоры европейского северо-востока России [22], так и для высокогорных флор [20, 21]. Превалируют виды с циркумполярным (42,6% – *Rubus chamaemorus*, *Carex vaginata*, *Avenella flexuosa* и др.), а также евразийским и преимущественно евразийским (25% – *Calamagrostis purpurea*, *Rubus arcticus*, *Pachypleurum alpinum* и др.) распространением. Третье место по численности (19%) принадлежит таксонам с европейскими и преимущественно европейскими ареалами

Таблица 1

Число видов растений (А) в ведущих семействах и родах флоры Урала и занимаемые ими места (Б)

Семейство	Общая флора		Приполярный Урал		Северный Урал		Род	Общая флора		Приполярный Урал		Северный Урал	
	А	Б	А	Б	А	Б		А	Б	А	Б	А	Б
1. Asteraceae	25	1	20	1-2	19	2	1. Carex	15	1	11	1	11	1
2. Poaceae	23	2	20	1-2	21	1	2. Salix	10	2	8	2	10	2
3. Cyperaceae	20	3	14	3-4	14	4	3. Hieracium	7	3	5	4	6	3-4
4. Rosaceae	19	4	14	3-4	16	3	4. Luzula	6	4	6	3	6	3-4
5. Salicaceae	11	5-7	8	6-7	11	5	5. Saxifraga	5	5-6	3	7-12		
6. Caryophyllaceae	11	5-7	6	9	9	6	6. Calamagrostis	5	5-6	3	7-12	4	5-8
7. Ericaceae	11	5-7	10	5	8	7-8	7. Poa	4	7-9	4	5-6	4	5-8
8. Scrophulariaceae	10	8	7	8	6	9	8. Alchemilla	4	7-9	-	-	4	5-8
9. Juncaceae	8	9	8	6-7	8	7-8	9. Rubus	4	7-9	4	5-6	4	5-8
10. Ranunculaceae	5	10-14	5	10	+	+							
11. Polygonaceae	5	10-14	+	+	+	+							
12. Saxifragaceae	5	10-14	+	+	+	+							
13. Pinaceae	5	10-14	+	+	5	10-11							
14. Lycopodiaceae	5	10-14	+	+	5	10-11							

Примечание: (+) – семейство или род не относятся к ведущим.

(*Betula nana*, *Salix lapponum*, *Bistorta major* и др.). Установлено, что в горных тундрах Северного Урала доля европейских видов (21%) заметно выше, чем на Приполярном Урале (14%).

Среди жизненных форм наиболее разнообразны поликарпические травы (76,6%). Доля таксонов древесной жизненной формы существенно меньше и составляет лишь 8,7%. Тем не менее именно они прежде всего кустарнички (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtilus*, *V. uliginosum*) и кустарники (*Betula nana*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum*), а также полукустарнички (*Rubus chamaemorus*) определяют облик большинства растительных сообществ горно-тундрового пояса. Выявлено, что кустарнички, обычные на Приполярном Урале (*Diapensia lapponica*, *Loiseleuria procumbens*), при продвижении к югу существенно снижают своё постоянство и обилие, а некоторые из них (*Dryas octopetala*, *Phyllodoce caerulea*, *Harimanella hypnoides*) на Северном Урале

не зарегистрированы. Специфической чертой исследованных фитоценозов горных тундр является присутствие единичных угнетённых экземпляров подроста деревьев, видовое разнообразие которых возрастает при продвижении с севера на юг от 3 до 9 таксонов.

С использованием экологических шкал [16, 17] продемонстрировано, что в составе исследованных ценофлор преобладают виды, которые не отличаются высокими требованиями к обеспеченности почв элементами минерального питания, адаптированы к произрастанию на почвах с высокой кислотностью и в условиях хорошей освещённости. По отношению к фактору увлажнения наиболее типичны мезофиты (71% от общего числа видов).

В результате анализа соотношения эколого-ценотических групп (ЭЦГ) установлено, что в объединённой ценофлоре изученных тундровых сообществ наиболее разнообразны представители горно-тундровой (27% – *Anemonastrum biarmense*, *Bistorta*

Таблица 2

Соотношение широтных географических групп сосудистых растений в сообществах горных тундр Приполярного и Северного Урала

Широтная группа	Объединённая ценофлора		Приполярный Урал		Северный Урал	
	А	Б	А	Б	А	Б
1. Бореальная фракция	94	43,5	72	43,9	79	45,9
Б	54	25	37	22,6	45	26,2
АБ	27	12,5	25	15,2	21	12,2
АБ-М	8	3,7	7	4,3	8	4,7
БС	2	0,9	1	0,6	2	1,2
ПЛ	1	0,5	1	0,6	1	0,6
БН	1	0,5	–	–	1	0,6
Б-М	1	0,5	1	0,6	1	0,6
2. Арктическая фракция	68	31,5	58	35,4	45	26,2
АЛ	40	18,5	34	20,7	28	16,3
пА	12	5,6	11	6,7	5	2,9
МА	9	4,2	7	4,3	8	4,7
А	4	1,9	3	1,8	1	0,6
нА	2	0,9	2	1,2	2	1,2
МА (АЛ)	1	0,5	1	0,6	1	0,6
3. Гипоарктическая фракция	54	25,0	34	20,7	48	27,9
ГА-М	40	18,5	25	15,2	36	20,9
ГА	11	5,1	6	3,7	9	5,2
ГА (АБ)	3	1,4	3	1,8	3	1,8
Всего	216	100,0	164	100,0	172	100,0

Примечание: А – абсолютное число видов, Б – доля, %.

Условные обозначения широтных групп даны по [15]: бореальная фракция: Б – бореальные, АБ – арктобореальные (гипоаркто-бореальные), АБ-М – арктобореально-монтанные, БС – бореально-степные, ПЛ – плюризональные (полизональные), БН – бореально-неморальные, Б-М – бореально-монтанные; арктическая фракция: АЛ – арктоальпийские, характерные для Арктики, субарктических и южных высокогорий, пА – преимущественно арктические, заходящие в субарктические высокогорья, МА – метаарктические (арктогольцовые), А – арктические, нА – низкоарктические локальные эндемики, МА (АЛ) – метаарктические (арктогольцовые); гипоарктическая фракция: ГА-М – гипоаркто-монтанные, южнее характерные для субальпийского и подгольцового поясов гор, ГА – гипоарктические, ГА (АБ) – гипоарктические (арктобореальные).

major, *Carex arctisibirica*, *Empetrum hermaphroditum*, *Hieracium alpinum*, *Juncus trifidus* и др.), в меньшей степени горно-луговой (8% – *Anthoxanthum alpinum*, *Omalotheca norvegica*, *Pachypleurum alpinum* и др.) ЭЦГ. Они типичны для верхних поясов гор Урала на участках, относящихся к бассейну верхнего и среднего течения р. Печора [17]. При этом значительно участие видов таёжно-лесной ЭЦГ (15% – *Avenella flexuosa*, *Betula pubescens*, *Sorbus sibirica* и пр.). Это закономерно и обусловлено положением территории в таёжной зоне, а также относительно небольшой высотой исследованной части Уральского хребта.

При сравнении спектров ЭЦГ ценофлор тундр Северного и Приполярного Урала выявлено, что на широтном градиенте изменяется соотношение двух наиболее значимых групп (рис.). На Приполярном Урале, где климатические условия менее благоприятные, участие видов таёжно-лесной ЭЦГ снижается, доля видов горных тундр и редколесий увеличивается.

Анализ сведений о постоянстве и обилии видов позволил выявить ядро общего флористического списка горно-тундровых фито-

ценозов, включающее 19 таксонов (табл. 3). Из данных таблицы 3 видно, что 10 видов наиболее ценотически активны на Северном Урале, два – на Приполярном Урале. Остальные таксоны флористического ядра сохраняют свою роль в формировании сообществ на обоих исследованных участках Уральского хребта.

Установлено также, что часть видов, характеризующихся невысокой встречаемостью, демонстрирует специфическую приуроченность к определённым широтным участкам горного Урала. За пределы Северного Урала в границах горно-тундрового пояса практически не распространяются некоторые споровые (*Athyrium distentifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Equisetum pratense*, *Lycopodium annotinum*, *Phegopteris connectilis*) и голосеменные (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*), а также цветковые (*Melampyrum pratense*, *Populus tremula*) растения. Только на Приполярном Урале в тундровых фитоценозах зарегистрированы *Acomastylis glacialis*, *Armeria scabra*, *Astragalus subpolaris*, *Bartsia alpina*, *Bistorta vivipara*, *Eritrichium villosum*, *Harrimanella hypnoides*, *Hierochloe alpina*,

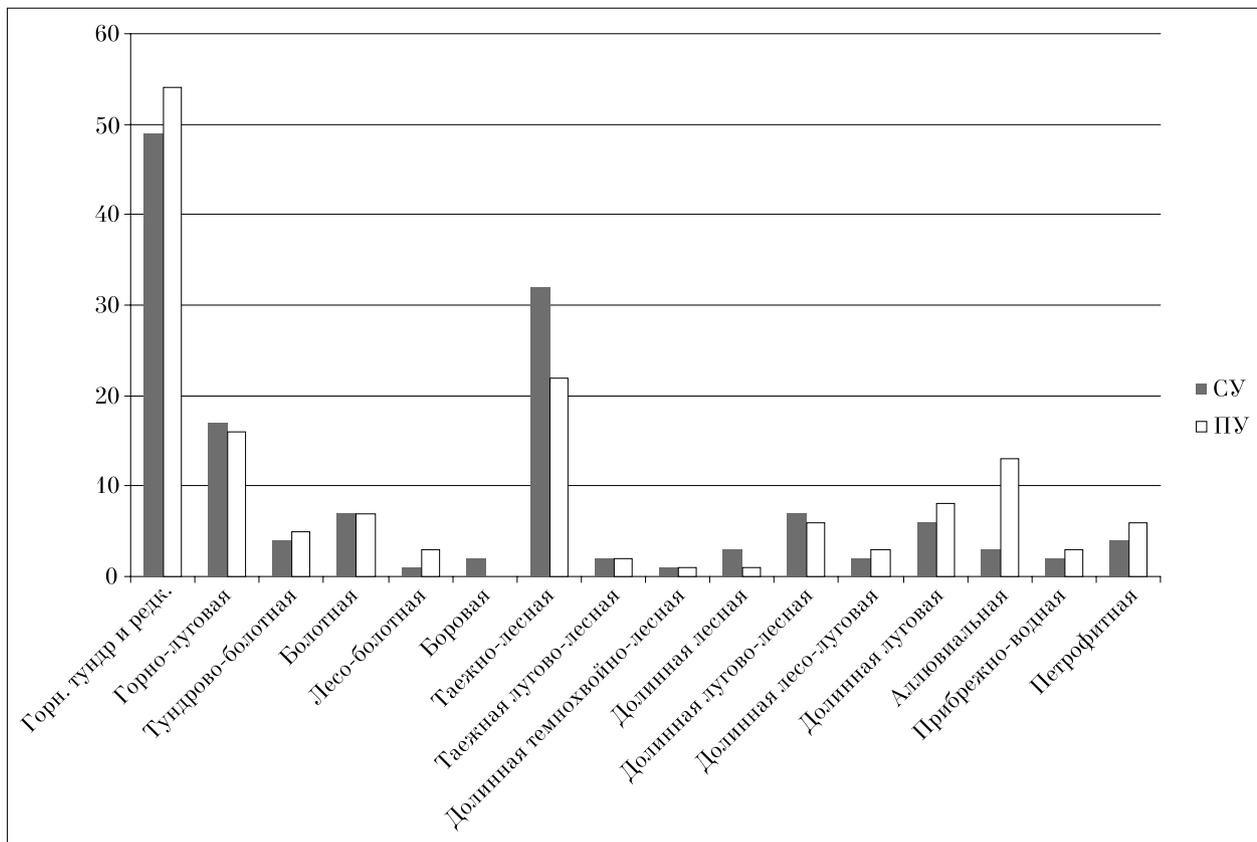


Рис. Соотношение видов разных эколого-ценотических групп в исследованных ценофлорах. По горизонтали – ЭЦГ, по вертикали – доля видов, %. Условные обозначения: СУ – ценофлора горных тундр Северного Урала, ПУ – ценофлора горных тундр Приполярного Урала

Luzula confusa, *Oxyria digyna*, *Oxytropis sordida*, *Phyllodoce caerulea*, *Poa arctica*, *Rhodiola quadrifida*, *Salix polaris*, *Saxifraga oppositifolia*, *Tephrosieris heterophylla*, *Tofieldia pusilla* и некоторые др. При этом для ряда таксонов с низкой встречаемостью (*Arctous alpina*, *Pachypleurum alpinum*, *Nardus stricta*, *Deschampsia glauca*, *Omalothea norvegica*, *Tephrosieris atropurpurea*, *T. integrifolia*) участие в формировании тундровых сообществ остаётся практически неизменным вдоль широтного градиента.

Ценофлора горных тундр включает 31 вид из списков охраняемых и нуждающихся в бионадзоре растений [23]. Один из них имеет категорию статуса редкости 1, шесть – категорию 2, четырнадцать – категорию 3, четыре – категорию 4 и шесть таксонов нуждаются в постоянном контроле численности популяций. К северу наблюдается тенденция увеличения числа редких видов, произрастающих в горно-тундровых сообществах. На Северном Урале в них отмечено 17 охраняемых таксонов, в пределах Приполярного Урала – 22. Исключительно в горных тундрах Северного Урала зарегистрировано 9 видов редких растений, Приполярного Урала – 14 охраняемых таксонов.

В заключение отметим, что для исследованных флористических комплексов харак-

терно невысокое видовое разнообразие. Значительная доля видов, принадлежащих к десяти ведущим семействам, сближает ценофлору горных тундр западного макросклона Приполярного и Северного Урала с арктическими флорами. Горные условия определяют заметное участие арктических и гипоарктических видов в сложении горно-тундровых сообществ. В то же время такие характеристики, как высокий ранг семейства Rosaceae и значительное число бореальных видов, отражают положение исследованной территории в зоне бореальных лесов. При этом на градиенте север – юг закономерно изменяются такие показатели ценофлор, как соотношение широтных элементов, эколого-ценотических групп видов, а также структура флористического ядра. Горно-тундровые сообщества играют важную роль как ключевые местообитания редких видов сосудистых растений. Такие из них, как *Acomastylis glacialis*, *Armeria scabra*, *Diapensia lapponica*, *Eritrichium villosum*, *Harrimanella hypnoides*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Rhodiola quadrifida*, встречаются в горах Приполярного и Северного Урала исключительно в тундровых фитоценозах.

Исследования выполнены при частичной поддержке Программы Президиума РАН «Живая природа», проект № 12-П-4-1018 «Видовое, ценотическое и экосистемное раз-

Таблица 3

Показатели встречаемости и значения коэффициента участия видов флористического ядра исследованных ценофлор

Вид	Северный Урал		Приполярный Урал		Объединённая ценофлора	
	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Vaccinium myrtillus</i>	71	27	22	2	45	10
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	82	31	63	16	72	23
<i>Bistorta major</i>	89	23	52	5	70	12
<i>Avenella flexuosa</i>	70	20	24	2	46	8
<i>Festuca ovina</i>	64	12	44	4	54	7
<i>Juncus trifidus</i>	51	8	24	1	37	4
<i>Solidago virgaurea</i>	61	7	20	1	39	3
<i>Trientalis europaea</i>	61	7	22	1	40	3
<i>Juniperus sibirica</i>	52	9	11	0	30	3
<i>Carex brunnescens</i>	51	7	16	0	33	3
<i>Betula nana</i>	49	13	61	21	55	17
<i>Ledum decumbens</i>	1	0	37	5	20	1
<i>Carex arctisibirica</i>	61	13	67	15	64	14
<i>Vaccinium uliginosum</i>	56	12	67	13	62	13
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	49	7	59	8	54	8
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	39	4	14	0	26	2
<i>Arctous alpina</i>	21	1	21	1	21	1
<i>Carex vaginata</i>	29	2	13	0	21	1

Примечание: А – встречаемость, %; Б – значение коэффициента участия, умноженное на 100.

нообразии ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми», программы фундаментальных исследований «Арктика, № 12-4-7-006-АР-КТИКА и гранта РФФИ № 11-04-00885-а.

Литература

1. Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна р. Кожим (северная часть национального парка «Югыд ва») / Под ред. Е. Н. Патовой. – Сыктывкар. 2010. – 192 с.
2. Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск: Обл. кн. изд-во, 1937. 536 с.
3. Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника. М. 1940. (Тр. Печ.-Ильч. гос. заповедника. Вып. 2). 416 с.
4. Ланина Л. Б. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печоро-Ильчского заповедника. М. 1940. (Тр. Печ.-Ильч. гос. заповедника. Вып. 3.). С. 5–149.
5. Юдин Ю. П. Горные тундры / Производительные силы Коми АССР. Сыктывкар. 1954. Т. III. Ч. I. Растительный мир. С. 277–322.
6. Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растительность Крайнего Севера и её освоение. М.-Л.: Наука, 1966. Вып. 6. С. 135–233.
7. Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 275 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; 1976. Т. 3. 293 с.; 1977. Т. 4. 312 с.
8. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.
9. Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар: Коми НИЦ УрО РАН, 1994. 172 с.
10. Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Флора Печоро-Ильчского биосферного заповедника. СПб: Наука, 1995. 256 с.
11. Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника / С. В. Дёгтева, Г. В. Железнова, Д. И. Кудрявцева и др. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 385 с.
12. Мартыненко В. А., Дёгтева С. В. Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 108 с.
13. Проблемы экологии растительных сообществ / Под ред. В. Т. Ярмишко. СПб. 2005. 450 с.
14. Куваев В. Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение её видов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 568 с.
15. Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: КМК, 2004. 131 с.
16. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze, 1974. 97 p.
17. Дёгтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 180 с.
18. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л. 1984. 288 с.
19. Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб. 1998. 93 с.
20. Секретарева Н. А. О географической структуре высокогорных флор Полярного Урала (на примере флор среднего течения р. Пайпудына) // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 9. С. 1185–1196.
21. Pospelova E. V. Vascular flora of the «Taimyrsky» biosphere reserve // Heritage of the Russian Arctic: Research, Conservation and International Cooperation. Moscow, 2000. P. 233–244.
22. Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 1996. 31 с.
23. Красная Книга Республики Коми. Сыктывкар. 2009. 791 с.