

**ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
С УЧАСТИЕМ *LARIX SIBIRICA* В ХОДЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО
ПРОЦЕССА В ГОРАХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА**

Н.И. Андрешкина

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, e-mail: nell-a@yandex.ru*

Дана оценка состава и структуры ряда растительных сообществ с участием *Larix sibirica* Ledeb. в пределах экотона верхней границы древесной растительности в горах Полярного Урала. Сообщества представляют разные стадии лесообразовательного процесса. Рассмотрены связи между характеристиками древостоя и нижних ярусов, а также между нижними ярусами. При существующей плотности древостоя создает благоприятные условия для развития кустарников и поддержания видового разнообразия кустарничков и трав.

Ключевые слова: экотон верхней границы древесной растительности, сосудистые растения, структура сообщества, стадии лесообразовательного процесса, Полярный Урал.

**CHANGES IN COMPOSITION AND STRUCTURE OF PLANT COMMUNITIES
WITH PARTICIPATION OF *LARIX SIBIRICA* IN THE COURSE OF FOREST FORMATION
IN THE POLAR URALS**

N.I. Andreyashkina

*Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS,
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202, e-mail: nell-a@yandex.ru*

The composition and structure of a number of plant communities were studied in the timberline ecotone of the Polar Urals. The communities represent different stages of the process of forest formation. Correlations between characteristics of the forest stand and the lower layers as well as between the lower layers were analyzed. With the present density, the forest stand creates favourable conditions for the development of shrubs and maintaining species diversity of dwarf shrubs and herbaceous plants.

Key words: timberline ecotone, vascular plants, structure of plant community, stages of the process of forest formation, Polar Urals.

ВВЕДЕНИЕ

На восточном макросклоне Полярного Урала (бассейн р. Сось) верхнюю границу леса образует лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), что отражает суровость и континентальность климата при коротком периоде роста (Горчаковский, Шиятов, 1985). Структура растительного покрова заметно варьирует на склонах разной экспозиции, хорошо выражены высотная дифференциация покрова и динамика изменения горно-тундровой растительности, связанная с процессом разрушения горных пород и формированием почвенного профиля (Горчаковский, 1975).

В пределах экотона верхней границы леса – переходный пояс растительности между верхней границей распространения сомкнутых лесов и верхней границей произрастания одиночных деревьев в тундре – в течение последних 90 лет выявлено заметное увеличение площади лиственничных редколесий и лесов

(Шиятов и др., 2005; Шиятов, Мазепа, 2007). Одновременно с увеличением площадей значительно возросли прирост деревьев в высоту и по диаметру, густота, сомкнутость крон и продуктивность древостоев. Чаще всего происходила трансформация тундры в редину, редины в редколесье, редколесья в лес. Односторонний характер смен естественных сообществ, представленных на склонах разной экспозиции и в экотопах с разными почвенно-грунтовыми и микроклиматическими условиями, а также анализ климатических данных свидетельствуют о существенном улучшении температурного режима для древесной растительности (Шиятов, 2009).

Климатические условия в значительно меньшей степени влияют на динамику нижележащих ярусов (Горчаковский, Шиятов, 1985). Вероятно, по этой причине в результате сравнительного анализа геоботанических описаний (1962 и 2006 гг.) в ряде дре-

весных сообществ Полярного Урала наиболее очевидные изменения были выявлены в структуре травяно-кустарничкового яруса (Андреяшкина и др., 2008). Можно допустить, что хорошо выраженная динамика древостоя протекала в основном на фоне флуктуационных изменений в покрове нижних ярусов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен в окрестностях горы Черная (66°47'–66°49' с.ш., 65°30'–65°35' в.д.), на восточном макросклоне Полярного Урала, в пределах южной части зоны лесотундры, в полосе многолетне-мерзлых горных пород.

На профиле I, заложенном на склоне восточной экспозиции в 60-х годах XX столетия, в 2002 г. повторно были обследованы выделы и вновь описаны высотные уровни, на которых проводились работы по международному проекту ИНТАС (Шиятов, Мазепа, 2007). Высотные уровни взяты также на склоне северо-восточной экспозиции (профиль II). Диапазон высот в целом – 182–300 м над уровнем моря. Нумерация выделов и высотных уровней начинается с верхней части склонов. Как на выделах, так и уровнях геоботанические описания выполнены на пробных площадях 20 × 20 м в 3-кратной повторности для каждого сообщества. В ряде древесных сообществ для сравнительной оценки видового состава нижних ярусов взято по 9 пробных площадей этого же размера (или по 3 выдела). Для каждой пробной площади составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Проведен глазомерный учет проективного покрытия – общего (ОПП) и по ярусам (ПП).

Геоботанические описания конкретных сообществ опубликованы ранее (Шиятов и др., 2006). Названия видов сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995). Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом жизненных форм устанавливали по Н.А. Секретаревой (2004), видов мхов к экологическим группам – по А.П. Дьяченко (2006). Названия лишайников даны в соответствии со “Списком лишайников Российской Арктики” (Andreev et al., 1996). Об относительной теплообеспеченности экотопа судили по преобладающей географической фракции в составе ценофлор: в ряду видов бореальной–гипоарктической–арктической фракций возрастает морозоустойчивость (Григорьев, 1970). Флористическое сходство оцени-

Задача настоящей работы – оценить тенденции изменения состава и структуры растительных сообществ с участием *Larix sibirica* Ledeb. в ходе естественного лесообразовательного процесса в горах Полярного Урала, что, несомненно, является важным в связи с существенным изменением климата, а также малочисленностью аналогичных данных.

вали по значениям коэффициента Сьеренсена (K_C , %).

Для анализа взяты сообщества следующих стадий лесообразовательного процесса: горные тундры с одиночными деревьями *Larix sibirica*, лиственничные редины, редколесье и лес. 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. Древостои состоят из перестойного (310–370 лет), средневозрастного (150–220 лет) и молодого (до 80–90 лет) поколений (Шиятов и др., 2005). 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 (Андреяшкина, 2009).

В периодически сухих экотопах растительность подвергается воздействию сильных ветров, мощность снежного покрова варьирует от 15–30 до 50 см, незначительное скопление мелкозема или выражен сильно каменистый и маломощный почвенный профиль. Взят следующий сукцессионный ряд: тундра травяно-кустарничковая с мхами, лишайниками и одиночными деревьями (стадия каменистых горных тундр – профиль II, 1-й уровень); тундры кустарничково-мохово-лишайниковые с ерником и одиночными деревьями (стадия лишайниковых горных тундр – профиль I, 1-й уровень и выдел 1); редина кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником (профиль I, выдел 2а) и редколесье ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковое (профиль II, 2-й уровень).

Эколого-фитоценотический ряд – редколесья и леса ерничково-травяно-кустарничково-моховые – занимает экотопы с достаточно мощным снежным (0.75–3 м) и хорошо выраженным почвенным покровом (профиль I). Редколесья приурочены к умеренно влажным (выделы 4, 26, 12) и влажным (выделы 5, 17 и 3-й уровень) экотопам, а участки леса – к влажным экотопам (выделы 15, 18, 19 и 5-й уровень).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ разных стадий формирования растительности обычно предполагает изучение условий местообитаний, состава и структуры сообществ, а также спектра жизненных форм растений. Кроме того, смена стадий лесообразовательного про-

цесса в горах связана как с изменениями условий экотопа, так и с высотными уровнями.

В периодически сухих экотопах значительная часть поверхности не покрыта растительностью (табл. 1). В тундровых сообществах одиночные де-

Характеристика объектов исследования и их положение на высотных профилях

№ п/п	Тип сообщества	Профиль	Высота над уровнем моря, м	Тип экотопа	Шифр		Общая фитомасса древесной, ц/га	Поверхность с растительным покровом				Доля каменистой поверхности, %
					выдела	уровня		Число видов сосудистых	Проективное покрытие, %			
									кустарникового яруса	травяно-кустарничкового яруса	напочвенного покрова	
1	Тундра травяно-кустарничковая с мхами, лишайниками и одиночными деревьями	II	265–268	ПС	–	1	2.6	35	<5	30–40	5–10	50–60
2	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником и одиночными деревьями	I	298–300	ПС	–	1	0.8	36	5	10–40	40–85	10–30
3			253–265		1	–	1.6	38	5	20–80	50–80	50
4			Лиственничная редица кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником		2а	–	22.0	40	5–10	10–40	80–90	10–20
5	Лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковое	II	235–243	ПС	–	2	68.9	41	20–30	30–50	60	20
6	Лиственничное редколесье ерничково-травяно-кустарничково-моховое	I	248–253	УВ	4		43.4	28	20–50	30–50	80	10–20
7			240–248		26		44.3	26	10–50	30–50	70–80	10
			233–234		12		12.2	33	10–20	50–80	70–80	10–20
7		I	243–245	ВЛ	5		123.5	54	10–30	30–80	50	5–10
			219–223		17		75.8	49	10–40	50–70	30	
					3		148.0	61	10–50	15–60	30	
8	Лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой	I	230–233	УВ	15		102.6	47	20–40	50–70	50	5–10
219–221			18			190.2	41	20–40	60–80	80		
217–219			19			257.8	47	20–40	30–70	60–70		
9			182–185	ПС		5	431.0	52	10–70	10–40	90	<5

Примечание. Типы экотопа: ПС – периодически сухие, УВ – умеренно влажные, ВЛ – влажные.

ревья лиственницы имеют стланиковую или многоствольную форму роста высотой 2–3 м и реже (на более низких высотных уровнях) одноствольную флагообразную форму. Древесный ярус редины и редколесья (средняя высота равна 4.4 и 4.6–5.7 м соответственно) представлен средневозрастным поколением в основном многоствольной формы роста и молодым, для которого характерна одноствольная форма роста (Шиятов и др., 2006).

Структура сообществ очень мозаична, но весьма динамична в ходе сукцессии. На стадии каменистых горных тундр в местах скопления мелкозема кустарнички *Dryas octopetala* L., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. доминируют совместно с травами (преобладают *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Sanquisorba polygama* Nyl.), встречаются пятна мхов, лишайников и стелющиеся побеги ерника *Betula nana* L.

На более поздних стадиях формирования растительности в напочвенном покрове наиболее обильны лишайники *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale. et W.L. Culb., *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladonia uncialis* (L.) F.H. Wigg., *C. amaurocraea*

(Florke) Schaer., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Karnefelt et A. Thell, *F. nivalis* (Bellardi) Karnefelt et A. Thell, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. laevigata* Rass., *Alectoria* spp.

На стадии лишайниковых горных тундр кустарнички чаще произрастают пятнами, в которых доминируют один или два-три из указанных выше видов, присутствуют куртинки *Betula nana* и ивы *Salix arctica* Pall., *S. glauca* L. В синузях мхов (ПП до 30 %) наряду с ксеромезофитами – *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. – заметны мезофиты (*Dicranum* spp.) и печеночник *Ptilidium ciliare* (L.).

В редице и редколесье в травяно-кустарничковом ярусе наиболее обильны кустарничек *Vaccinium uliginosum*. В напочвенном покрове редины (выполоченная ложбина стока, где почва влажная лишь в начале вегетационного сезона) значительно участие лишайников и мхов – преобладают ксеромезофит *Dicranum brevifolium* (Lindb.) Lindb. и гигромезофит *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. (ПП до 40 %). В редколесье выражен низкорослый (до 20 см) кустарничковый ярус из *Betula nana* и *Salix glauca*; обильны лишайники

(ПП = 30–50 %), мхи – преобладают мезофит *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. и гигрофит *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske – редки (ПП = 10–20 %), но встречаются на большей части каменистых террасок. Повсеместно присутствует печеночник *Ptilidium ciliare*.

Умеренно влажные и влажные экотопы, покрытые редколесьями и лесами ерничково-травяно-кустарничково-моховыми, хорошо представлены в средней части экотона на склоне восточной экспозиции. В редколесьях древесный ярус разрежен (76–200 экз./га), в лесных сообществах плотность древостоя составляет 300–743 экз./га; средняя высота деревьев в целом варьирует от 4.7 до 6.5 м (Шиятов и др., 2006). Возрастной состав древостоя неоднороден. Так, на выделе 4 древесный ярус состоит в основном из многоствольной формы лиственницы средневозрастного поколения. На выделах 26 и 5 преимущественно произрастают средневозрастные деревья многоствольной формы роста, а также молодые одноствольной формы роста. На более низких уровнях профиля (выделы 12, 15, 17, 18, 19) преобладает молодое поколение одноствольной формы роста, причем деревья нередко растут группами. Кустарниковый ярус повсеместно неравномерный как по высоте, так и по сомкнутости, слабо развит в открытых обдуваемых сильными ветрами местообитаниях (выдел 12).

В редколесье (умеренно влажные экотопы) выражен бугорковатый нанорельеф. Под кустарниковым ярусом (*Betula nana* с примесью *Salix* spp.) высотой 0.3–0.8 м обильна *Vaccinium uliginosum* и заметно участие *Empetrum subholarcticum*, *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *C. sabynensis* Less. ex Kunth, *Festuca ovina* L. В составе доминантной группы мхов повсеместно представлен *Hylocomium splendens*.

На участках редколесья и леса (влажные экотопы) наблюдается приуроченность отдельных видов растений к элементам мелкобугристого микрорельефа: на повышениях преобладают *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex arctisibirica* и *Festuca ovina*, в понижениях более обильны осока *Carex sabynensis*, разнотравье (*Bistorta major* S.F. Gray, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Solidago lapponica* With.), чаще встречаются кусты ивы и можжевельника *Juniperus sibirica* Burgsd. Напочвенный покров сложен преимущественно зелеными мхами – *Hylocomium splendens* и гигрофитом *Aulacomium palustre* (Hedw.) Schwaegr., в депрессиях рельефа обычны сфагновые мхи. На выделах, по которым проходит сток вод с вышележащих участков, ПП мохового покрова не превышает 30–50 % (см. табл. 1).

Лиственничный лес с незначительной примесью ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) – нижняя часть экотона (5-й уровень) – занимает выровненную поверхность склона, где почва обильно увлажнена в результате подтока поверхностных вод в течение всего вегетационного сезона. Древостой лиственницы разновозрастный, в целом более старый, густой

(458 экз./га) и высокорослый (в среднем 8.7 м). Здесь самый высокий запас фитомассы (надземные и подземные части) древостоя, хорошо развит кустарниковый ярус высотой 0.3–1 м, флористически богатый, но разреженный травяно-кустарничковый ярус, моховой покров практически сомкнутый (см. табл. 1).

Изменения в составе и пространственной структуре (ярусность, горизонтальная неоднородность) растительных сообществ той или иной стадии лесообразовательного процесса адекватно отражаются в показателях продукционного процесса. В ряду тундра с одиночными деревьями–редколесье–лес (высотные уровни 1, 3, 5 на склоне восточной экспозиции) общий запас фитомассы заметно возрастает (табл. 2). Относительно стабильна только величина надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса.

В периодически сухих экотопах в ходе сукцессии число видов сосудистых растений возрастает незначительно – от 35 до 41 (см. табл. 1). При попарном сравнении состава ценофлор стадии каменистых горных тундр с последующими тремя стадиями значения коэффициента сходства ($K_C = 67–71\%$) варьируют в меньшем диапазоне, чем между составом ценофлор этих трех более продвинутых стадий ($K_C = 70–80\%$). Достаточно высокая степень сходства проявляется в основном за счет общих видов травянистых растений (68–75 % от числа видов сосудистых).

Самая низкая видовая насыщенность – 26–33 вида на 1 выдел или 43 вида на 3 выдела – выявлена в редколесьях, приуроченных к умеренно влажным экотопам, где ПП мхов достигает 70–80 % (см. табл. 1, 3). Между ценофлорами выделов значения K_C варьируют в пределах 61–70 %, причем доля трав составляет 64–70 % от общего числа видов.

Редколесья и леса – влажные экотопы в средней части экотона – показывают не только самый высокий уровень флористического сходства ($K_C = 76–89\%$)

Таблица 2

Изменение запаса и структуры фитомассы (ц/га в абсолютно сухом состоянии)

Компонент	Лес (5-й уровень)	Редколесье (3-й уровень)	Тундра (1-й уровень)
Надземная фитомасса:	336.3	133.2	35.8
деревья	279.0	97.0	–
кустарники	31.9	17.2	2.0
кустарнички	11.4	9.1	14.8
травы	2.9	4.4	0.8
мхи	11.0	4.9	6.0
лишайники	+	0.6	12.2
Подземная фитомасса	298.1	150.4	56.7
Общий запас	634.4	283.6	92.5

Примечание. Ошибка значений средних арифметических не превышает 10–20 %. Знаком “+” обозначена малая величина показателя.

Распределение состава ценофлор по географическим широтным фракциям и экобиоморфам

Широтная фракция; экобиоморфы	Типы экотопа								
	Периодически сухие			Умеренно влажные	Влажные				
	Объект исследований								
	Тундра с одиночными деревьями	Редина	Редколесье			Лес			
	Номер типа сообществ								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Географические широтные фракции, % от состава ценофлоры									
Арктическая	57	50	40	30	44	28	33	25	14
Гипоарктическая	20	31	42	45	34	46	40	47	44
Бореальная	23	19	18	25	22	26	27	28	42
Экобиоморфы: в числителе – число видов, в знаменателе – % от состава ценофлоры									
Кустарники	1/3	1/3	3/8	4/10	3/7	5/12	6/9	5/9	5/10
Кустарнички	8/23	7/19	7/18	7/17.5	9/22	7/16	7/10	5/9	6/11
Полукустарнички	1/3	1/3	0	0	1/2.5	0	1/1	1/2	1/2
Травы поликарпические:									
стержнекорневые	11/31	11/31	11/29	9/22.5	9/22	7/16	12/17	11/19	5/10
короткорневищные	8/23	7/19	8/21	9/22.5	10/24	10/23	24/34	21/37	19/36
длиннокорневищные	1/3	4/11	4/10.5	5/12.5	4/10	6/14	11/16	6/10	8/15
плотнoderновинные	4/11	4/11	4/10.5	4/10	2/5	4/9	3/4	2/3.5	2/4
столонообразующие	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2
наземноползучие	0	0	0	1/2.5	0	2/5	4/6	3/5	3/6
луковичные	0	1/3	0	0	1/2.5	1/2.5	2/3	2/3.5	1/2
Травы монокарпические	1/3	0	1/3	1/2.5	2/5	1/2.5	0	1/2	1/2
Всего видов	35	36	38	40	41	43	70	57	52
Число площадок 20 × 20 м	3	3	3	3	3	9	9	9	3

Примечание. Жирным шрифтом выделена экобиоморфа, в составе которой представлены наиболее обильные виды сообщества.

в основном за счет доли видов травянистых растений (78–81 % от общего числа), но и существенные различия по числу видов – соответственно 49–61 на 1 выдел или 70 на 3 выдела и 41–47 на 1 выдел или 57 на 3 выдела (см. табл. 1, 3). Больше число видов на единицу площади и меньшая выравненность состава сосудистых растений в редколесьях могут быть следствием нарушения преимущественно мохового покрова (ПП не превышает 30–50 %) в связи со стоком вод с вышележащих участков, что позволяет внедряться новым видам. Увеличение видовой разнообразия на фоне умеренной нагрузки, только антропогенной, отмечают многие авторы. Также следовало ожидать (Бигон и др., 1989) некоторого повышения флористического разнообразия нижних ярусов по мере увеличения площади выявления, поскольку сходные по увлажнению экотопы на разных выделах неоднородны по местоположению, элементам рельефа, возрастному составу древостоя и другим признакам.

Распределение видов по географическим широтным фракциям (см. табл. 3), как и анализ данных по

температуре почвы на склоне восточной экспозиции (Моисеев П.А., устное сообщение: в разных частях экотона установлено по два автономных термодатчика TBI32-20+50 StowAway Tidbit, Onset Computer corporation), свидетельствуют об улучшении микроклиматических условий в ходе лесообразовательного процесса. Так, например, температура почвы на глубине 10 см за пределами кроны в зимние месяцы 2003–2004 гг. на 1-м уровне по сравнению с 5-м уровнем была ниже на 5–9 °С. Скорее всего, мощность снежного покрова и, соответственно, температура почвы в зимние месяцы года являются основными факторами среды, влияющими на географическую структуру ценофлор.

Доля более морозоустойчивых видов арктической фракции максимальна (57 %) на стадии каменистых горных тундр (см. табл. 3). На более поздних стадиях сукцессии – лишайниковые горные тундры и редколесье ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковое – преобладают виды арктической и гипоарктической фракций (40–50 и 31–42 % соответственно).

Только в условиях периодически сухих экотопов выявлены эндемик *Thymus paucifolius* Klok. et Shost., реликты *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et May., *Carex fuscidula* V. Krecz. ex Egor., *C. glacialis* Mackenz. и некоторые другие виды – например, *Huperzia arctica* (Tolm.) Sipl., *Koeleria asiatica* Domin, *Tofieldia coccinea* Richards., *Silene paucifolia* Ledeb., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., относящиеся к арктической фракции.

В редколесьях и лесах ерничково-травяно-кустарничково-моховых – средняя часть экотона – относительно стабильна доля видов гипоарктической фракции (40–47 %). Эта же фракция значима (45 %) во флоре редины кустарничково-мохово-лишайниковой (ложбина стока в горно-тундровом поясе). Во флоре лиственничного леса – нижняя часть экотона (5-й уровень) – в равном соотношении (44 и 42 %) представлены гипоарктическая и бореальная фракции, что указывает на наиболее благоприятные микроклиматические условия на данном профиле.

Распределение видов по экобиоморфам показало наличие сходного набора основных групп (см. табл. 3). Как и следовало ожидать, в ходе сукцессии весьма динамична группа многолетних поликарпических трав. Доля стержнекорневых постепенно снижается от 31 (стадия каменистых горных тундр) до 10 % (лиственничный лес, 5-й уровень). Доля короткокорневищных варьирует в диапазоне 19–24 % на всех стадиях лесообразовательного процесса в периодически сухих и умеренно влажных экотопах и составляет 34–37 % в древесных сообществах, приуроченных к влажным экотопам, где достаточно хорошо развит почвенный профиль. Длиннокорневищные травы единичны (*Carex rupestris* All.) на стадии каменистых горных тундр.

Общепризнанно, что одиночные деревья лиственницы оказывают влияние на тундровую растительность лишь в непосредственной близости от стволов. Выполненный анализ связи (Пешкова, Андреешкина, 2009а) между характеристиками древостоя (плотность, запас: см. (Шиятов и др., 2006)) и нижних ярусов (ПП кустарничкового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового/лишайниково-мохового) ряда древесных сообществ (профиль 1) с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена r_s (Рокитский, 1967) показал отсутствие конкуренции (отрицательные связи малы и недостоверны). Только в лесу на 5-м уровне, где почти сплошной моховой

покров, выражена конкуренция между травами и кустарничками – связь по биомассе: $r_s = -0.80$ при $p < 0.01$ (Андреешкина, Пешкова, 2005). Поэтому можно полагать, что при существующей плотности древостоя емкость экотопов не исчерпана. Это соответствует утверждению ряда авторов (Шиятов и др., 2005) о том, что древесная растительность к настоящему времени не достигла своего климатически обусловленного предела.

Вместе с тем не исключена и средообразующая роль древостоя при формировании нижних ярусов. Так, например, положительные и достоверные связи ($r_s = 0.60-0.67$, $p < 0.05$) между характеристиками древостоя и ПП кустарничкового яруса, а также числом видов в травяно-кустарничковом ярусе указывают на благоприятные условия для произрастания кустарничков и поддержания видового разнообразия кустарничков и трав (Пешкова, Андреешкина, 2009а). Показательны также связи средней тесноты (Меркурьева, 1970), выявленные между нижними ярусами (оценивали по их проективному покрытию) в редколесье и лесу (3-й и 5-й уровни). Более того, на фоне возрастания запаса надземной фитомассы древесного яруса (в редколесье запас приблизительно втрое меньше, чем в лесу) отмечается ослабление связей: ПП лишайниково-мохового яруса с ПП травяно-кустарничкового ($\eta = 0.37$, $p < 0.001$ – в редколесье и $\eta = 0.22$, $p < 0.05$ – в лесу), а последнего – с ПП кустарничкового яруса ($\eta = 0.37$, $p < 0.001$ – в редколесье и $\eta = 0.30$, $p < 0.01$ – в лесу). Средняя по тесноте связь ($\eta = 0.47$, $p < 0.01$ – в редколесье и $\eta = 0.33$, $p < 0.01$ – в лесу) между числом видов сосудистых растений на 1 м^2 и ПП лишайниково-мохового яруса подтверждает участие моховой дернины в отборе числа видов сосудистых растений (Пешкова, Андреешкина, 2009б).

Высокая сомкнутость корневых систем, а также присутствие корней лиственницы диаметром до 10–15 мм на каждой из взятых для исследований 16 учетных площадок размером 25×25 см в лесу и редколесье позволяет согласиться с мнением (Ярмишко, Демьянов, 1995), что ценотическое воздействие растений древесного яруса на растения нижних ярусов может осуществляться через корневые системы. Все это, в свою очередь, подтверждает точку зрения Н.А. Миняева (1963, с. 241) на подобные сообщества: “Отдельные структурные элементы их... в значительной мере фитоценотически самостоятельны”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На обследованной территории (гора Черная, Полярный Урал) в растительных сообществах с участием *Larix sibirica* Ledeb. в ходе естественного лесообразовательного процесса возрастает площадь поверхности с растительным покровом и, соответственно, запас фитомассы (в том числе древостоя и кустарничкового яруса). В травяно-кустарничковом ярусе и напочвенном (мохово-лишайниковом/лишайниково-моховом)

покрове существенно варьирует соотношение между отдельными компонентами, так как растения в большей степени испытывают влияние условий экотопа.

Одним из показателей улучшения температурного режима для произрастания древесной растительности (Шиятов, 2009) является переход стланиковых форм роста лиственницы в многоствольную, а также преобладание одноствольной формы роста у деревьев

молодого поколения. Изменение флористического состава нижних ярусов – увеличение доли видов гипоарктической и бореальной фракций, а также доли коротко- и длиннокорневищных травянистых поликарпиков – свидетельствует об улучшении микроклиматических и почвенно-грунтовых условий.

Современный древостой (умеренно влажные и влажные экотопы), не являясь мощным конкурентом за ресурсы в силу своей разреженности, создает благоприятные условия для развития кустарников и поддержания видового разнообразия кустарничков и

трав, причем число видов последних в значительной мере определяется степенью сформированности мохового покрова. Достаточно высокое сходство ценофлор обусловлено числом общих, большей частью малообильных видов травянистых растений. Этому, безусловно, способствуют миграция диаспор вниз по склонам однотипного породного состава (габбро с примесью перидотитов), а также постепенный переход от периодически сухих к более влажным экотопам.

Исследование выполнено при финансовой поддержке в рамках INTAS, грант № 01–0052.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреяшкина Н.И.** Сравнительная оценка экотопов по флористическому составу сосудистых растений (Полярный Урал) // Вестн. ОГУ. 2009. № 10. С. 70–76.
- Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В.** Изменение структуры и продуктивности растительного покрова по высотному градиенту (Полярный Урал) // Экология. 2005. № 5. С. 390–393.
- Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В., Шиятов С.Г.** Динамика структуры тундровых и лесотундровых (нижние ярусы) сообществ в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале // Науч. вестн. Салехард, 2008. Вып. 1 (53), ч. 1. С. 11–19.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология: особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.
- Горчаковский П.Л.** Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 383 с.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.** Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М., 1985. 208 с.
- Григорьев А.А.** Типы географической среды (избранные теоретические работы). М., 1970. 468 с.
- Дьяченко А.П.** Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 159–256.
- Меркурьева Е.К.** Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М., 1970. 424 с.
- Миняев Н.А.** Структура растительных ассоциаций. М.; Л., 1963. 262 с.
- Пешкова Н.В., Андреяшкина Н.И.** К оценке индикаторной роли травяно-кустарничкового яруса в горных фитоценозах Полярного Урала (на примере окрестностей горы Черной) // Сиб. экол. журн. 2009а. № 5. С. 665–672.
- Пешкова Н.В., Андреяшкина Н.И.** Структурно-функциональная организация нижних ярусов древесных сообществ в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале // Экология. 2009б. № 1. С. 49–52.
- Рокицкий П.Ф.** Биологическая статистика. 2-е изд. Минск, 1967. 328 с.
- Секретарева Н.А.** Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Шиятов С.Г.** Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург, 2009. 216 с.
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Андреяшкина Н.И.** Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район горы Черной) // Науч. вестн. Салехард, 2006. Вып. 6 (1), (43). С. 43–58.
- Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В.** Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90.
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С.** Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11–22.
- Ярмишко В.Т., Демьянов В.А.** Строение и масса корневых систем древесных пород // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб., 1995. С. 52–60.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova J.J.** Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. V. 99, No. 2. P. 137–169.