

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии

Русское ботаническое общество
Секция флоры и растительности

РАЗВИТИЕ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКИ В РОССИИ: ВКЛАД ШКОЛЫ А.И. ТОЛМАЧЕВА

*Материалы VI рабочего совещания по сравнительной флористике
(Сыктывкар, 2003)*

Сыктывкар 2004

Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева: Материалы VI рабочего совещания по сравнительной флористике (Сыктывкар, 2003). – Сыктывкар. 2004. – 198 с. (Коми научный центр УрО Российской АН).

Сборник включает материалы VI рабочего совещания по сравнительной флористике (Сыктывкар, июнь 2003 г.). В статьях сформулированы задачи изучения флор и представлены новые подходы к определению ландшафтной и региональной активности видов, биологического и биохорологического разнообразия растительного покрова, затрагиваются аспекты исторического развития флор. Серия статей посвящена анализу конкретных и парциальных флор в разных регионах России. Впервые в понятиях сравнительной флористики рассматриваются гидрофильный компонент растительности, мохообразные, лишайники и водоросли. Освещается вопрос синантропизации природной флоры. Обращает на себя внимание использование математических методов во флористических исследованиях.

Сборник предназначен ботаникам, экологам, работникам природоохранных ведомств, студентам биологических специальностей.

Редакционная коллегия

С.В. Дегтева, В.А. Мартыненко, О.В. Ребристая, Б.А. Юрцев

ISBN 5-89606-211-7

логическом разнообразии, выявить их специфику в сравнении с хвойными лесами и в региональном аспекте. Данные флористического анализа были использованы при классификации лиственных насаждений (Ценотическое и флористическое..., 2001).

Литература

Бибикова Т.В. Классификация осинового леса северо-запада России // Бот. журн., 1998. Т. 83, № 3. С. 48-57.

Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн., 1996. № 11. С. 1-13.

Василевич В.И. Сероольшаники европейской России // Бот. журн., 1998. Т. 83, № 8. С. 28-42.

Дегтева С.В., Ипатов В.С. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.

Ипатов В.С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

Козловская Н.В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, 1978. 128 с.

Леса Республики Коми / Г.М. Козубов, А.И. Таскаев, С.В. Дегтева, В.А. Мартыненко, И.В. Забоева, К.С. Бобкова, Э.П. Галенко; Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М., 1999. 332 с.

Мартыненко В.А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар, 1990.

20 с. (Науч. докл. / Коми НЦ УрО РАН. Вып. 249).

Мартыненко В.А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Ниценко А.А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Пручкин В.Д., Бондаренко В.В., Ларин В.В. Лесные ресурсы и лесопромышленный комплекс // Республика Коми. Природные ресурсы и производительные силы. Сыктывкар, 1999. С. 121-131.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; Т. 3. 293 с.; 1977. Т. 4. 311 с.

Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера / С.В. Дегтева, Г.В. Железнова, Т.Н. Пыстина, Т.П. Шубина. СПб., 2001. 269 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.

Цыганов Д.Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 60 с.

Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цапенкин, О.Н. Чижилов, Н.А. Антипин. М., 1956. 471 с.

УДК 581.9 (470.21) : 581.524.42

И. Б. Кучеров¹, В. В. Чепинога²

АНАЛИЗ ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР И ВЫСОТНАЯ ПОЯСНОСТЬ В ГОРНОМ МАССИВЕ САЛЬНЫЕ ТУНДРЫ (ЛАПЛАНДСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН;

² Иркутский государственный университет

Лапландский заповедник площадью 278 тыс. га расположен в западной половине Кольского п-ова. В основу статьи положены данные, собранные в июне-июле 2001 г. в ходе обследования крайней северо-западной части заповедника – долины р. Коньи (бассейн р. Туломы водосбора Баренцева моря) и предгорий горного массива Сальные тундры. Обследовались также окрестности высокогорного оз. Рельтьярш и часть охранной зоны с отрогами г. Чильтальд. Для территории характерна выраженная высотная поясность растительности, развитая на фоне сравнительно теплого (для 69° с.ш.) и влажного климата Северной Фенноскандии. Локальная флора (ЛФ) в радиусе 10 км от кордона Пус на-

считывает не менее 314, аборигенная фракция (АФ) – не менее 280 видов и подвидов сосудистых растений, что составляет соответственно не менее 51 и 63% от флоры заповедника (620 видов, АФ – 442; Берлина, 1997; Берлина и др., 2002). Набор активных видов ЛФ (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Solidago lapponica*, *Avenella flexuosa*, *Juniperus sibirica*, *Betula subarctica*, *B. nana*, *Picea x fennica*, *Rubus chamaemorus*, *Carex vaginata*) подчеркивает северотаежный, гипоарктический характер флоры.

В зональном отношении облесенная часть заповедника относится к полосе редкостойных лесов северотаежной подзоны (Раменская, 1983);

развитые на таежном «пьедестале» горные тундры представляют собой орографически обусловленные энклавы подзоны южных тундр (Грибова, 1980). На высоте 140 м над ур.м. на приречных песках долины р. Коньги господствуют травяные березняки (*Betula subarctica*), на щебнистых песках по берегам оз. Пусозеро – лишайниковые и зеленомошные сосняки (*Pinus sylvestris* var. *lapponica*) в сочетании с кустарничковыми сфагновыми болотами. При высоте 150-170 м над ур.м. долина реки переходит в увалистые шлейфы горных склонов с песчано-щебнистыми почвами, занятые зеленомошными разреженными (сомкнутостью 30-40%) ельниками (*Picea x fennica*) с березой, понижения между ними – осоковыми болотами с сосной. Растительность речных долин и шлейфов выделяется в отдельный высотный подпояс лесного пояса (Зоны..., 1999).

В горно-лесной полосе на высоте 200-350 (380) м над ур.м. господствуют разреженные ельники с березой. В ее составе визуальнo выделяются три высотные субъединицы. Нижняя заболочена; преобладают ельники долгомошные и сфагновые, в средней господствуют зеленомошные ельники среднего увлажнения. Для верхней характерно ключевое увлажнение; в ельниках развит покров высокотравья, древесный ярус еще более изрежен (15-20%). Склоны гор прорезают ручьи; вдоль них формируются ельники ивняковые травяно-осоково-голубичные. Сходные лесные формации описаны и для других горных массивов заповедника (Некрасова, 1938).

Верхнюю границу леса образует полоса березовых (*Betula czerepanovii*) криволесий с подлеском из ерника *Betula nana* и напочвенным покровом из *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum* по моховому ковру. Выше, в диапазоне высот от (250)360-380 до 390-400 м, развиты мелкоерниковые чернично-вороничные зеленомошные тундры; близкие к ним по составу кустарничково-моховые пустоши спускаются далеко вниз по пологим северным склонам. Полоса криволесий может быть отнесена к подгольцовому поясу (Холод, 1994), ерниковые тундры – к его верхней полосе (Некрасова, 1938) либо к гольцовому поясу (Грибова, 1980; Холод, 1994). Еще выше преобладают ягельные ерничково-гипоарктокустарничковые тундры со стелющимися *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, часто со стлаником *Picea obovata*. На вершинах низкогорий высотой 450-500 м развиты алекториново-цетрариевые кустарничковые тундры, где к гипоарктическим видам добавляются арктоальпийские

(*Diapensia lapponica*, *Loiseleuria procumbens*). Оба типа лишайниковой тундры относятся к собственно горнотундровому (гольцовому) подпоясу (Некрасова, 1938; Грибова, 1980; Холод, 1994).

Отступая вглубь Сальных тундр, на склонах высокогорий пояс криволесий местами «растянут» вверх вплоть до 420-440 м над ур.м., а ерниковые тундры местами замещены ивняками из *Salix lanata* и *S. glauca*. Лишайниковые тундры развиты фрагментарно. На высоте 600-800 м господствуют влажные травяно-кустарничково-моховые тундры с покровом из *Salix herbacea*, *Cryptogramma crispa* и *Harrimanella hypnoides* по ковру печеночников и «гипновых» мхов, с общим покрытием 45-70%. В.Б. Куваев (1980) относит аналогичные сообщества Хибин к высотному поясу холодных гольцовых пустынь. Однако в силу цельнопокровности они, в отличие от собственно высокогорных пустынь Хибин, не удовлетворяют главному критерию выделения данного пояса – разреженности и фрагментарности растительности (Куваев, 1980).

Для уточнения структуры высотной поясности растительности нами был предпринят сравнительный анализ таксономической, географической и биоморфной структур парциальных флор (ПФ). Для этого на профилях, проложенных через характерные элементы рельефа, выполнялись геоботанические описания (всего 794), впоследствии введенные в базу данных IBIS 4.1 (автор – А.А. Зверев) и объединенные в сводные описания, соответствующие ПФ. Последние понимались нами не только как флоры высотных (под)поясов (Малышев, 1976), но в «широком» смысле – как флоры характерных экотопов (Юрцев, Камелин, 1991). Группирование описаний производилось с учетом как высотной поясности, так и гидро- и литологических условий. Для большинства ПФ число описаний превышает 8-10, для наиболее обычных экотопов – 30-40. При сравнении флор виды автоматически взвешивались по встречаемости. Итоговое число списков ПФ составило 25, вкуче с ЛФ – 26.

Семейственно-видовой спектр ЛФ (см. таблицу) по своему характеру промежуточен между спектрами, типичными для Арктической и Бореальной областей (см. Толмачев, 1974). Вхождение *Salicaceae* в первую «четверку» семейств ЛФ происходит за счет устойчивых двойных и тройных гибридов *Salix*, столь разнообразных в горах Фенноскандии (Elven, Karlsson, 2000). Аналогичные спектры ПФ во многом отличаются от спектра ЛФ. Во всех ПФ горнотундрового пояса, а также в ряде «лесных» флор на 1-2-е места «выходят» активные в Гипоарк-

Таблица 1

Ранжированные семейственно-видовые спектры ЛФ и ПФ предгорий Сальных тундр

Номер флоры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Всего видов	314	62	69	40	36	69	71	77	91	70	72	48	57
<i>Росaceae</i>	1-2	3-4	3-5	3-5	7-...	5	5-7	3-6	2-4	4-5	5	5-7	8-10
<i>Cyperaceae</i>	1-2	1	2	2	2	3	5-7	8-13	1	6-8	6-12	3-4	1
<i>Salicaceae</i>	3	8-11	3-5	6-8	4-6	4	2	7	2-4	3	3	11-...	3
<i>Asteraceae</i>	4	5	7	3-5	3	1	3	2	2-4	1-2	1	2	4-7
<i>Rosaceae</i>	5	3-4	10-13	9-...	7-...	6-7	11	8-13	2-4	1-2	2	3-4	4-7
<i>Ranunculaceae</i>	6	<	<	<	<	<	<	<	10-13	<	<	<	<
<i>Juncaceae</i>	7	6	<	6-8	<	8-13	<	8-13	8-9	6-8	<	<	<
<i>Caryophyllaceae</i>	8-10	8-11	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
<i>Betulaceae</i>	8-10	<	6	3-5	4-6	8-13	5-7	3-6	5-7	11-15	6-12	8-10	8-10
<i>Scrophulariaceae</i>	8-10	8-11	8-9	9-...	7-...	6-7	8-10	3-6	5-7	9-10	6-12	5-7	11-...
<i>Ericaceae</i>	11	2	1	1	1	2	1	1	5-7	4-5	4	1	2
<i>Orchidaceae</i>	12	<	<	<	<	8-13	8-10	8-13	10-13	<	6-12	8-10	4-7
<i>Lycopodiaceae</i>	<	8-11	3-5	9-...	<	<	4	3-6	10-13	11-15	6-12	5-7	<

Номер флоры	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Всего видов	142	56	111	132	45	106	120	108	95	19	11	74	47
<i>Росaceae</i>	2	4-10	2-3	2	2-4	5	1	2-3	2	4-...	<	1	1
<i>Cyperaceae</i>	1	<	1	1	10-...	1	2-4	1	1	2	1-3	2	10-...
<i>Salicaceae</i>	4-5	2	2-3	5	2-4	2	2-4	5-7	4-5	4-...	<	4-5	<
<i>Asteraceae</i>	4-5	4-10	5-6	5	5-8	6-7	6	5-7	7-13	<	<	4-5	3-5
<i>Rosaceae</i>	3	4-10	5-6	4	5-8	4	2-4	2-3	3	4-...	4-...	<	<
<i>Ranunculaceae</i>	12-...	<	<	8-10	10-...	<	9-10	<	7-13	3	<	<	6-7
<i>Juncaceae</i>	10-11	<	<	8-10	<	<	9-10	11-13	7-13	<	4-...	3	<
<i>Caryophyllaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	8-9
<i>Betulaceae</i>	8-9	3	7	8-10	2-4	6-7	11	8-9	6	4-...	<	7-8	10-...
<i>Scrophulariaceae</i>	8-9	4-10	9-14	6	9	8-12	5	5-7	7-13	<	<	10-11	<
<i>Ericaceae</i>	6	1	4	7	1	3	7-8	4	4-5	<	<	6	6-7
<i>Orchidaceae</i>	7	4-10	8	<	<	<	12-13	8-9	<	<	<	<	<
<i>Lycopodiaceae</i>	<	4-10	9-14	<	5-8	<	<	<	<	<	<	9	<
<i>Polygonaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	2
<i>Brassicaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	3-5
<i>Fabaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	3-5
<i>Potamogetonaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	1	1-3	<	<
<i>Sparganiaceae</i>	<	<	<	<	<	<	<	<	<	4-...	1-3	<	<

Примечание. Номера флор: 1 – ЛФ; 2 – подпояс моховых тундр; 3 – подпояс лишайниковых тундр; 4 – скалы в тундровом поясе; 5 – тундровые болота; 6 – берега тундровых ручьев; 7 – подпояс ерниковых тундр и пустоши северных склонов; 8 – полоса криволесий; «подпоясы» горно-лесного пояса; 9 – верхний, 10 – средний, 11 – нижний; 12 – основания северных склонов; 13 – горно-лесные болота; 14 – берега ручьев; 15 – увалы, 16 – депрессии шлейфов; 17 – долина реки (без поймы); 18 – берега озер; 19 – долинные болота; 20 – пойма; 21 – бровки берегов озер; 22 – сплавины; 23 – озера; 24 – реки; 25 – карьеры; 26 – кордоны. В графах: занимаемые семействами места по числу видов.

тике *Ericaceae*. В ПФ ерниковых тундр и криволесий на 3-м месте – *Lycopodiaceae* s.l., что соответствует значительной доле спор плаунов в спорово-пыльцевых диаграммах позднего плейстоцена и пребореала (Никонов, 1964; Лебедева, 1983). У *Salicaceae* – 2-3-е место в спектрах ПФ ерниковых тундр, большинства горно-лесных и многих долинно-лесных ПФ, но лишь 7-е в ПФ криволесий и 8-11-е – в ПФ высокогорных моховых тундр. *Betulaceae* достигают 3-5-го мест в спектрах ПФ скал и тундровых болот лишь за счет общей бедности этих флор (40 и 36 видов), но во флорах криволесий и ерниковых

тундр – за счет разнообразия в роде *Betula* (*B. czerepanovii*, *B. kuzmisschcheffii*, *B. subarctica*, *B. xalpestris*, *B. nana*). Аналогичное справедливо и для ПФ шлейфовых увалов (3-е место), где к четырем видам *Betula* добавляются два вида *Alnus*. ПФ кордонов за счет адвентивных видов выглядит очень «южно»: на 2-е место выходят *Polygonaceae*, на 3-4-е – *Fabaceae* и *Brassicaceae*.

Кластерный анализ таксономических списков ПФ подтверждает выделение основных высотных поясов растительности. При сравнении списков по критерию максимального сходства

Сьеренсена-Чекановского на дендрограмме сверху вниз выделяются пять основных кластеров (рис. 1). Первый включает большинство флор речной долины; сюда же тяготеют шлейфовые болота, а также ПФ берегов ручьев и верхнего горно-лесного «подпояса», что аргументирует выделение последнего в качестве отдельной высотно-поясной единицы. И вдоль ручьев, и в долине реки, и в верхнем горно-лесном «подпоясе» обычны *Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Pyrola minor*, *Coeloglossum viride*. Видимо, эти бореонеморальные виды расселились вверх по склонам в атлантическом периоде (Sorsa, 1965), впоследствии «закрепившись» лишь в условиях повышенной влажности. Сверху вниз в долину реки проникают *Cicerbita alpina*, *Pedicularis lapponica*, *Salix lanata*, *Taraxacum reptum*, *Alchemilla glomerulans* и др. Для этих гипоаркто- и арктоальпийских видов ручьи служат «миграционными коридорами» в современном поясно-дифференцированном ландшафте (Andersson et al., 2000; Кучеров, 2003), т.е. состав кластера отражает и современные, и реликтовые черты ПФ.

Второй кластер объединяет прочие горно-лесные ПФ, а также ПФ увалов шлейфов и приозерных сосняков; третий – горно-лесные и горно-тундровые болота. Возможно, флористическая обособленность горных болот являет собой общее, исторически обусловленное явление (сходные результаты были получены при сопоставлении таксономической структуры ценофлор Алтая; Марина, 1985). Четвертый кластер объединяет «ядро» гольцовых и подгольцовых ПФ – лишайниковые и ерниковые тундры, а также березовые криволеся, чем подтверждается точка зрения Т.П. Некрасовой (1938), рассматривавшей две последние формации в качестве подпоясов одного и того же подгольцового пояса.

Пятый – обособленный – кластер объединяет ПФ моховых тундр и берегов тундровых ручьев. Вдоль последних нивальные виды (*Salix herbacea*, *Epilobium alpinum*) «спускаются» в

низкогорья, а гипоарктомонтанные (*Nardus stricta*, *Baeothryon cespitosum*) «поднимаются» вверх по пологим северным склонам (возможно, это также реликтовая черта в распределении видов). Еще более особняком стоят флоры нарушенных земель, а также водные ПФ.

При сравнении ПФ по соотношению широтных фракций (рис. 2) использована региональная система широтных элементов для флор Восточной Фенноскандии (Кучеров, Науменко, 2000). Согласно последней, выделяются фракции: арктическая, гипоарктическая, бореальная, бореонеморальная, лесостепная (адвентивная); полизональные виды подразделяются на три фракции – «северную» (аркто- и гипоаркто-неморальную), «южную» (бореально-лесостепную) и панполизональную.

В спектре широтных фракций ПФ, как и во всех спектрах горнотундровых ПФ, доминиру-

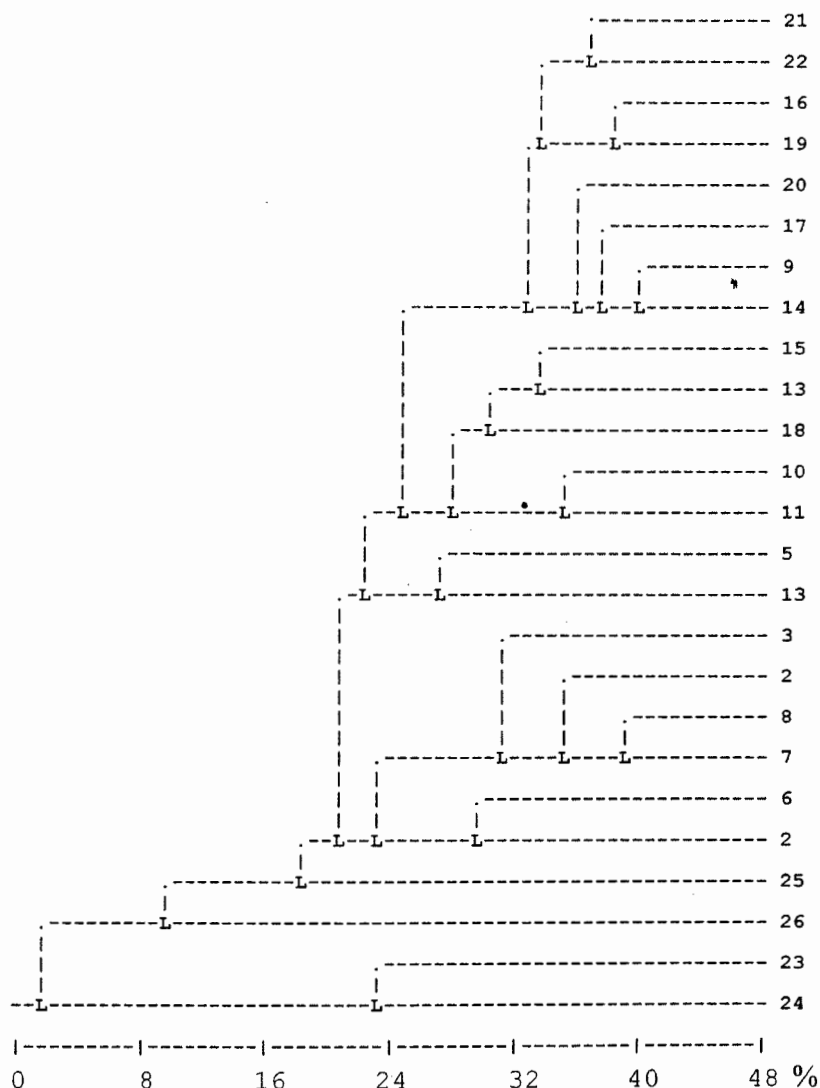
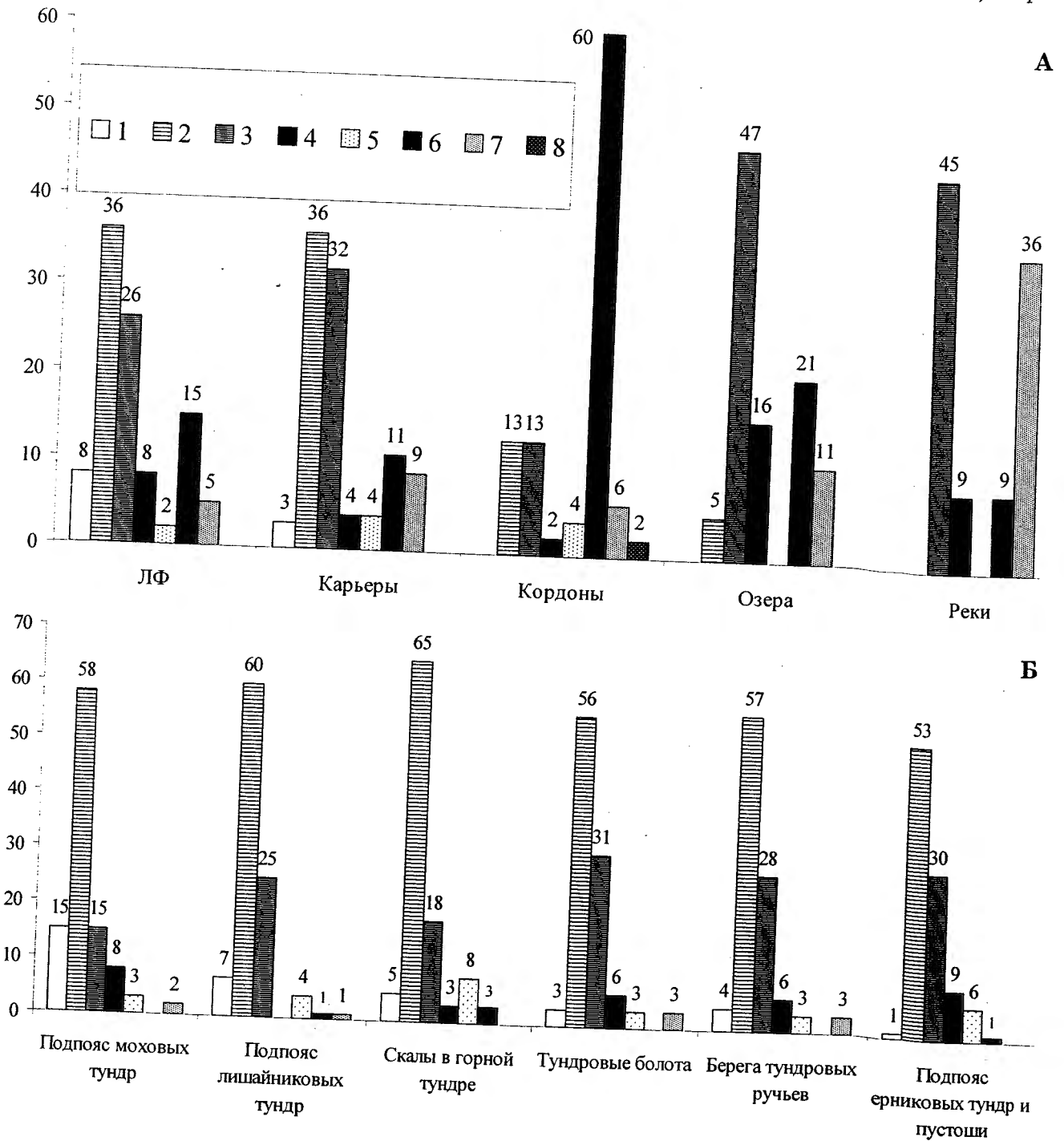


Рис. 1. Дендрограмма максимального сходства ПФ по таксономическому составу (критерий Сьеренсена-Чекановского). Нумерация ПФ соответствует примечанию к табл. 1.

ет гипоарктическая фракция; ее максимальный «вес» наблюдается в скальных тундрах, минимальный – в ерниковых. Бореальная фракция и в ЛФ, и в ПФ тундрового пояса – всюду на 2-м месте; наименьшая доля этой фракции – в моховых тундрах, наибольшая – в ерниковых тундрах и на тундровых болотах. По мере продвижения вниз по склону доля бореальных видов неравномерно возрастает. В ПФ криволесий и верхнего горно-лесного «подпояса» гипоарктическая фракция «перевешивает» бореальную на 1/4. По берегам ручьев, при основании скло-

нов и в незаболоченных долинных ПФ гипоарктических и бореальных видов примерно поровну. В среднем горно-лесном «подпоясе» бореальная фракция активнее гипоарктической; еще более это выражено в ПФ лесных болот и сплавин. Таким образом, видно, что роль гипоарктической фракции возрастает с увеличением высоты местности. В то же время на всех высотах ПФ болот богаче бореальными видами. Возможно, это связано с более поздним (среднеголоценовым) временем формирования этих флор (Елина, Лебедева, 1982; Лебедева, 1983). Боре-



иные виды преобладают и в спектрах водных ПФ, где максимально возрастает также роль панполюзональных и полизональных «южных» видов, выходящих на 2-4-е места. Среди наземных естественных ПФ эти фракции наиболее «весомы» в пойме и на сплавинах, что иллюстрирует повышенную «буферность» экологических режимов околородных местообитаний, благодаря чему во флоры Субарктики включаются виды с «южным» типом распространения.

Доля арктической фракции (4-е место в спектре ПФ) закономерно снижается с высотой. Наибольший «вес» фракции отмечен в высокогорных моховых тундрах (поровну с бореальными видами). Соотношение цифр указывает на гетерохронный генезис этой ПФ, в состав которой вошли как плейстоценовые реликты, пережившие второй максимум валдайского ледникового «на месте», так и голоценовые мигранты пребореального, бореального и атлантического времени (Sorsa, 1965; Лебедева, 1983; Холод, 1994). В прочих тундровых ПФ доля арктической

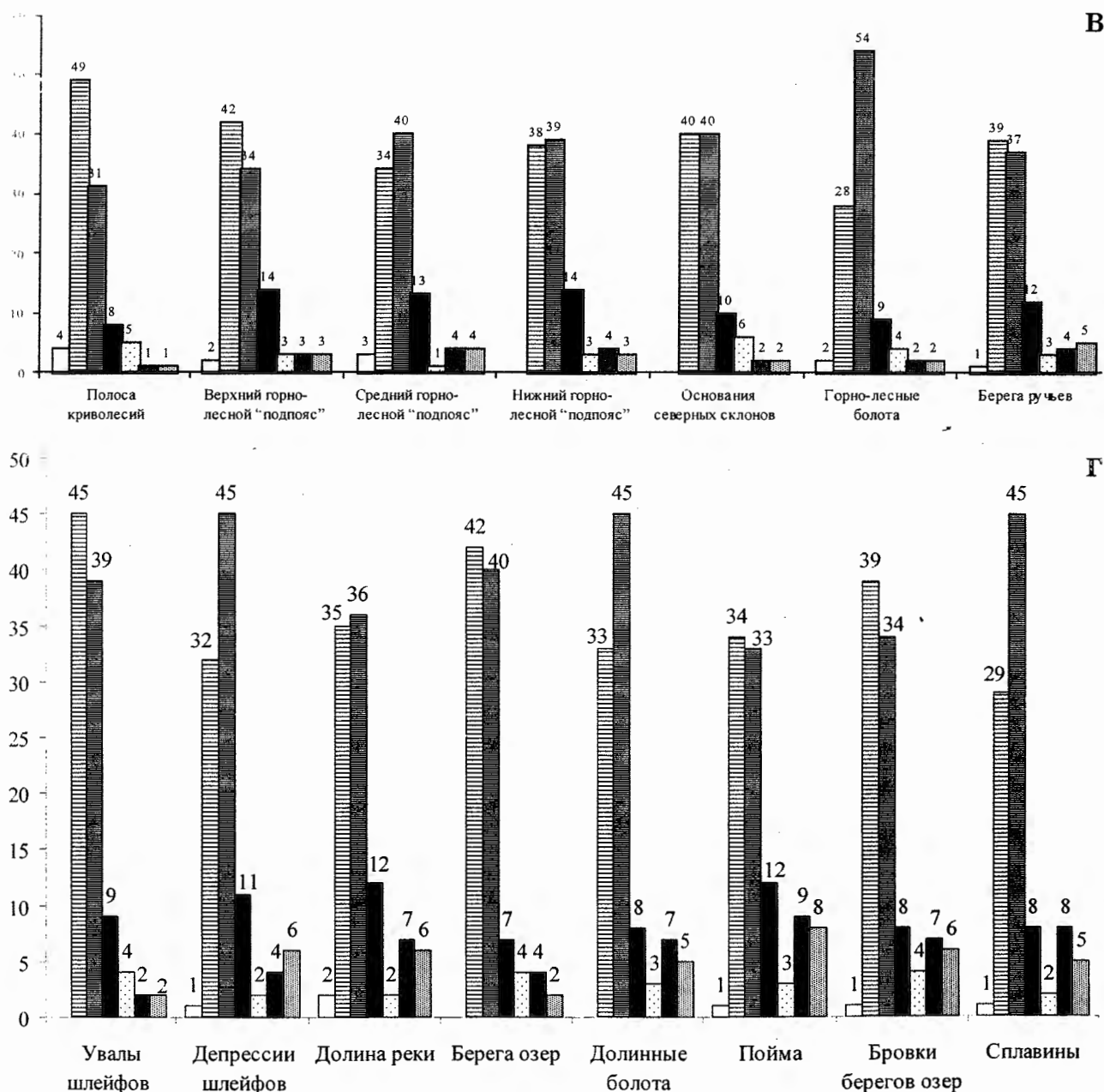


Рис. 2. Соотношение широтных фракций в спектрах ПФ предгорий Сальных тундр.

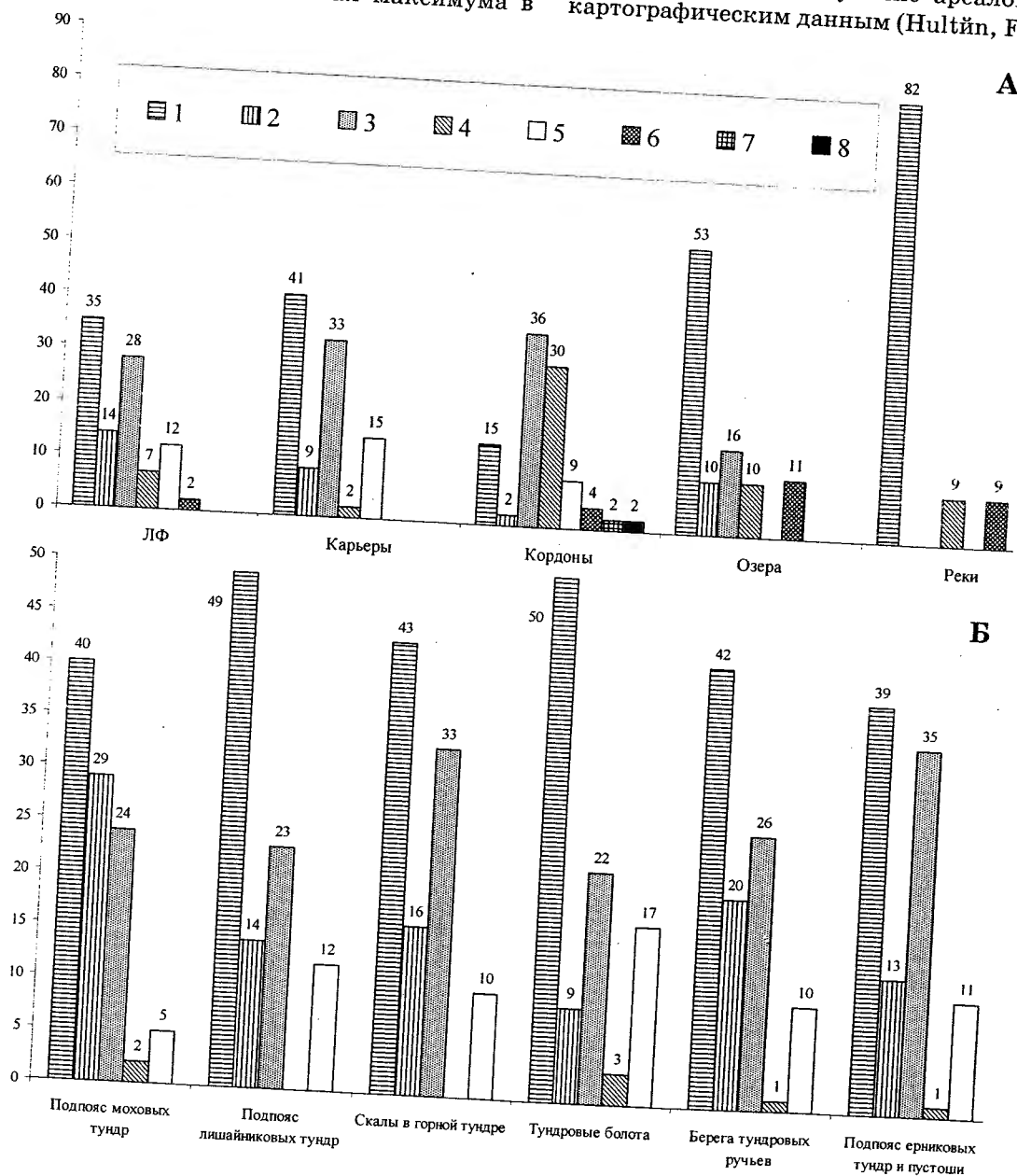
А – ПФ, антропогенно-трансформированные и водные ПФ; Б – ПФ горно-тундрового пояса; В – ПФ криволинейных и горно-лесного пояса; Г – ПФ долины р. Коньи. Наименования ПФ даны по оси абсцисс. Широтные фракции (по: Кучеров, Науменко, 2000): 1 – арктическая; 2 – гипоарктическая; 3 – бореальная; 4 – бореонеморальная; 5 – полизональная «северная»; 6 – полизональная «южная»; 7 – панполюзональная; 8 – лесостепная (адвентивная).

ких видов невелика, в лесном поясе – снижается до нуля у подножия склонов.

В распределении бореонеморальных видов парадоксальным образом не прослеживается высотного тренда, а значит – и закономерностей, обусловленных прямым действием радиационно-термических факторов. Отсутствие видов фракции в лишайниковых тундрах при одновременном наличии их в более холодных, но многоснежных моховых, скорее всего, объясняется сухостью и зимней малоснежностью первых. В горно-лесном поясе меньше всего бореонеморальных видов на болотах, где снег отчасти выдувается, а почва позже оттаивает. В долинных ПФ фракция «набирает» наибольший вес там, где летние колебания температуры и влажности приземного воздуха предположительно выровнены, а снегонакопление близко к максимуму возможному, достигая максимума в

водных ПФ. Приведенные факты могут быть объяснены как проявления «закона выравнивания среды»: у границ ареалов виды предпочитают местообитания со сглаженными амплитудами лимитирующих факторов, дабы избегнуть резких перепадов их значений (Матвеева, 1998; Кучеров, 2003). Сходные примеры описаны для неморальных гигрофитов в лиственных лесах Эстонии (Lippmaa, 1940); аналогичные виды в Подмоскowie названы Б. А. Юрцевым (личн. сообщ.) «неморальными хионофитами». В южной Карелии бореонеморальные виды также тяготеют к приручейным и болотно-травяным ельникам в логах и скрытопроточных понижениях – холодных, но влажных, многоснежных и укрытых от ветра (Кучеров, 2003).

В основу хориономического анализа ПФ (рис. 3) положено изучение ареалов видов по картографическим данным (Hult n, Fries, 1986).



При анализе использованы следующие укрупненные фракции: 1) голарктическая (циркумполярные, циркумбореальные виды); 2) амфиатлантическая (включая также восточноамерикано-евразийские виды); 3) евразийская (включая также евразийско-западноамериканские и европейско-западносибирские виды); 4) евро-сибирско- и европейско-древнесредиземноморская (условно «южные» виды); 5) европейская (в основном северо-европейские виды, в их числе феноскандские эндемики); 6) полирегиональная; адвентивные: 7) древнесредиземноморская; 8) азиатско-американская.

В спектре ЛФ, а также во флорах горных тундр и криволесий преобладает голарктическая фракция; «вес» следующей за ней (в большинстве ПФ) евразийской фракции составляет от 2/3 до 3/4 веса первой. Преобладание циркумполярных видов характерно для большинства тундровых флор – гольцовых и собственно арктических (Толмачев, 1974; и др.). Абсолютное преобладание циркумбореальных видов в спектрах водных ПФ порождено спецификой водной среды, во многом сглаживающей даже региональные различия экологических условий. Менее выражено преобладание голарктических

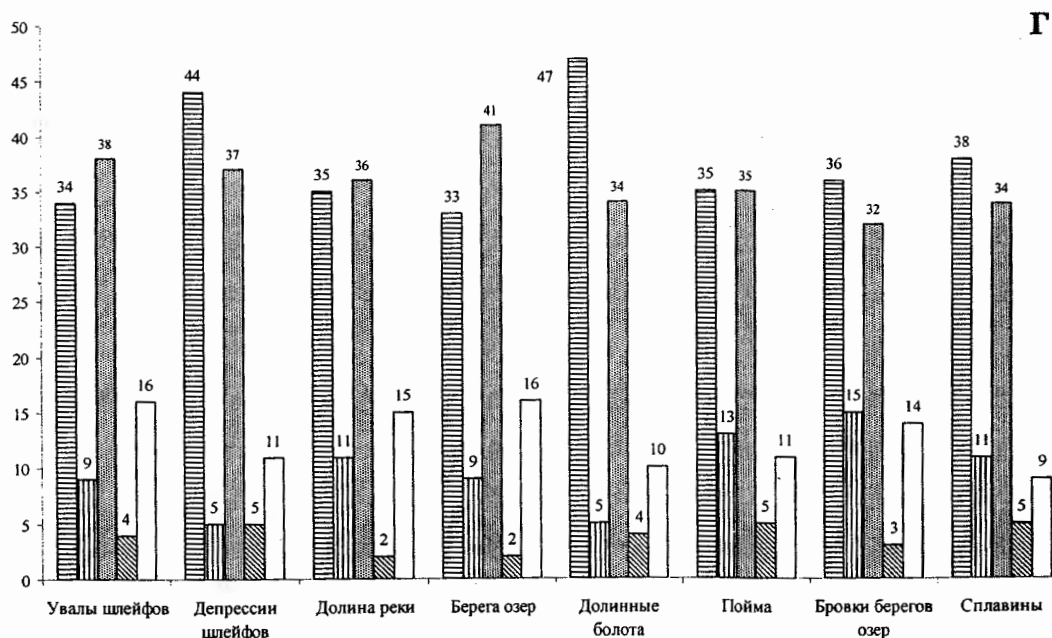
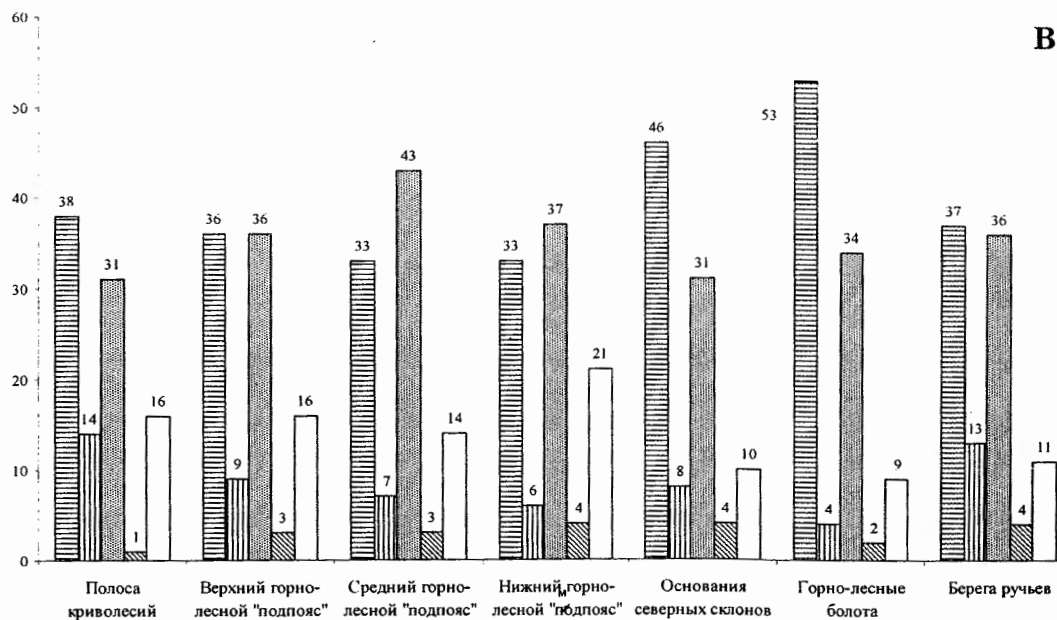


Рис. 3. Соотношение групп хориономических фракций в спектрах ПФ предгорий Сальных тундр.

Группы хориономических фракций: 1 – голарктическая; 2 – амфиатлантическая; 3 – евразийская; 4 – евро-сибирско- и европейско-древнесредиземноморская; 5 – европейская; 6 – полирегиональная; адвентивные: 7 – древнесредиземноморская; 8 – азиатско-американская. Прочие обозначения как на рис. 2.

видов над евразийскими в ПФ лесных болот. Это отчасти объяснимо «молодостью» болотных типов сообществ (чей возраст сопоставим с таковым арктических), единообразием условий в них по влажности почвы и ритму ее оттаивания. Столь же значимым фактором является третичный возраст большинства видов болотных растений (Богдановская-Гиенэ, 1946), что обусловило голарктическое простираие их ареалов в силу правила Виллиса. Сходные соотношения фракций в ПФ ерниковых тундр и криволесий указывают на раннеголоценовый генезис этих флор в период, когда миграция видов с востока не набрала еще полную силу (Лебедева, 1983). В большинстве ПФ речной долины, а также в верхнем горно-лесном «подпоясе» и по берегам ручьев доли обеих фракций выравниваются. Наконец, в ПФ нижнего и среднего горно-лесного «подпояса», на увалах шлейфов, по берегам озер и особенно в ПФ кордонов доля евразийской фракции превышает таковую голарктической, что указывает на соответственно недавний (суббореальный?) и новейший генезис этих флор.

В составе евразийской фракции в большинстве ПФ преобладают собственно евразийские виды, на чью долю приходится от 35 до 63% «веса» фракции (в ПФ кордонов – 76%); на 2-м месте – европейско-западносибирские (13-28%). Последние в значительной степени являются позднебореальными мигрантами, и соотношение данных двух элементов отчасти показывает, насколько «омоложен» состав флор в последующие интервалы голоцена. В криволесьях и в большинстве болотных ПФ доли элементов выравниваются (по 29-38%), а вдоль тундровых ручьев «вес» второго элемента достигает 50%, что отражает результаты восходящей экспансии видов в горах в атлантическую эпоху (Sorsa, 1965).

Доля европейской фракции (3-4-е место в спектрах ЛФ и большинства ПФ) минимальна в моховых тундрах, максимальна в нижнем горно-лесном «подпоясе»; в составе водных ПФ фракция отсутствует. Во всех ПФ в составе фракции преобладают североευропейские виды [(50-60-100%)], из них не менее 50-60 составляют северофенноскандские неоэндемики. В ПФ криволесий, берегов ручьев, верхнего и среднего горно-лесного «подпоясов» до 25-33% «веса» фракции набирают также центральноевропейско-североευропейские виды (*Phleum alpinum*, *Luzula sudetica*, *Dactylorhiza sudetica*, *Melampyrum* spp., *Cicerbita alpina*, etc.); по берегам тундровых ручьев они почти сравниваются с североευропейскими. Лишь в ПФ моховых тундр 1/3 «веса» фракции приходится на панъевро-

пейский гипоарктомонтанный элемент, представленный единственным видом (*Cryptogramma crispa*).

Позиции амфиатлантических видов наиболее значимы в ПФ моховых тундр, где они выходят на 2-е место в спектре, преобладая над евразийскими и всего на 1/4 отставая от циркумполярных. Это указывает на древность флоры, а также на ее особый генезис: видимо, представители фракции проникли в регион в позднем плейстоцене либо пережили второй максимум валдайского ледниковья на месте (Никонов, 1964; Холод, 1994). Специфика формирования вкупе с характерной локализацией в ландшафте (600-800 м над ур.м.) и особенностями режима увлажнения (формирование в поясе облаков и в условиях повышенной нивальности) побуждает выделить моховые тундры гор запада Кольского п-ова в отдельную высотно-поясную единицу, поскольку данные сообщества не могут быть отнесены к поясу холодных гольцовых пустынь в силу цельнопокровности (см. Холод, 1994). Мы предлагаем относить их к особому регионально выраженному подпоясу горнотундрового пояса, формирующемуся в условиях (суб)атлантического климата. Аналогичные сообщества еще более развиты в горах Западной Фенноскандии (Nordhagen, 1943).

В прочих горнотундровых ПФ позиции амфиатлантической фракции лишь несколько сильнее таковых европейской, при этом прослеживается тенденция к снижению «веса» фракции с уменьшением высоты местности. В пойме и по бровкам берегов озер доли обеих фракций выравниваются. Возможно, это результат расселения горнотундровых видов вниз по течению с внешними водами (Andersson et al., 2000). В горно-лесных и синантропизированных ПФ доля фракции существенно снижается, что указывает на омоложенность ПФ. Известно, что амфиатлантические связи в составе североευропейских флор отражают позднеплейстоценовые черты их генезиса, протекавшего в условиях миграции видов с северо-запада (Раменская, 1983; Dahl, 1998).

Роль полирегиональных видов наиболее значима в водных ПФ, евросибирско-древнесредиземноморских – также в ПФ кордонов.

При анализе биоморфного состава ПФ (рис. 4) использована система жизненных форм И.Г. Серебрякова в модификации Т.Г. Полозовой (1986), апробированная на материале тундровых и таежных флор Фенноскандии (Кучеров и др., 2000).

Биоморфный спектр ЛФ имеет «гипоаркто-таежный» облик (Кучеров и др., 2000): 1-е место занимают длиннокорневищные травы; 2-е –

короткокорневищные гербоиды, 3-е – рыхлодерновинные и рыхлокустовые граминоиды, 4-е – кустарнички. Однако почти во всех наземных ПФ сумма деревянистых биоморф превышает долю длиннокорневищных трав. В большинстве горнотундровых ПФ доля деревянистых форм достигает 2/3 всего спектра, лишь в моховых тундрах и вдоль ручьев снижаясь до 1/3. В свою очередь, более 2/3 от этих величин приходится на кустарнички (преимущественно гемипростратные и простратные), что характерно для тундрового типа растительности (Юрцев, 1991). Доля кустарников (вместе со стланиками сосны и ели) при этом составляет от S до j от таковой

кустарничков, что указывает на южнотундровый характер ПФ. Небольшой процент древесных видов в тундрах низкогорий возникает за счет подроста из семян, наносимых ветром от границы леса. В моховых тундрах древесных видов нет, кустарников вдвое меньше.

В горно-лесных ПФ доля деревянистых форм меняется от 1/3 вдоль ручьев до 2/5 в нижнем «подпоясе» и криволесьях. В последнем случае, а также при основании северных склонов значительна доля кустарничков, что может указывать на раннеголоценовые черты генезиса соответствующих ПФ. Максимум среди лесных ПФ (2/3) доля деревянистых форм достигает на ува-

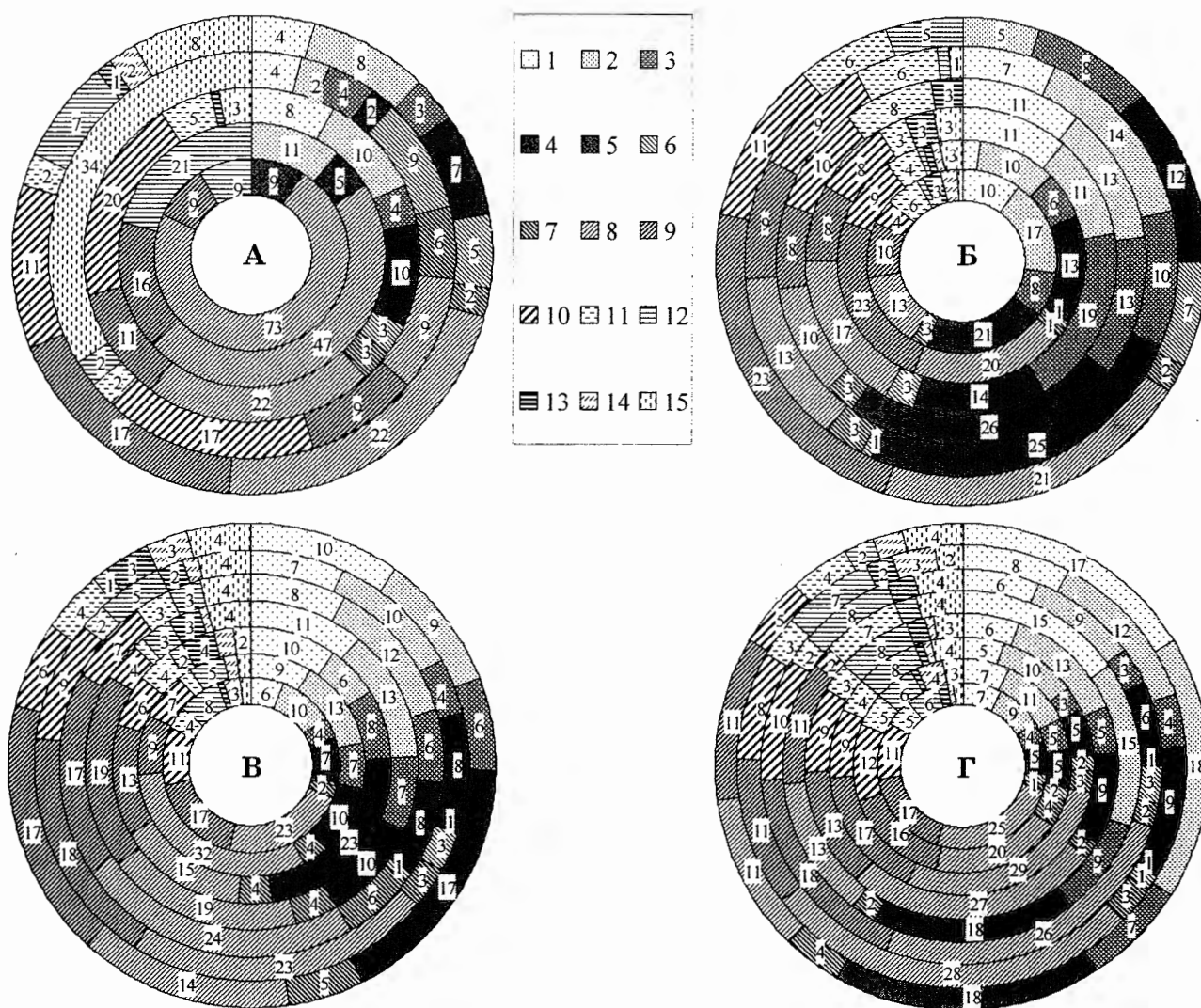


Рис. 4. Соотношение групп жизненных форм в спектрах ПФ предгорий Сальных тундр.

Флоры (чередование колец в центростремительном порядке): А – ЛФ, карьеры, кордоны, озера, реки; Б – подпояс моховых тундр, подпояс лишайниковых тундр, скалы в горной тундре, тундровые болота, берега тундровых ручьев, подпояс ерниковых тундр и пустоши; В – полоса криволесий, верхний горно-лесной «подпояс», средний горно-лесной «подпояс», нижний горно-лесной «подпояс», основания северных склонов, горно-лесные болота, берега ручьев; Г – увалы шлейфов, депрессии шлейфов, долина реки, берега озер, долинные болота, пойма, бровки берегов озер, сплавины.

Группы жизненных форм: 1 – деревья (включая всходы); 2 – кустарники и стланики; кустарнички: 3 – ортотропные; 4 – гемипростратные и простратные; 5 – полукустарнички; травы: 6 – стержнекорневые; 7 – корнеотпрысковые; 8 – длиннокорневищные; 9 – короткокорневищные; 10 – рыхлодерновинные и рыхлокустовые; 11 – плотнодерновинные; 12 – столонообразующие; 13 – надземнотолстяки; 14 – корнеклубневые; 15 – монокарпические.

лах шлейфов, где наибольшие доли также у деревьев и кустарников (почти по 1/5 от всего спектра). Богатство кустарниковых форм (более 1/10 всего спектра) – характерная черта феноскандских гипоаркто-таежных флор с повышенным разнообразием в родах *Salix* и *Betula* (Кучеров и др., 2000).

Лишь в ПФ долины реки, поймы и сплавин доля длиннокорневищных видов достигает либо даже превышает таковую деревянистых форм. Роль длиннокорневищных трав повышается также на лесных болотах, что связано с особенностями торфяной залежи как субстрата для роста и возобновления. В то же время в ПФ неоторфованных бровок берегов озер и особенно карьеров наибольших значений достигает доля рыхлодерновинных и рыхлокустовых граминоидов. Максимальная доля короткокорневищных трав отмечена в ПФ моховых тундр и берегов тундровых ручьев, где представители этой биоморфы играют роль «заполнителей мелких регулярных пустот» (Ниценко, 1965) в тундровой дернине. В водных ПФ доля длиннокорневищных трав достигает 1/2–3/4; на 2-е место в ПФ озер за счет рода *Potamogeton* выходят столонообразующие травы, чья доля в прочих ПФ мала.

В ПФ кордонов за счет адвентивных видов на 1-е место выходят монокарпики, максимального значения достигает также доля стержнекорневых трав; в итоге пропорции ПФ приближаются к таковым аридно-степных флор. В естественных ПФ доля стержнекорневых видов мала; исключение составляют лишь моховые тундры. Пропорции спектра этой ПФ (1/10 у стержнекорневых трав, по 1/5 у кустарничков и короткокорневищных гербоидов, сниженная роль кустарников) характерны скорее для гидроморфных вариантов типичных, нежели для южных тундр (Полозова, 1986), что служит дополнительным аргументом для выделения моховых тундр в отдельный высотный подпояс.

Выводы. 1. Пропорции ПФ могут существенно отличаться от таковых ЛФ.

2. Сопоставление спектров ПФ уточняет высотно-поясную структуру ландшафта.

3. В структуре ПФ могут быть прослежены черты, соответствующие различным этапам формирования послеледниковых флор. При этом результативен анализ всех типов спектров, будь то таксономические, географические или биоморфные; особенно эффективен параллельный анализ разнотипных спектров.

4. Анализ спектров выявляет внутриландшафтные «миграционные коридоры», по которым происходит (происходил) обмен флористическими элементами между разными ПФ.

5. Внутриландшафтное распределение некоторых групп видов, считающихся зонально обусловленными, может напрямую контролироваться иными факторами, нежели зональность и климат, хотя опосредованное действие последних все равно сохраняется.

6. На фоне спектров естественных ПФ отчетливо выступает специфика антропогенных влияний, нередко полностью преобразующих структуру флоры.

Литература

Берлина Н.Г. Сосудистые растения Лапландского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М., 1997. Вып. 64. 58 с.

Берлина Н.Г., Костина В.А., Кучеров И.Б., Чепиного В.В. Новые дополнения к флоре Лапландского биосферного заповедника (Мурманская обл.) // Бюл. МОИП, 2002. Отд. биол. Т. 107. Вып. 6. С. 57–59.

Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л., 1946. Вып. 2. С. 425–468.

Грибова С.А. Кольские кустарниковые и кустарничковые тундры // Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. С. 62–69.

Елина Г.А., Лебедева Р.М. Голоценовая динамика ландшафтных зон Северо-Запада европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 148–162.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта для высших учебных заведений. М 1:8000000. М., 1999.

Куваев В.В. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М., 1985. 78 с.

Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов европейского Севера) // Журн. общ. биол., 2003. Т. 64, № 6. С. 478–498.

Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Полозова Т.Г. Структура флоры заповедника «Кивач» в контексте сравнения локальных флор на широтном профиле Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 63–83.

Кучеров И.Б., Науменко Н.И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 37–62.

Лебедева Р.М. История развития растительности Кольско-Карельского региона в четвертичный период // Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. С. 176-182.

Малышев Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163-186.

Марина Л.В. Сравнительный анализ экологической структуры флор речных бассейнов (Восточный Алтай) // Ботан. журн., 1985. Т. 70, № 12. С. 1658-1664.

Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 7-176.

Никонов А.А. Развитие рельефа и палеогеография антропогена на западе Кольского полуострова. М.-Л., 1964. 184 с.

Ниценко А.А. О фитоценотипах // Ботан. журн., 1965. Т. 50, № 6. С. 797-810.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 122-134.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Холод С.С. Сложение и условия формирования неоднородного растительного покрова горных тундр Лапландского заповедника (Кольский полуостров) // Ботан. журн., 1994. Т. 79, № 9. С. 73-86.

Юрцев Б.А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Ботан. журн., 1991. Т. 76, № 1. С. 30-41.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.
Andersson E., Nilsson C., Johansson M.E. Plant dispersal along boreal rivers and its relation to the riparian flora // J. Biogeogr., 2000. V. 27. № 5. P. 1095-1107.

Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge, 1998. 297 p.

Elven R., Karlsson T. Salix L. // Flora Nordica. Stockholm, 2000. V. 1. P. 117-188.

Hulten E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein, 1986. 1172 p.

Lippmaa T. A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest // Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuens., 1940. V. 6. Fasc. 4. S. 1-56.

Nordhagen R. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Mus. Skr., 1943. V. 22. 607 S.

Sorsa P. Pollenanalytische Untersuchungen zur spätquartären Vegetations- und Klimaentwicklung in östlichen Nordfinnland // Ann. Bot. Fenn., 1965. V. 2. P. 301-413.

УДК 581.9 : 58.02(470)

О.В. Харитонова, О.В. Телегова

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СИНАНТРОПНОЙ ФЛОРЫ ЗАПОВЕДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ СЕВЕРНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Возникновение в нарушенных человеком местообитаниях синантропных или в той или иной мере синантропизированных растительных сообществ – одна из форм проявления более общего процесса синантропизации растительного покрова. Под синантропизацией понимают стратегию адаптации растительного мира к условиям среды, измененным или созданным в результате деятельности человека. Создание сети особо охраняемых природных территорий способствует сохранению разнообразия растительного мира. Однако невозможно полностью исключить влияние человека, поэтому необходим постоянный мониторинг степени антропогенной трансформации флоры и растительного покрова тер-

риторий данного ранга. В то же время путем достаточно продуманных мер, с учетом местных природных и социально-экономических условий возможно в некоторой степени контролировать процесс синантропизации растительности, ограничить его отрицательные последствия. Одним из обязательных условий такого контроля является выявление особенностей протекания процесса синантропизации в условиях заповедного режима в различных регионах (Горчаковский, 1979, 1984).

Район исследований. Исследования проводились на территории двух биосферных заповедников Урала.