

1977. Vol. 64, N 7. P. 887—896. — Frost F. H. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. I. Origin of vessels // Bot. Gaz. 1930. Vol. 89, N 1. P. 67—74. — Frost F. H. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment // Bot. Gaz. 1931. Vol. 91, N 1. P. 88—96. — Webber I. E. The woods of sclerophyllous and desert shrubs of California // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 3. P. 181—188.

Чечено-Ингушский государственный университет,
Грозный,
Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 V 1989.

УДК 581.54 : 581.14 (235.51)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Н. М. Деева

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА

N. M. DEYEVA. SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANTS FROM THE NORTH-WEST OF THE
PUTORANA PLATEAU

На основе изучения хода сезонных явлений в растительном мире представлена фитофенологическая периодизация года северо-западной части плато Путорана. Установлены границы отдельных сезонов и подсезонов и определены диагностические критерии. Представлена ритмологическая характеристика растений. Выделены типы растений по ритму развития листового аппарата и темпам прохождения основных генеративных фаз. Проведено сопоставление прохождения фаз вегетативного и генеративного циклов. Выявлены определенные закономерности изменения участия групп растений с разной периодичностью смены листового аппарата по мере поднятия в горы. Дано сравнение темпов сезонного развития растений разных географических элементов.

Сезонные явления в горных районах Крайнего Севера изучены довольно слабо. Фенологическими исследованиями почти не затронуто и плато Путорана. Исключением составляет работа О. Н. Мироненко (1975), в которой дана подробная характеристика фенологических периодов года центральной части плато Путорана. Имеются краткие сведения о сезонном развитии растительных сообществ северо-запада плато Путорана (Деева, 1982; Деева, Сазанова, 1982).

Плато Путорана, расположенное на северо-западе Среднесибирского плоскогорья, является самой высокой его частью; максимальные высоты — до 1701 м над ур. м., средняя высота — 900—1100 м (Белорусова, 1986).

Север плато Путорана относится к Средне-Сибирской подобласти Сибирской области Субарктического климатического пояса (Алисов, 1956). Среднегодовая температура в северо-западной части плато Путорана по данным ряда ближайших метеостанций равна $-9.2 \div -10.2$ °C (Справочник. . . , 1967). Самый холодный месяц — январь, со среднемесячной температурой воздуха $-25.8 \div -30.1$ °C, самый теплый — июль, с температурой воздуха $12.3 \div 13.7$ °C. Абсолютный максимум температуры воздуха $31 \div 32$ °, абсолютный минимум $-58 \div -60$ °. Заморозки возможны в течение всего вегетационного периода, особенно на вершине плато, где летние среднемесячные температуры значительно ниже. Относительная влажность воздуха довольно высока и составляет в среднем за год 77.0 %. Среднегодовое количество осадков, по данным метеостанции Норильск, — 429 мм, по данным метеостанции Лама — 547 мм, половина из них выпадает за 4 месяца теплого периода года. Продолжительность периода со снежным покровом — 218—262 дня. Снежный покров в равнинных частях и долинах района исследования появляется в первой декаде сентября, в гор-

ных же частях — нередко в третьей декаде августа. Устойчивый снежный покров образуется в конце сентября—середине октября. Средняя высота снежного покрова около 100 см. Высота снега на крутых горных склонах и на более высоких участках горных тундр на вершине плато колеблется от 0 до 5—6 см, реже до 10—20 см. В местах сильных забоев снега высота его достигает 10—15 м (Попов, Пармузин, 1975).

Значительный перепад высот плато Путорана обуславливает наличие трех хорошо выраженных поясов растительности: лесного (северотаежного), подгольцового и гольцового (горнотундрового). Северотаежный пояс находится на высотах от 50—60 (уровень воды в озерах Лама и Качук) до 200—250 м над ур. м. на склонах северной экспозиции и до 450—500 м на склонах южной экспозиции (Норин, 1986). Подгольцовый пояс поднимается до отметок 500—600 м на северных склонах и до 600—650 м на южных. Выше располагаются горные тундры. В северотаежном поясе основные площади заняты кустарничковыми зеленомошными лиственничниками (*Larix gmelinii*, *L. sibirica*). Еловые леса из *Picea obovata* вкраплены в фон лиственничников очень небольшими участками. Березовые леса (*Betula pubescens* s. l.) распространены на сухих местообитаниях, часто с поверхностным залеганием скальных пород. Лиственничные и березовые редколесья в районе исследования занимают небольшие площади. В подгольцовом поясе абсолютно господствуют кустарничковые заросли из *Alnus fruticosa*. Ольховые заросли прерываются разного рода горнотундровыми группировками и каменистыми россыпями. В ложбинах стока (на влажных участках) встречаются фрагменты ивняков (*Salix lanata*, *S. lapponum*, *S. hastata* и др.). На склонах гольцового пояса горные тундры встречаются лишь небольшими участками, основные массивы тундр расположены на горизонтальной поверхности плато (высота 950—1000 м над ур. м.). Здесь широко распространены тундры с несомкнутым растительным покровом — куртинные и пятнистые тундры; на влажных участках нередко осоковые тундровые группировки с сомкнутым растительным покровом. Основные ценообразователи горных тундр — *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Salix polaris*.

В соответствии с почвенно-географическим районированием СССР (Почвенно-географическое районирование. . . , 1962) Путоранская горная почвенная провинция входит в состав северотаежной подзоны глеево-мерзлотных почв Восточно-Сибирской мерзлотно-таежной области. В северо-западной части плато Путорана в лесном и подгольцовом поясах наиболее распространенными являются мелкоземистые щебнистые почвы, развитые в условиях хорошего дренажа на элюво-делювии траппов (Березовский, 1986).

Изучение сезонного развития растений и сообществ разных высотных поясов, проводившееся с 1978 по 1981 г., являлось составной частью комплексных исследований, осуществляемых сотрудниками Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в северо-западной части плато Путорана.

Фенологические исследования проводили в районе исследования на участках в разных высотных поясах с интервалом в 2—4 дня по методике И. Н. Бейдемана (1974). В северотаежном поясе фенонаблюдения велись в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике с подлеском из *Alnus fruticosa*, кустарничково-лишайниковом лиственничном редколесье с *Alnus fruticosa* и *Betula lanata*, кустарничково-лишайниковом березовом криволезье; в подгольцовом поясе — в кустарничково-моховом комплексном ольховнике; в гольцовом поясе — в куртинной и пятнистой дриадовых тундрах, кассиопово-дриадовой и осоковой тундрах.

Кроме того, осуществлялись регулярные наблюдения по вертикальным фенологическим профилям, проложенным на склонах разных экспозиций. Диагностика фенологических фаз проводилась по общепринятым методикам (Бейдеман, 1954; Булыгин, 1974, 1976; Елагин, 1976; Елагин, Лобанов, 1979).

В связи со слабой изученностью вопроса фитофенологической периодизации года в горных экосистемах Крайнего Севера на основании фенологических наблюдений в северо-западной части плато Путорана проведено подразделение вегетационного периода на отдельные сезоны и дана их характеристика. Для выполнения фитофенологической периодизации были использованы положения, предложенные Н. Н. Галаховым (1959, 1964), Г. Э. Шульцем (1967), Т. Н. Буториной (1979).

Фенологические сезоны представляют собой этапы года, внутри которых явления живой и неживой природы протекают в определенном, специфическом для этого этапа комплексе (Мкртчян, Айрапетян, 1982). Каждый сезон вегетационного периода характеризуется определенной напряженностью климатических факторов, соотношением процессов роста и отмирания, характером развития вегетативной и генеративной сфер растений. На основе проведенных наблюдений установлены границы фенологических сезонов и подсезонов, а для каждого подсезона определены диагностические критерии.

Результаты исследования выявили сходство в протекании сезонных явлений в растительном мире северотаежного и подгольцового поясов. Существенной разницы в сроках наступления и окончания отдельных сезонов и подсезонов между этими высотными поясами не обнаружено. В то же время отмечены значительные сдвиги в сроках весенних и осенних подсезонов в горных тундрах гольцового пояса.

Весенний сезон охватывает период от возобновления растениями вегетации до полного развертывания листвы (конец мая—начало июня). Он включает 3 подсезона.

Ранневесенний подсезон в северотаежном и подгольцовом поясах начинается в последнюю декаду мая и заканчивается в первой декаде июня, в горных тундрах на вершине плато — с 15 по 25 июня. Термическая граница между зимним и весенним сезонами — переход среднесуточных температур через нуль, максимальные температуры воздуха в течение ранневесеннего подсезона могут достигать 5—7 °С, минимальные постепенно приближаются к нулю. Выбор нулевой температуры обусловлен тем, что ассимилирующий аппарат растений Крайнего Севера может успешно работать при сравнительно низких температурах. Так, у многих растений о-ва Врангеля потенциальная интенсивность фотосинтеза при температуре от 0 до 5 °С может достигать 30—40 % от величины, найденной в зоне температурного оптимума (20—25°) (Герасименко, 1973, 1974).

Ранневесенний подсезон — пора таяния снега и талых вод. В наиболее прогреваемых местах — возобновление вегетации, в первую очередь у тех растений, у которых после перезимовывания частично или полностью сохраняются зеленые листья.

Средневесенний подсезон — в двух нижних поясах длится с 10 до 20 июня, в горных тундрах гольцового пояса — на протяжении последних 5 дней этого месяца. По многолетним данным, устойчивый переход среднесуточной температуры через 5 °С (по данным ближайшей метеостанции Лама) приходится на 12 июня. Оттаивают мерзлые почвы. Фенологическая граница между ранне- и средневесенними подсезонами — начало зеленения лиственниц. Раскрываются почки у *Betula pubescens*, *Alnus fruticosa*. В лесных сообществах района исследования в первую очередь начинают раскрываться почки растений верхних ярусов. Постепенно происходит раскрытие почек и развертывание ростовых процессов у большинства видов растений северотаежного и подгольцового поясов. К середине подсезона раскрываются почки у *Ribes triste*, *Betula nana*. Набухают почки кустарничков. Появляются первые листья у осок и злаков. Первой зацветает *Alnus fruticosa*, чуть позже — *Betula pubescens*. Зацветают ивы, начинают пылить плауны. К концу подсезона начинается интенсивное развертывание и отрастание листьев *Betula pubescens*, *Alnus fruticosa*, *Betula*

nana. Отдельные листья у березы достигают в длину 1.5—2 см, у ольхи — 3—3.5 см. Средняя длина хвои *Larix sibirica* в зеленомошных лиственничниках достигает 10 мм. В последние дни подсезона начинают раскрываться единичные почки у кустарничков.

Поздневесенний подсезон — в северотаежном и подгольцовом поясах длится на протяжении третьей декады июня, в горных тундрах гольцового пояса — на протяжении первых пяти дней июля. Отмечается дальнейшее повышение температуры. Ночные заморозки редки. Возможны снегопады, но снег обычно не лежит. Происходит подвижка льда на озерах. Заметно возрастает скорость оттаивания почв. Этот подсезон — пора интенсивного роста. Феноиндикатор наступления подсезона — зеленение *Betula nana*. Раскрываются почки у *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, развиваются листья у *Vaccinium uliginosum*. Происходит интенсивный рост листьев деревьев и кустарников. По сравнению с другими древесными породами значительно позже раскрываются почки у *Picea obovata*. Большая часть растений вступает в генеративный цикл. В этот период зацветают *Salix hastata*, *S. saxatilis*, *Eriophorum vaginatum*, *E. angustifolium*, *Draba pilosa*, *Ranunculus sulphureus*, *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, *Viola uniflora*, *Oxytropis nigrescens*. На вершине плато в это время наблюдается массовое возобновление вегетации. В кустарничковых тундрах раньше других зацветает *Novosieversia glacialis*. Вслед за ней приступают к цветению *Nardosmia gmelinii*, *N. glacialis*. В осоковых тундрах первыми зацветают пушицы. Быстрое вступление тундровых растений в генеративный цикл обеспечивает заблаговременное заложение почек и высокая степень их дифференциации (Sørensen, 1941; Гаврилук, 1961; Вихирева-Василькова, 1962; Hodgson, 1966; Деева, 1980).

Летний сезон — от полного развертывания листьев до появления осеннего расцветивания. Длится от начала июля до середины августа. Включает 3 подсезона.

Раннелетний подсезон — очень короткий, в двух нижних высотных поясах длится на протяжении первой декады июля, в гольцовом поясе — с 5 по 10 июля. Начало лета — это наступление безморозного периода. Термический критерий подсезона — устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через 10 °С. Максимальная температура воздуха составляет 25 °С, минимальная — не ниже 3—5 °С. Индикатором начала лета может служить зацветание *Betula nana*. Почти в это же время появляются первые цветущие экземпляры *Ribes triste*. Буторина (1979) начало лета в Красноярском крае датирует с момента зацветания шиповника — зонального панареального феноиндикатора. В районе нашего исследования, находящемся в северной части этого края, первые цветущие экземпляры *Rosa acicularis* на южных склонах подгольцового пояса были отмечены 7 июля, в лесном поясе шиповник зацветает позже, в начале третьей декады июля.

Характерная черта раннего лета — резкое ускорение ростовых процессов на фоне значительного улучшения термических условий. Происходит интенсивное накопление фитомассы. Среднесуточный прирост годичных побегов *Betula pubescens* может достигать в этот период 5—9 мм, побегов *Alnus fruticosa* — 1.5—2.5 мм, побегов доминирующих кустарничков — 1.5—3.0 мм. Резко возрастает число цветущих видов во всех высотных поясах. Зацветают *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Carex ericetorum* subsp. *melanocarpa*, *Hierochloa alpina*, *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, *Saxifraga nivalis*, *Erysimum pallasii*, *Trollius asiaticus*, *Viola uniflora*. На каменистых склонах подгольцового пояса наблюдаются яркие красочные аспекты. Несмотря на позднее возобновление вегетации растений в горных тундрах на вершине плато, здесь уже в начале лета много цветущих растений. В кустарничковых тундрах цветут *Parrya nudicaulis*, *Eritrichium villosum*, *Lloydia serotina*, *Salix polaris*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*. В осо-

ковых тундрах зацветают *Caltha arctica*, *Salix reptans*, *Lagotis minor*, *Carex fuliginosa* subsp. *misandra*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*.

Среднелетний подсезон во всех высотных поясах длится на протяжении второй и третьей декад июля. Как правило, это наиболее теплый период года. Высоки и относительно устойчивы как дневные, так и ночные температуры. Среднесуточная температура воздуха редко опускается ниже 10 °C, в основном она держится выше 15 °C, в отдельные дни поднимается до 25—30 °C. Минимальная температура воздуха редко опускается ниже 5 °C. Среднесуточная температура почвы на глубине 5 см в лиственных лесах в отдельные дни достигает 15—17 °C. Во второй половине июля скорость оттаивания почв снижается, уровень мерзлоты опускается до глубины, близкой к максимальной. Полное освобождение озер ото льда происходит обычно в середине июля. И в этот теплый период лета возможно временное выпадение снега на вершинах гор. Так, в 1981 г. в верхней части гор снег выпал 15 июля. Среднесуточная температура воздуха в нижней части лесного пояса составила в это время 9.6 °C.

О начале полного лета сигнализирует начало массового цветения *Vaccinium uliginosum* в лесном и подгольцовом поясах, в тундровых сообществах в это время — пик цветения *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, создающих красочный белый аспект. Буторина (1979) за начало полного лета для Красноярского края принимает начало созревания красной смородины. По данным наших наблюдений, появление первых зрелых ягод *Ribes triste* в северо-западной части плато Путорана в годы с теплым летом отмечено в самых последних числах июля, в годы с холодным летом — к началу второй декады августа. Таким образом, созревание смородины происходит уже в позднелетье.

В середине лета скорость ростовых процессов у большинства видов растений снижается. Период высокой интенсивности роста заканчивается к 10—15 июля, и на протяжении второй половины этого месяца рост растений завершается. Период роста у листопадных кустарничков и некоторых зимне-летнезеленых кустарничков короче, чем у травянистых многолетников. В первых числах августа заканчивается рост побегов *Betula pubescens*, *B. nana*. К этому времени фитомасса как отдельных растений, так и сообществ в целом достигает максимальных величин.

В среднелетье отмечено наибольшее количество цветущих видов растений. Цветение голубики в лесных ценозах наблюдается на протяжении второй декады июля. Брусника зацветает на несколько дней позже, период ее цветения более продолжительный. Еще более длительно цветение багульника. В середине подсезона отмечено и массовое цветение *Pyrola rotundifolia*. Кроме перечисленных видов в названный период зацветают *Trientalis europaea*, *Boschniakia rossica*, *Cardamine macrophylla*, *Linnaea borealis*, *Rosa acicularis*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Cerastium mutabile* subsp. *alpinum*, *Veronica longifolia*, *Silene tenuis* subsp. *paucifolia*, *Rubus arcticus*, *Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica*. На каменистых осыпях северотаежного и подгольцового поясов зацветают *Juniperus sibirica*, *Spiraea media*, *Minuartia arctica*, *Phlojodicarpus villosus*. В горнотундровых сообществах на вершине плато кроме *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona* цветут *Saxifraga nelsoniana*, *S. bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *Minuartia macrocarpa*. К концу среднелетнего подсезона количество вновь зацветающих видов резко падает, особенно в северотаежном поясе.

Позднелетний подсезон во всех высотных поясах длится с 1 по 15—20 августа. Температуры воздуха и почвы в этот период снижаются. В отдельные годы позднелетний подсезон может быть почти таким же теплым, как и среднелетний. Ростовые процессы растений в основном завершены. Усиливаются процессы отмирания, запасы зеленой фитомассы начинают снижаться. Отмечаются первые признаки осеннего расцветивания. Феноиндикатором наступления подсезона может служить самое первое появление осенней окраски

у *Betula pubescens*, зацветание *Campanula rotundifolia* subsp. *langedorffiana*. Подавляющее количество растений находится в фазе созревания семян и плодов. В позднелетье большее количество цветущих видов — в подгольцовом поясе, в северотаежном они единичны. В этот период цветут *Arnica iljinii*, *Erigeron eriocephalus*, *Aster alpinus*, *Saussurea parviflora*, *S. tilesii*, *Hieracium robustum*, *Senecio resedifolius*, *Arctagrostis latifolia*, *Stellaria ciliatosepala*, *Thymus reverdattoanus*.

Вызревают ягоды шикши, голубики, морошки, малины. В местах, поздно освобождающихся от снега, — разгар цветения растений.

Осенний сезон — с 15—20 августа до конца сентября. Охватывает период от массового осеннего расцветивания листьев до появления устойчивого снежного покрова. По особенностям термического режима и состоянию растительности выделяются два подсезона.

Раннеосенний подсезон — с 15—20 августа до первых чисел сентября, в горных тундрах на вершине плато — с 15 по 25 августа. Термическая граница начала осени — переход среднесуточных температур воздуха через 5 °C. В конце августа на вершине плато может появиться снежный покров. Наблюдается массовое осеннее расцветивание растений. Цветущие растения немногочисленны. В конце августа начинают созревать ягоды у брусники. Начинается листопад кустарников и кустарничков.

Позднелетний подсезон — с 5 сентября почти до конца этого месяца, в горных тундрах гольцового пояса — с 25 августа по 10 сентября. Среднесуточные температуры близки к нулю. Снежный покров сохраняется иногда на протяжении нескольких дней. Массовый листопад кустарничков, кустарников и деревьев. Быстрыми темпами идет отмирание травянистых растений. Продолжается рассеивание созревших семян. Вегетация растений завершается. Заканчивается период образованием устойчивого снежного покрова.

Зимний сезон — самый продолжительный в районе исследования (с последней декады сентября до последних чисел мая). Характеризуется поступлением наименьшего количества солнечной радиации. Зимний период начинается с перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°.

Растения находятся в состоянии покоя. Облик ландшафта определяет устойчивый снежный покров.

Район исследования характеризуется быстрой сменой сезонов и подсезонов года. Наиболее кратковременны весенние и раннелетний подсезоны (10—15 дней). Остальные подсезоны длятся 20—25 дней. Сроки наступления и продолжительность сезонов определяются термическим режимом и значительно варьируют от года к году. Изучение фитофенологической структуры теплового времени года выявило, что во всех высотных поясах осенняя и весенняя вегетации составляют 25—30 % от длительности вегетационного периода, летняя — 40—45 %.

В летние месяцы с возрастанием высоты над уровнем моря среднемесячные температуры понижаются на 0.5—0.7° на каждые 100 м (Справочник. . ., 1967). В связи с этим по мере поднятия в горы, особенно по северным склонам, сроки наступления весенних явлений запаздывают, по южным же склонам сезонные процессы в северотаежном и подгольцовом поясах протекают сходным образом. Как отмечает А. И. Земцова (1975), на плато Путорана склоны крутизной 20°, обращенные на юг, в летнее время выигрывают по сравнению с горизонтальной поверхностью от 5 до 25 % суточных сумм радиационного баланса. В это же время на северных склонах такой же крутизны радиационный баланс на 15—30 % ниже, чем на горизонтальной поверхности. Разница в сроках прохождения фенологических фаз у растений северных и южных склонов составляет от нескольких дней до двух недель, при этом от начала к концу вегетационного периода эти различия сглаживаются, т. е. весенние явления продвигаются в горы медленнее, чем более поздние.

Характеристика растений по темпам сезонного развития

Характер сезонного развития является одним из важнейших признаков растительных сообществ. Ритм развития сообществ определяется ритмологическими особенностями слагающих сообщество видов, поэтому пониманию характера их сезонного развития способствует изучение типов растений по ритмам их развития. Ритмологическая структура растительных сообществ включает важные аспекты экологической информации, указывает на своеобразие их экологической обстановки (Голубев, 1982).

Наиболее детальная классификация феноритмотипов растений разработана И. В. Борисовой (1972).

Типы растений по ритму развития листового аппарата.

По продолжительности жизни и периодичности смен листового аппарата растения района исследования объединены в 3 группы.

1. Многолетнезеленые, или вечнозеленые, растения. Эта группа включает следующие виды: *Picea obovata*, *Juniperus sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope tetragona*, *Chamaedaphne calyculata* и др.

2. Зимне-летнезеленые растения. Эта группа объединяет многие осоки, пушицы, ожики, злаки, а также *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *S. nivalis*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *M. macrocarpa* и другие виды.

3. Летнезеленые растения. В эту группу входит большинство видов района. Почти во всех исследуемых сообществах преобладают летнезеленые растения, на долю которых приходится 42.9—61.7 % от общего количества видов сообщества (см. таблицу).

Соотношение видов с разной периодичностью смен листового аппарата в растительных сообществах разных высотных поясов, %

Название сообщества	Группа растений		
	многолетнезеленые	зимне-летнезеленые	летнезеленые
Бруснично-голубично-зеленомошный листовничник с подлеском из <i>Alnus fruticosa</i>	30.8	15.4	53.8
Кустарничково-лишайниковое листовничное редколесье с <i>Alnus fruticosa</i> и <i>Betula nana</i>	25.0	25.0	50.0
Кустарничково-лишайниковое березовое кри-волесье	33.4	22.2	44.4
Кустарничково-моховой комплексный ольховник	11.8	26.5	61.7
Пятнистая дриадовая тундра	5.3	42.1	52.6
Кассиопово-дриадовая тундра	7.1	50.0	42.9
Осоковая тундра	0	50.0	50.0

Выявляются определенные закономерности в изменении роли вечнозеленых и зимне-летнезеленых растений в сообществах по мере поднятия в горы. Результаты проведенного исследования показали, что снизу вверх по высотному профилю доля вечнозеленых растений снижается. Наиболее высокий процент растений этой группы отмечен в лесных сообществах (25.0—33.4 %), несколько ниже в подгольцовых ольховниках (11.8 %) и самый низкий — в кустарничковых тундрах на вершине плато (5.3—7.1 %). В осоковых тундрах растения этой группы отсутствуют. И. Г. Серебряков (1961, 1962, 1963, 1964 и др.), изучавший ритм сезонного развития растений разных ботанико-географических

зон, отметил, что при продвижении с юга на север в сообществах уменьшается доля вечнозеленых растений. Подобное явление наблюдается и в горных районах Севера при продвижении от нижнего высотного пояса с наиболее благоприятными термическим и снеговым режимами к верхнему, где условия для развития растений наиболее суровы.

На северо-западе плато Путорана по мере поднятия в горы снижение роли вечнозеленых растений сопровождается возрастанием роли зимне-летнезеленых растений. Оказалось, что в горных тундрах голецового пояса доля зимне-летнезеленых растений в 2 с лишним раза больше, чем в лесных сообществах северо-таежного пояса.

Среди древесных пород первыми зацветают летнезеленые *Larix gmelinii*, *L. sibirica*, *Betula pubescens*. Единственный представитель вечнозеленых — *Picea obovata* — зацветает позже. Почти все кустарники, произрастающие в районе исследования, являются летнезелеными растениями. Наиболее рано зацветают *Alnus fruticosa*, *Betula nana*, *Ribes triste*, виды рода *Salix*. В середине лета цветут *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis* и другие виды. Отсутствуют кустарники, цветущие в позднелетний подсезон. Среди кустарничков наиболее раноцветущими являются летнезеленые. Основная часть кустарничков, среди которых заметное место занимают вечнозеленые, цветет в середине лета. Нет кустарничков, зацветающих в позднелетний под-сезон.

Типы растений по темпам прохождения фаз генеративного цикла

Для выделения фенологических групп в первую очередь следует принимать внимание данные по времени зацветания растений, которые, будучи корреля-ционно связаны с остальными фенофазами, в известной мере представляют следние (Зайцев, 1978).

На основе анализа последовательности зацветания растений района иссле-ования было выделено 4 группы растений. В каждую из выделенных групп объединялись растения, зацветающие на протяжении одного фитофенологиче-ского подсезона.

1. Весенние растения. Эта группа немногочисленна — *Alnus fruticosa*, *Betula pubescens*, *Novosieversia glacialis*, *Nardosmia glacialis*, *Salix hastata*, *saxatilis*, *Eriophorum vaginatum*, *Draba pilosa*, *Erysimum pallasii* и другие виды.

2. Раннелетние растения — *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Ribes triste*, *Hierochloa alpina*, *Parrya nudicaulis*, *Caltha arctica*, *Saxifraga nivalis*, *Betula nana*, *Trollius asiaticus*, *Pedicularis oederi* и другие виды.

3. Среднелетние растения — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. octopetala*, *Rosa acicularis*, *Minuartia arctica*, *Atragene sibirica*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Pyrola rotundifolia*, *Cassiope tetragona*, *Pedicularis arctica*, *Rubus arcticus* и др.

4. Позднелетние растения — *Arnica iljinii*, *Erigeron eriocephalus*, *Geranium alpinum*, *Saussurea tilesii*, *Arctagrostis latifolia*, *Campanula rotundifolia* subsp. *langsdorffiana*, *Stellaria ciliatosepala* и другие виды.

Количество групп по срокам зацветания определяет и количество групп, деленных по срокам начала плодоношения. При этом каждая из этих групп объединяет почти все те же виды, что и соответствующая группа по срокам цветения.

По продолжительности периода цветения выделены 3 группы растений.

1. Короткоцветущие (период цветения до 10 дней) — *Betula pubescens*, *B. nana*, *Ribes triste*, *Arctostaphylos alpina*, *Caltha arctica*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix hastata*, *S. polaris* и другие виды.

2. Растения со средней продолжительностью цветения (10—20 дней) — *Alnus fruticosa*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Pyrola rotundifolia*, *Calamagrostis purpurascens*, *Parrya nudicaulis*, *Cassiope tetragona*, *Minuartia arctica*, *Arnica iljinii* и другие виды.

3. Длительноцветущие растения (> 20 дней) — *Campanula rotundifolia* subsp. *langsdoerffiana*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pachypleurum alpinum*, *Rubus arcticus* и другие виды.

В зависимости от продолжительности периода созревания плодов выделены 3 группы растений.

1. Быстрозревающие растения (с периодом созревания плодов в теплые годы — до 15—20 дней) — *Thymus reverdattoanus*, *Arnica iljinii*, *Aster alpinus*, *Minuartia arctica*, *Dryas octopetala* и некоторые другие.

2. Растения со средней продолжительностью созревания (около одного месяца). Эта группа растений наиболее многочисленна — *Salix hastata*, *S. polaris*, *S. saxatilis*, *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis purpurascens*, *Vaccinium uliginosum*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *S. nivalis*, *Eritrichium villosum*, *Eriophorum angustifolium*, *Pedicularis sudetica* и другие виды.

3. Длительносозревающие растения (период созревания 1—2 месяца) — *Alnus fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Pyrola rotundifolia*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Parrya nudicaulis*, *Carex umbrosa* subsp. *sabynensis* и др.

Для лучшего понимания ритмологических особенностей растений определенный интерес представляет сопоставление фенологических фаз развития вегетативных и генеративных органов, при этом наиболее важно проанализировать сопряженность вегетативных фаз с центральной фазой генеративного цикла — фазой цветения.

Отнесение растений исследуемых сообществ к 3 группам, выделяемым по состоянию листового аппарата в период цветения растений, показало, что растения, цветущие до образования листьев, в нашем районе, как и в других, немногочисленны. Представители этой группы — *Alnus fruticosa*, *Salix pulchra* и некоторые другие виды ив, *Eriophorum vaginatum*. В лесных ценозах северотаежного пояса наиболее многочисленна группа растений, цветущих в период облиствения (*Larix gmelinii*, *L. sibirica*, *Betula pubescens*, *B. nana*, *Ribes triste*, представители рода *Carex* и ряд других видов). В подгольцовых ольховниках наиболее представительна группа растений, цветущих после облиствения. Представители третьей группы — *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Pachypleurum alpinum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Aster alpinus*, *Erigeron eriocephalus*, *Senecio resedifolius*, *Saussurea resedifolius*, *S. parviflora*, *S. tilesii*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa pratensis* и другие виды. Анализ распределения растений данных групп по вертикальным ярусам лиственных лесов и редколесий показал, что верхний, древесный, ярус образован породами, цветущими в период образования листового аппарата; верхний подъярус кустарникового яруса — видом, цветущим до образования листьев, нижний же подъярус — представителями всех 3 групп; травяно-кустарничковый ярус — видами второй и третьей групп.

В лиственных лесах района стационара значительную долю составляют анемофильные растения, цветение которых происходит в начале разветвления листьев, в период наиболее интенсивного ветрового режима. Видимо, в процессе длительной эволюции у этих растений выработалась определенная сопряженность в прохождении фаз вегетативного и генеративного циклов, обеспечивающая их более надежное опыление. В лесных сообществах почти совсем отсутствуют специализированные энтомофильные растения; ряд видов растений с цветками неспециализированного энтомофильного типа обладает высокой ценотической активностью (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, в меньшей степени *Ledum palustre*). Эти виды растений цветут в наиболее благоприятный по погодным условиям период полного лета, когда облиственность их завершается и скорость ветра ослабевает. Для энтомофильных растений сопряженность вегетативных и генеративных фаз в ходе сезонного развития, очевидно, не имеет той

роли, как для анемофильных растений. В подгольцовых ольховых комплексах, а также в различных группировках на каменистых осыпях лесного и подгольцового доясов, на склонах долин горных ручьев заметно возрастает доля энтомофильных растений. Большинство растений со специализированными длиннотрубчатыми зигоморфными цветками зацветает в середине лета (и лишь единичные представители этой группы зацветают в ранне- и позднелетний подсезоны). Растения этой группы зацветают после образования листового аппарата. В вышеперечисленных фитоценозах и группировках, для которых характерна смена нескольких красочных аспектов, возрастает численность и ценотическая значимость растений с неспециализированными актиноморфными цветками. Как отмечает ряд исследователей (Чернов, 1978; Ходачек, 1980, и др.), для этих растений тундровой зоны характерно опыление одновременно многими способами.

Определенный интерес представляет сравнение темпов сезонного развития растений разных географических элементов. Во флоре стационара преобладают арктоальпийские (121) и бореальные (81) виды. К последней весьма близка по типу ареалов гипарктобореальная группа (48). Арктическую и гипарктическую группы составляют 30 видов (Кожевников, 1986). В лиственных лесах района исследования преобладают бореальные и гипарктобореальные виды, в лиственных редколесьях также преобладают представители этих групп, но здесь возрастает роль арктоальпийских видов. В подгольцовых ольховых комплексах на первом месте — арктоальпийские виды, но еще высока доля гипарктобореальных, бореальных и гипарктических видов. В кустарничковых тундрах гольцового пояса преобладают представители арктоальпийской группы, представители других групп немногочисленны или единичны. В осово-моховых тундрах преобладают арктоальпийские и арктогипарктические виды.

Сопоставление сезонного развития растений разных географических элементов показало, что каждый такой элемент включает растения с разными ритмами развития, в том числе и с разными сроками зацветания. Выявление роли растений отдельных географических элементов в пределах групп, выделенных по срокам зацветания, показало, что во всех фенологических группах наибольший процент составляют арктоальпийские и бореальные виды, при этом самый высокий процент арктоальпийских видов отмечен среди весенних растений, самый высокий процент бореальных видов — среди позднелетних. Гипарктические виды почти совсем отсутствуют в группе весенних растений. Н. Г. Москаленко (1966), изучавшая сезонное развитие фитоценозов лесотундры в окрестностях г. Норильска, отмечает, что в данном районе раньше других зацветают гипарктические и арктоальпийские виды, бореальные же виды отличаются более поздним зацветанием. Гипарктические виды по срокам зацветания занимают промежуточное положение.

В заключение отметим, что своеобразие сезонной структуры года в северопадной части плато Путорана проявляется в кратковременности отдельных сезонов теплого времени года, особенно весенних и раннелетнего, длящихся всего 5—15 дней. При этом почти все подсезоны в горных тундрах гольцового пояса протекают быстрее, чем в нижних высотных поясах.

Сравнение растительных сообществ разных высотных поясов по ряду проанализированных признаков обнаруживает как известное сходство между ними, так и определенные различия. Анализ растений исследуемых сообществ по ритму развития ассимиляционного аппарата показал, что почти во всех сообществах преобладают летнезеленые растения. Показано, что от нижнего высотного пояса к верхнему в растительных сообществах снижается доля вечнозеленых растений и возрастает доля зимне-летнезеленых.

Изучение сопряженности фаз вегетативного и генеративного циклов растений выявило, что в лесных фитоценозах северотаежного пояса преобладают

растения, цветущие в период облиствения, в растительных же сообществах и группировках подгольцового пояса наиболее многочисленна группа растений, цветущих после облиствения. Растения, цветущие до образования ассимиляционного аппарата, немногочисленны.

В лесных фитоценозах заметную долю составляют анемофильные растения, очень мало специализированных энтомофильных растений. В сообществах подгольцового пояса доля энтомофильных растений заметно возрастает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с. — Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1954. 131 с. — Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с. — Белорусова Ж. М. Геологическое строение и рельеф // Горные фитоценозные системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 7—13. — Березовский В. А. Почвы // Там же. С. 13—26. — Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5—48. — Булыгин Н. Е. Дендрология: Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: Изд-во ЛТА, 1974. 81 с. — Булыгин Н. Е. Дендрология: Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: Изд-во ЛТА, 1976. 69 с. — Буторина Т. Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1979. 231 с. — Вихирева-Василькова В. В. О почках возобновления арктических растений // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 8. С. 1141—1151. — Гаврилюк В. А. Формирование цветка у некоторых растений юго-востока Чукотки // ДАН СССР. 1961. Т. 137, № 2. С. 448—450. — Галазов Н. Н. Изучение структуры климатических сезонов года. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 183 с. — Галазов Н. Н. Фенология климатического режима // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 6. С. 773—785. — Герасименко Т. В. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 4. С. 493—504. — Герасименко Т. В. Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений о. Врангеля: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1974. 33 с. — Голубев В. Н. Методические особенности фенологических наблюдений за растениями в составе зонально-поясных типов растительности // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 60—61. — Деева Н. М. Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 59—96. — Деева Н. М. Сезонное развитие растительных сообществ северо-запада плато Путорана // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 47—48. — Деева Н. М., Сазанова Н. А. Сезонное развитие растений горных тундр северо-запада плато Путорана // VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». III. Экология и физиология высокогорных растений: Тез. докл. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1982. С. 14. — Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1976. 230 с. — Елагин И. Н., Лобанов А. И. Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука, 1979. 95 с. — Зайцев Г. Н. Фенология травянистых многолетников. М.: Наука, 1978. 149 с. — Земцова А. И. Типы погоды // Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975. С. 19—31. — Кожеевников Ю. П. Сосудистые растения // Горные фитоценозные системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 45—77. — Мирошников О. Н. Сезоны года в центральных Путоранах // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск: Изд-во СО АН СССР, 1975. С. 140—173. — Муртаев Р. С., Айрапетян Ф. П. Продолжительность естественных сезонов года в Армянской ССР // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 19—20. — Москаленко Н. Г. Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири. По материалам района Норильска: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1966. 20 с. — Норил Б. Н. Леса // Горные фитоценозные системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 168—209. — Попов Е. А., Пармузин Ю. П. Водный режим рек и озер Норильского района // Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975. С. 32—56. — Почвенно-географическое районирование СССР (в связи с сельскохозяйственным использованием земель). М.: Изд-во АН СССР, 1962. 422 с. — Серебряков И. Г. Ритм сезонного развития растений хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 78—97. — Серебряков И. Г. Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 3. С. 65—81. — Серебряков И. Г. Некоторые данные о ритме сезонного развития растений долины р. Пясин в ее нижнем течении // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, вып. 2. С. 77—90. — Серебряков И. Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 62—75. — Справочник по климату СССР. Вып. 21. Красноярский край и Тувинская АССР. Л.: Гидрометеоздат, 1967. 230 с. — Ходячек Е. А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Тай-

мыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 105—117. — Чернов Ю. И. Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 264—290. — Шульц Г. Э. Фенологические явления лесотундры и перспективы их дальнейшего изучения // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Л.: Изд-во АН СССР, 1967. Вып. 7. С. 42—50. — Hodgson H. J. Floral initiation in Alaskan Gramineae // Bot. Gaz. 1966. Vol. 127, № 1. P. 64—70. — Sørensen T. Temperature relations and phenology of the Northeast Greenland flowering plants // Medd. om Grönland. 1941. Bd 125, N 9. P. 1—305.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 III 1989.

УДК 502.75 : 581.9

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

А. В. Полянская

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ДЕЛЬТЫ РЕКИ САМУР ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

A. V. POLYANSKAYA. CHANGES OF SPECIES COMPOSITION OF VEGETATIVE COMMUNITIES IN THE SAMUR RIVER DELTA UNDER THE IMPACT OF ANTHROPOGENIC FACTORS

С помощью коэффициента Жаккара и меры Симпсона оцениваются изменения в видовом составе растительных сообществ дельты р. Самур, произошедшие за последние десятилетия.

В 1987 г. лаборатория экологии Института водных проблем АН СССР провела исследования дельтовых экосистем западного побережья Каспийского моря. Частью этой работы было выяснение состояния растительного покрова дельты р. Самур, расположенной на пограничной территории Азербайджана и Дагестана. Для этой цели использовали несколько показателей, одним из которых является флористический состав сообществ. Произошедшие изменения оценивали путем сравнения геоботанических описаний, сделанных Н. П. Соколовой в начале 60-х годов и повторенных нами. Более ранние данные не использовались, во-первых, потому что они носят общий характер (если и были даны конкретные описания, то они не сохранились); и, во-вторых, потому что растительный покров дельты р. Самур до середины XX в. хотя и испытывал антропогенное воздействие, но не настолько сильное, чтобы в нем произошли какие-то значительные изменения, поэтому можно условно принять, что еще лет назад он находился в естественном, нетронutom или слабонарушенном состоянии.

Начало интенсивного освоения природных ресурсов данной территории относится к концу 50-х годов. Оно связано прежде всего со строительством Самарского гидроузла в 1957 г., с помощью которого происходит водозабор и распределение речного стока на орошаемые поля; а также в связи с развитием лесного хозяйства и скотоводства. Растущие в дельте Самура лиановые леса стали получать столь необходимые для их существования речные паводковые воды; водное питание их ухудшилось и в связи с понижением уровня грунтовых вод, и исчезновением родниковых рек и ручьев, что также обусловлено антропогенным изменением гидрологического режима в пределах дельты Самура. Страдают леса от нерационального ведения лесного хозяйства и чрезмерного выпаса. В результате рубок и сведения лесов под сельскохозяйственные