

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРА СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ

Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов

ФГБУ “Заповедники Таймыра”,
663305, Норильск, ул. Талнахская, 22, e-mail: parnassia@mail.ru, pleuropogon@gmail.com

Проведен кластерный анализ 39 локальных флор плато Путорана, Котуйского и Анабарского. Выделено 3 крупных фитоцории ранга флористических районов. Их региональные флоры различаются по таксономическому составу, географической и эколого-ценотической структуре. Различия обусловлены климатическими условиями, геологическим строением и историческими причинами.

Ключевые слова: региональные флоры, север Среднесибирского плоскогорья, сравнительный анализ флоры.

THE VASCULAR FLORA OF MIDDLE-SIBERIAN TABLELAND NORTH

E.B. Pospelova, I.N. Pospelov

Federal State Institution “Zapovedniki Taimyra”,
663305, Norilsk, Talnachskaya str., 22, e-mail: parnassia@mail.ru, pleuropogon@gmail.com

A cluster analysis of 39 local floras of the Putorana, Kotui and Anabar plateaus was carried out. Three large phytochoria of the rank of floristic regions were singled out. Their regional flora differ in their taxonomic composition, geographic and ecologo-cenotic structure. Differences are due to climatic conditions, geological structure and historical reasons.

Key words: regional floras, north of Middle-Siberian tableland, comparative floristic analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Север Среднесибирского плоскогорья представляет собой наиболее возвышенную его часть, включающую плато Путорана на западе, Анабарское – на востоке; Котуйское плато расположено между ними (Пармузин, 1964). Плато Путорана сложено изверженными породами (траппы, базальты), сформировалось оно в мезозое; Анабарское – кристаллическими сланцами архейского возраста, протерозойскими песчаниками и нижнепалеозойскими известняками по периферии; состав пород Котуйского плато очень неоднородный, кембрийские известняки и песчаники сочетаются с выходами кристаллических магматических (базальты, долериты) пород. Наибольшие высоты – 800–900 (до 1700) м над ур. м. отмечаются на плато Путорана, Анабарское плато имеет в центре куполообразный выступ (щит) с максимальной высотой 905 м над ур. м., краевая зона – 300–500 м. Останцовые горы и изолированные массивы Котуйского плато высотой от 500 до 900 м над ур. м. чередуются с выровненными (300–400 м) участками, с северо-востока его огибает кряж Хара-Тас с высотами до 550 м (Пармузин, 1964, 1979). Плато Путорана в западной части изобилует глубокими

разломными озерами, соединенными узкими реками, в центральной, наиболее возвышенной его части эти озера немногочисленны и имеют меньшие размеры. По территории Котуйского плато протекают крупные реки с развитыми долинами – Котуй с притоками, Маймечка, крупные притоки рек Попигаи и Котуй. Прорезающие центральную часть Анабарского плато реки текут в узких, слабо разработанных долинах, озера почти отсутствуют.

Климат территории в западной части умеренно континентальный, формируется под влиянием атлантического переноса воздушных масс, к востоку континентальность усиливается, достигая максимума в районе Анабарского щита и его восточной периферии.

Различия в составе пород, рельефе и климате, а также в геологической истории не могли не сказаться на особенностях флоры и растительности этих горных массивов. В растительности наблюдается высотная поясность. В.Б. Куваев (2006) выделяет для гор Путорана пять поясов – приозерный, лесной, подгольцовый кустарниковый, тундровый и гольцовых пустынь. В целом в той или иной степени они прослеживаются на всей рассматриваемой

мой территории, но в разных секторах она проявляется по-разному. Большинство авторов, тем не менее, выделяют три крупных пояса соответственно преобладающему типу растительности – лесной, подгольцовый и гольцовый (Норин, 1986; Ухачева, Кожевников, 1987; Заноха, 2002; Янченко, 2009); приозерный пояс присутствует только в западной части Путорана, здесь же установлен подгольцовый пояс (ольховниково-ерниковые редины). На Котуйском плато в разных районах выделяется от 2 до 4–5 высотных поясов (Поспелов, 2012), но ярко выражено практически только 2 пояса, лесной быстро переходит к тундровому. На Анабарском щите лесной пояс протягивается узкой полосой до 400 м над ур. м., основную поверхность занимают глыбовые развалы, почти сплошь покрытые лишайниками, чередующимися с участками горных тундр, но отдельные деревья встречаются до самых вершин (Поспелов, Поспелова, 2016).

Лесная растительность представлена на западе Путорана елово-лиственничными (*Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb.), к востоку последнюю постепенно замещает *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), часто с *Betula tortuosa* Ledeb.; на Котуйском плато ель

и береза встречаются уже значительно реже, на Анабарском они отсутствуют. Сомкнутые кустарники распространены в долинах рек (ивняки), в подгольцовом поясе – ольховники с ерниками (*Betula nana* L., на востоке *B. exilis* Sukaczew). Болота развиты в основном в долинах рек или на приозерных террасах, это плоскобугристые или грядово-мочажинные комплексы; старичные и термокарстовые озера обычно заняты зарослями гидрофитов (*Potamogeton* spp., *Sparganium* spp., *Hippuris vulgaris* L. и др.). Луга присутствуют в долинах рек и по приозерным террасам, на прогалинах в лесах, по вырубкам и гарям. На горных склонах встречаются фрагменты остепненных разнотравно-злаковых лугов (*Poa glauca* Vahl, *Calamagrostis purpurascens* R. Br., *Carex pediformis* C.A. Mey., *Lychnis samojedorum* (Sambuk) Perf., *Potentilla nivea* L., *Hedysarum dasycarpum* Turcz., *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et C.A. Mey.) Ledeb., *Phlox sibirica* L., *Artemisia czekanovskiana* Trautv. и мн. др.). Наиболее обычны они на востоке, в бассейнах Котуя и Маймечи и приурочены большей частью к выходам известняков (Поспелова, 2013б).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Флора рассматриваемой территории до последнего времени была изучена довольно неравномерно. Если для плато Путорана еще в 70-х годах XX в. были проведены масштабные флористические исследования, результаты которых сведены

в коллективную монографию “Флора Путорана” (1976), то с Котуйского имелись только немногочисленные сборы Ф.В. Самбука, полученные в 1934–1935 гг. в ходе таймырской геоботанической экспедиции, И.П. Толмачева, 1905 (LE) и Н.С. Во-

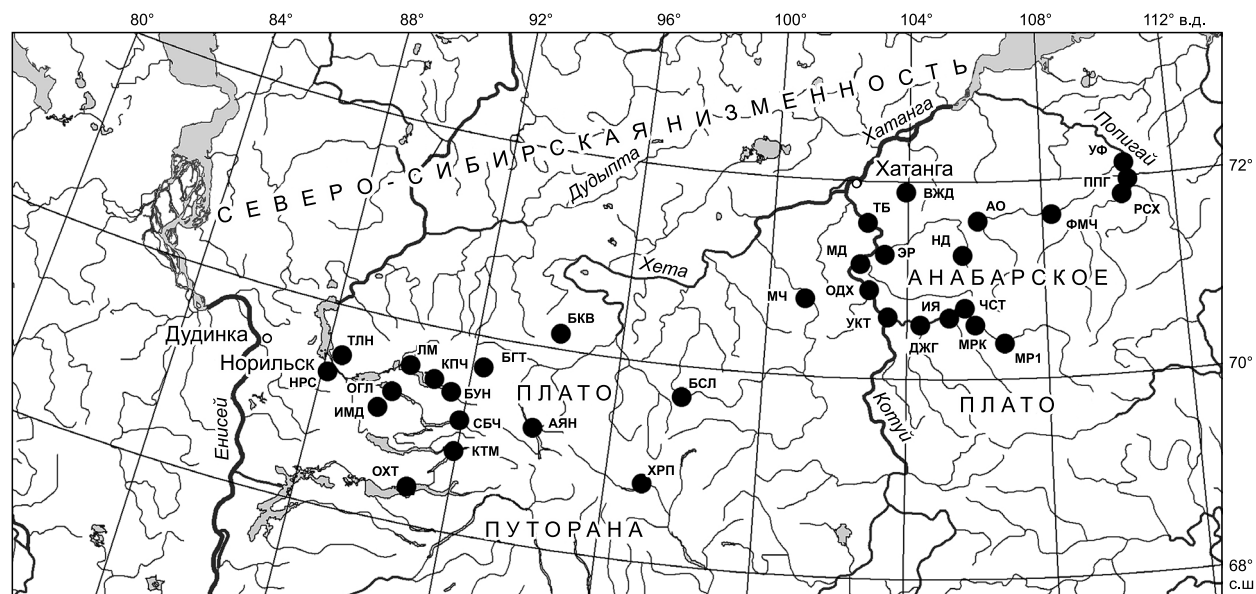


Рис. 1. Расположение ключевых участков, локальные флоры которых использованы для сравнительного анализа.

Ключевые участки: НРС – Норильск, ТЛН – Талнах, ОГЛ – оз. Глубокое, ИМД – Имангда, ЛМ – оз. Лама, КЛЧ – оз. Капчук, БУН – р. Бунисьяк, СБЧ – оз. Собачье, КТМ – оз. Кутарамакан, ОХТ – оз. Хантайское, БГТ – оз. Богатырь, АЯН – оз. Аян, БСЛ – оз. Баселак, БКВ – оз. Боковое, ХРП – р. Харпича, МЧ – р. Маймеча, ТБ – каньон “Труба”, ЭР – р. Эричка, МД – р. Медвежья, ОДХ – гора Одихинча, УКТ – устье р. Котуйкан, ДЖГ – р. Джогджо, ИЯ – р. Илья, ЧСТ – р. Чуостах, МРК – р. Мэркю нижняя, МР1 – р. Мэркю верхняя, ВЖД – верховья р. Жданихи, НД – р. Нямакит-Далдын, АО – Афанасьевские озера, ФМЧ – р. Фомич, сред. течение, УФ – устье р. Фомич, РСХ – р. Рассоха, ППГ – сред. течение р. Попигай.

допьяновой, обследовавшей флоры среднего течения р. Фомич, почти на границе Котуйского и Анабарского плато (Водопьянова, 1984). Данные по флоре центральной части Анабарского плато в литературе отсутствовали. Наши исследования флоры Анабарско-Котуйского массива проводились в 2003–2013 гг. в бассейнах рек Котуй, Котуйкан, Маймеча, Попигаи, Жданиха.

Основой для проведения сравнительного анализа флоры севера Среднесибирского плоскогорья послужили опубликованные списки локальных флор (ЛФ) плато Путорана (Флора Путорана, 1976; Кожевников, 1986; Ухачева, Кожевников, 1987; Заноха, 2002; Куваев, 2006; Янченко, 2009; Телятников, 2010) и результаты наших исследований на Анабарско-Котуйском массиве, а также на западе плато Путорана. Всего в анализ включено 33 ЛФ – 15 для плато Путорана и 18 для Анабарско-Котуйского массива (рис. 1). Полные списки ЛФ размещены на интернет-сайте <http://byrranga.ru>. Общий список составил 770 видов

и подвидов сосудистых растений из 238 родов и 72 семейств.

Кластерный анализ и построение дендрограммы проведены в программе GRAPHS 1.46 (Новиковский, 2004) с использованием метода ближайшего соседа на основе матриц сходства ЛФ по коэффициенту Серенсена–Чекановского (KS). Первым этапом была кластеризация массива ЛФ, при этом мы использовали только списки более или менее полных флор. Дальнейший сравнительный анализ касался уже выделенных кластеров, охватывающих определенные территории (условно – районы); при этом к полученным спискам их региональных флор (РФ) мы добавляли некоторые виды, отмеченные в “неполных” списках, относящихся к той же территории.

Результаты работ позволили провести первичное флористическое районирование севера Среднесибирского плоскогорья и выявить различия в составе и структуре РФ входящих в него горных территорий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На приведенной дендрограмме (рис. 2) выделяются три крупных кластера, соответствующих западному сектору плато Путорана (I), центральной, наиболее возвышенной его части (II) и Анабарско-Котуйскому массиву (III), – в последующем тексте: западный, центральный и восточный сектора. Анализ флоры проводили для каждого кластера отдельно.

Объектами анализа были следующие характеристики:

- видовое, родовое и семейственное разнообразие; спектры ведущих семейств и родов;
- константность: определялась встречаемость каждого вида в каждой РФ по 5-балльной шкале (<20 %, 20–40 %, 41–60 %, 61–80 %, <80 %), для каж-

дой РФ рассчитывалась доля видов с высокой и низкой константностью;

- специфичность РФ – доля видов и надвидовых таксонов, отмеченных только в ее составе;
- географическая структура РФ – соотношение широтных и долготных элементов;
- эколого-ценотическая структура РФ – соотношение экоценогрупп и ландшафтно-фитоценологических свит.

Видовое разнообразие флор западного и восточного секторов – 597 и 637 видов соответственно. Флора центрального сектора беднее – 379 видов, это может быть связано как с особенностями ландшафтной структуры, так и, возможно, с менее полным обследованием. Богатство ЛФ и на западе,

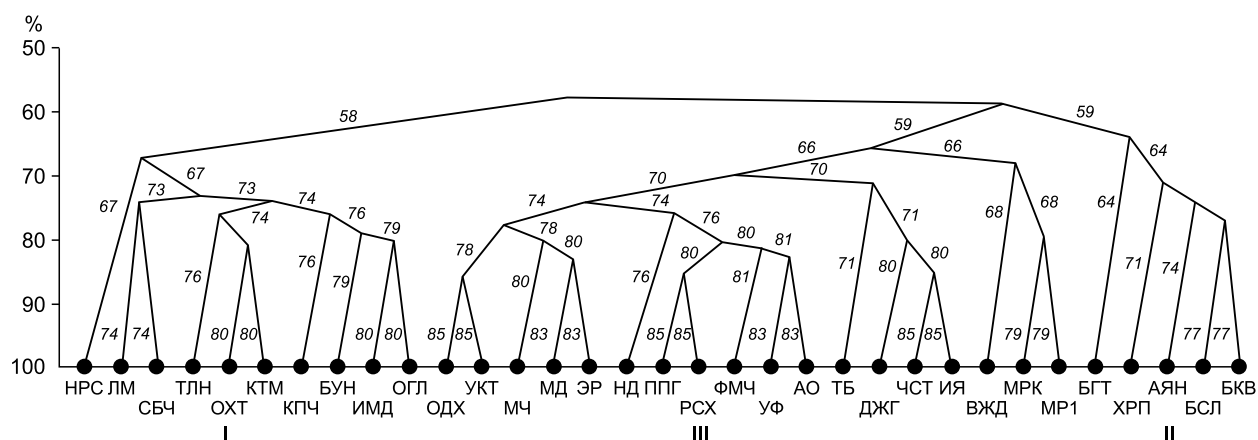


Рис. 2. Кластеризация массива локальных флор (по видовому составу).

Ключевые участки см. рис. 1.

I – западный кластер (Западно-Путоранский район), II – центральный кластер (Восточно-Путоранский район), III – восточный кластер (Анабарско-Котуйский район).

и на востоке колеблется в пределах 300(280)–400(480) видов, в центре – 230–280. Оно в значительной степени зависит от территориальных особенностей – горные флоры значительно беднее тех, которые приурочены к участкам, где сочетаются горные и долинны ландшафты.

Соотношение во флоре видов с разной константностью во многом обусловлено разнообразием ландшафтов и свойственных им экотопов. В западном и восточном секторах оно значительно выше, здесь представлены как горные лесные и тундровые экотопы, присущие разным поясам и развитые на породах разного состава, так и долинны – лесные, луговые, болотные, кустарниковые. Естественно, к ним тяготеют растения, экологически приспособленные к разным условиям увлажнения, реакции и гранулометрическому составу субстрата, освещенности. Поэтому во флорах этих секторов, особенно западного, доля видов с низкой (<40 %) и высокой (>40 %) константностью примерно равна. А в центральном секторе, где ландшафтная структура довольно однородна и, соответственно, набор экотопов ограничен, во флоре доля видов с высокой константностью в 1.5 раза больше.

Специфичность флор западного и восточного секторов примерно одинакова – 111 (18.4 %) и 128 (20.1 %) видов. В первом случае это виды преимущественно западной преференции (*Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve., *Phleum alpinum* L., *Pedicularis compacta*) Stephan, во втором – восточно-азиатские континентальные (*Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb., *Hystris sibirica* (Trautv.) Kuntze, *Braya siliquosa* Bunge, *Oxytropis deflexa* (Pall.) DC. и др.). Флора центрального сектора наименее специфична – всего 4 вида встречено только здесь – *Poa pseudoabbreviata* Roshev., *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge, *Oxytropis putoranica* M. Ivanova – горно-тундровые виды, распространенные в арктических тундрах и горах Бырранга, и *Pleuropogon sabinii* R.Br., встречающийся от арктического побережья до северной границы подзоны южных тундр.

Региональная флора западного сектора представлена 201 родом из 64 семейств, восточного – 198 родами из 71 семейства; флора центрального – только 113 родами из 54 семейств. Только в западном секторе присутствует сем. *Droseraceae* и 36 родов, среди которых большая часть свойственна только западу Путорана (например, *Diplazium*, *Populus*, *Cimicifuga*, *Subularia*), но некоторые (*Aconitum*, *Barbarea*) по равнинам северного обрамления гор продвигаются на восток. Для восточного сектора отмечено 6 семейств и 24 рода, не встречающихся в западном, но только сем. *Santalaceae* и роды *Ptilagrostis*, *Limnas*, *Hystris*, *Zigadenus*, *Gymnadenia*, *Thesium*, *Gypsophila*, *Neotorularia*, *Phlox* характерны именно для гор и отчасти северных предгорий юго-

востока Таймыра, остальные встречаются на лесотундровых и тундровых равнинах как на востоке, так и на западе. Семейств, специфичных для центрального сектора, нет, из родов это только арктические *Pleuropogon* и *Oxygraphis*.

Большинство видов, характерных только для западного сектора Путорана, генетически связаны с хвойными лесами (многие папоротники и плауны, *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Pyrola minor* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Trientalis europaea* L. и др.), с болотами и заболоченными лугами лесной зоны (*Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. vesicata* Meinsh., *Juncus filiformis*, *Cicuta virosa* и др.). Специфика флоры восточного сектора – наличие только в ней ряда горных континентальных видов (*Selaginella rupestris* (L.) Spring, *Draba pohlei* Tolm., *D. groenlandica* Ekman, *Potentilla pulviniformis* A. Khokhr., *P. subvahliana* Jurtz.), в том числе отчетливо приуроченных к карбонатным субстратам (*Baeothryon uniflorum* (Trautv.) T.V. Egorova, *Kobresia filifolia* (Turcz.) C.B. Clarke, *Gypsophila sambukii* Schischk., *Braya siliquosa*, *Dryas crenulata* Juz., *Rhododendron adamsii* Rehd.).

В спектрах ведущих семейств и родов региональных флор имеются некоторые различия. Первая триада семейств одинакова в РФ западного и восточного секторов (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*), но в РФ центрального на 3-ю позицию выдвигается *Brassicaceae*, что более характерно для флор арктического типа (Хохряков, 2000). Только в западном секторе в десятке ведущих присутствует *Juncaceae*, в центральном – *Saxifragaceae* и *Fabaceae*. То же и в родовом спектре – на западе в первой триаде *Carex*, *Salix*, *Poa*. К востоку отчетливо увеличивается разнообразие родов *Draba* (12 < 16 < 23 вида), *Potentilla* (12 на западе, 18 на востоке), *Oxytropis* (4 < 6 < 9 видов). Что касается последнего рода, а также семейства бобовых в целом, то следует отметить, что к востоку увеличивается не только его видовое разнообразие (это семейство стоит только на 10-м месте в списке ведущих во флоре всей территории), но и константность и активность видов. Так, только на востоке многие астрагалы и остролодочники входят в число доминантов на долинных и горных лугах, в то время как на западе они не активны. В какой-то мере на востоке выше активность злаков, преимущественно за счет распространения остепненных лугов на склонах и луговой растительности широких долин. В западном же секторе значительно шире представлено сем. *Apiaceae* – 10 видов (в центральном 3, в восточном 6). Следует также отметить существенное усиление к западу споровых – 29 видов против 13 в центральном и 19 в восточном секторах (соответственно родов 13, 7 и 10).

Проведено сравнение широтной и долготной структуры ЛФ, а также РФ, выделенных по резуль-

татам кластерного анализа. В целом для всей территории ведущими широтными фракциями являются бореальная (45.7 % вместе с арктобореальной), что соответствует положению территории в северотаежной подзоне, но не намного ей уступает и арктическая (32.6 %). При общем преобладании видов бореальной фракции наиболее высокие ее значения характерны для западного сектора, почти половина всего состава (см. таблицу). Обращает на себя внимание усиление к востоку в составе фракции бореально-степной группы (10 видов против 4 на западе) и крайне низкое участие во флоре центрального сектора полизональных видов (всего 2).

Во флоре центрального сектора, где по площади преобладают горные тундры, ожидаемо доминирует арктическая фракция, причем большую ее часть составляют метаарктические и арктоальпийские виды (вместе 41.4 %). Многие из них имеют здесь более высокую константность, чем в других секторах (*Alopecurus alpinus* R. Br., *Koeleria asiatica* Domin, *Poa tolmatchewii* Roshev., *Saxifraga glutinosa* Sipl. и др.). Гипоарктическая фракция представлена примерно поровну во всех секторах, но несколько выше все же в центральном, это вполне отвечает положению всей территории в гипоарктическом поясе в трактовке Б.А. Юрцева (1966); при этом в составе фракции во всех случаях доля гипоарктомонтанных видов выше, чем собственно гипоарктических, хотя более активны последние, доминирующие во многих сообществах, кроме, пожалуй, верхнего пояса (*Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Salix pulchra* Cham., *S. glauca* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Pyrola grandiflora* Radius и др.). То же можно сказать и про виды арктобореальной фракции – среди них много активных видов, особенно в лесном поясе (*Carex redowskiana* С.А. Мей., *Ortilia obtusata* (Turcz.) Hara, *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Eriophorum polystachion* L. и др.).

Среди видов бореальной фракции всего 47 видов (9.5 %) встречаются во всех секторах, и относительно активных среди них только 4 – *Poa pratensis* L., *Trollius asiaticus* L., *Rosa acicularis* L., *Vaccinium uliginosum* L. И более всего активных видов с высокой встречаемостью в западном секторе – *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Salix jensseensis* (F. Schmidt) Flod., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. и др., всего 51 вид (в восточном секторе – 30). Особо выделяется в пределах фракции группа полизональных видов (28), в основном это водные и околоводные растения (виды *Potamogeton*, *Rorippa palustris* (L.) Besser, *Triglochin* spp.) и космополитные эрозиофилы, почти все они сосредоточены в западном и восточном секторах, и узко специализированы в своих экотопах, т. е. не относятся к активным.

**Долевое участие (%) геоэлементов
и ландшафтно-фитоценологических свит
в объединенных флорах кластеров и подкластеров**

Геоэлементы и ландшафтно-фито- ценологические свиты	Объединенные региональные флоры кластеров		
	Западный сектор (I)	Централь- ный сектор (II)	Восточный сектор (III)
<i>Широтные фракции</i>			
Арктическая	30.6	47.2	30.3
Гипоарктическая	21.5	26.3	24.3
Бореальная	47.8	26.3	39.5
<i>Долготные группы</i>			
Среднесибирская	3.5	4.2	2.2
Восточно-азиатская	9.6	11.6	18.0
Евразийская	26.1	19.5	19.6
Азиатская	16.1	14.2	16.5
Аз.-американская	3.0	5.0	3.8
Преим. американская	2.4	3.4	3.1
Циркумполярная	36.3	42.1	35.5
<i>Ландшафтно-фитоценологические свиты</i>			
Тундровая	19.6	30.9	20.2
Болотная	12.0	9.5	10.3
Лугово-кустарниковая	39.2	27.5	38.7
Криофитно-степная	5.9	8.5	11.0
Горная	11.9	17.9	14.2
Лесная	8.3	5.0	4.9
Водная	3.2	0.5	3.4

Арктическая фракция преобладает в группе видов с высокой константностью, особенно в центральном секторе, где 58 % видов фракции имеют константность >60 %. Виды бореальной фракции в большинстве случаев имеют низкую константность, гипоарктической – среднюю, причем по секторам она слабо различается.

По всем проанализированным таксономическим параметрам сходство между РФ западного и восточного секторов выше, чем между РФ каждого из них и центрального. Сходство видового состава между РФ не выше 62 %, родового – 70–80 %, семейственного – выше 80 %.

Среди долготных групп как в составе всей флоры территории (34.3 %), так и в РФ всех секторов наиболее распространена циркумполярная группа, но в центральном секторе ее значения все же несколько выше (см. таблицу). Хорошо видно постепенное снижение доли евразийских и восточных восточно-азиатских видов к востоку. Евразийская группа наиболее представлена во флоре западной части Путорана, которая характеризуется, во-первых, более мягким климатом (атлантический сектор), во-вторых, располагающаяся в непосредственной близости широкая долина Енисея способствует проникновению с запада многих европейско-западноазиатских видов – *Ап-*

thoxanthum alpinum, *Aconitum septentrionale* Koelle, *Salix lapponum* L., *S. phyllicifolia* L., *Arabis alpina* L., *Pedicularis compacta* и др., отсутствующих в других секторах.

Доля восточно-азиатской фракции достигает максимума в РФ восточного сектора (114 видов – 18 %), почти треть из них имеют высокую константность и активность (*Limnas malyshevii* O.D. Nikif., *Hystrix sibirica*, *Carex macrogyna* Turcz. ex Steud., *Betula exilis*, *Eremogone formosa* (Fisch. ex Ser.) Fenzl, *Astragalus tugarinovii* Basil. и др.). В РФ западного сектора восточно-азиатских видов всего 57, почти все имеют низкую константность, активны из них лишь те, которые встречаются по всем секторам – *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch., *Festuca altaica* Trin., *Dryas grandis* Juz., *Endocellion glaciale* (Ledeb.) Toman и др. Такая же тенденция наблюдается и у видов с преимущественно американским типом распространения, их доля в составе флоры невелика, но они определены в большинстве своем активнее в центральном и восточном секторах (*Carex gynocrates* Wormsk., *C. krausei* Boeck., *Neotorularia humilis* (C.A. Mey.) Hedge et J. Leonard, *Lesquerella arctica* (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats. и др.). Что касается видов среднесибирских, по сути субэндемиков и эндемиков, распространенных от Енисея до низовьев Лены, то состав этой группы неоднороден – одни тяготеют к западу (*Hieracium putoranicum* Tupitzina, *Puccinellia jensenseensis* (Roshch.) Tzvel.), другие – к востоку (*Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz., *O. karga* Saposhn. ex Polozh.); большая часть их (73 %) связана с горной флорой севера Таймыра – массива Бырранга (*Oxytropis putoranica*, *O. tichomirovii* Jurtz., *Papaver leucotrichum* Tolm. и др.).

Мы провели также сравнение выделенных ЛФ и РФ по соотношению интегральных геоэлементов – сочетаний широтной и долготной фракций. Наиболее представленные из них: циркумполярные арктические (Ц-А – 12,5 % от всего состава), евразийские бореальные (ЕАЗ-Б, 12,1 %), циркумполярные бореальные (Ц-Б, 11,7 %), азиатские бореальные (АЗ-Б, 6,7 %), циркумполярные гипоарктические (Ц-ГА, 6,2 %), восточно-азиатские арктические (ВАЗ-А, 5,4 %), восточно-азиатские гипоарктические (ВАЗ-ГА, 5,2 %) и азиатские арктические (АЗ-А, 5 %). Всего выделено 27 геоэлементов, но только для 10 из них доля участия во флоре составляет ≥ 5 %.

Доля видов Ц-А в ЛФ отчетливо увеличивается в центральном секторе до 20–26 %, далее к востоку (ЛФ Котуйского плато) постепенно падает до 15–16 %, и лишь в ЛФ крайнего востока Анабарского плато опять возрастает до 20 %. Похожая тенденция и у группы видов АЗ-А, но здесь максимальное значение составляет 10–11 % (ЛФ цент-

рального сектора). Обратная картина у видов ЕАЗ-Б и АЗ-Б: максимум в ЛФ западного сектора (11–13 и 5–6 % соответственно) и резкое понижение в центральном (до 1–2 %), после чего идет постепенное повышение к востоку, но не столь значительное, как на западе. Все геоэлементы с участием восточно-азиатских видов (ВАЗ-А, ВАЗ-ГА, ЕАЗ-Б) обнаруживают явное увеличение долевого содержания к востоку.

Соотношение видов, относящихся к разным ландшафтно-фитоценоотическим свитам, отражает ландшафтную структуру территории и характер растительного покрова (см. таблицу). Виды лугово-кустарниковой свиты преобладают в составе флоры всей территории, так же, как и в большинстве РФ северотаежной и южно-гундровой подзон. Ведущее положение они занимают в РФ западного и восточного секторов, где широко распространены предпочитаемые ими экотопы – долинные и приозерные луга и кустарники, лесные прогалины, отмели рек и озер, сырые луга по окраинам болот. В составе этой свиты наиболее представлены группы опушечных (лугово-лесных) и собственно лугово-кустарниковых видов, причем первых заметно меньше в центральном секторе (22 вида против 83 и 63 в западном и восточном), как и гигрофитно-луговых, аллювиальных и мезофитно-луговых видов. В горах центрального сектора для них очень мало подходящих экотопов, поэтому даже те виды свиты, которые отмечены на этой территории, как правило, малоактивны. Там преобладают виды тундровой и горной свит, в сумме к ним относится почти половина состава РФ этого района, хотя виды горно-тундровой группы достаточно представлены и в РФ восточного сектора.

Лесная свита в наибольшей степени выражена в западном секторе, где леса занимают наибольшую площадь. Участие в РФ криофитно-степных видов заметно возрастает при переходе от западного сектора к центральному и наибольшего значения достигает в восточном, где для них складываются наиболее благоприятные условия – континентальный климат и наличие хорошо прогреваемых основных горных пород. На востоке произрастают все представители горно-степной и лугово-степной групп (всего их во флоре рассматриваемой территории 72), они приурочены к инсолированным склонам гор (особенно характерны для массивов, сложенных известняками), бровкам речных террас и высоких пойменных участков.

Виды болотной свиты, как и лугово-кустарниковой, крайне незначительно представлены в центральном и почти вдвое выше в западном и восточном секторах, особенно это касается водноболотных и лугово-болотных видов, поскольку их

экотопы в горах центральной части Путорана представлены крайне слабо. И водные виды здесь практически отсутствуют – всего 2 вида: *Hippuris*

vulgaris L. и *Utricularia minor* L., встреченные единично, а на востоке 22 вида, в том числе все 10 видов рдестов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основе проведенного анализа мы выделили в пределах севера Среднесибирского плоскогорья три фитоценозы в ранге флористических районов – Западно-Путоранского, Восточно-Путоранского и Анабарско-Котуйского, региональные флоры которых заметно различаются как по таксономическому составу на видовом и надвидовом уровне, так и по географической и эколого-ценотической структуре. Эти различия связаны как с климатическими условиями, так и с различиями в геологическом строении и характере рельефа – наличием крупных долин рек, озер, высоте и крутизне горных сооружений. Так, усиление роли континентальных восточно-азиатских видов в восточном секторе связано не только с климатом, но и с наличием крупных массивов карбонатных пород, обрамляющих Анабарское плато; на западе, где господствуют траппы, доля таких видов во флоре ничтожно мала. Высокое, по сравнению с центральной частью, флористическое богатство западного сектора и преобладание в этой РФ бореальных видов во многом обусловлено примыкающей к горному массиву широкой долиной Енисея, по которой идут миграции бореальных видов на север. В восточном секторе обогащение флоры видами бореальной фракции связано с южными миграциями по системе рек Мойеро–Котуй, но в данном случае это преимущественно бореально-монтанные виды.

Исходя из соотношения широтных фракций (Поспелова, Поспелов, 2013а) региональные флоры районов относятся к разным типам. Флора западного сектора по этому признаку соответствует **бореальному** типу, центрального и восточного – соответственно к умеренно гипоарктическому и гипоарктомонтанному подтипам **гипоарктического** типа.

Во многом различия в растительном покрове обусловлены и историческими причинами, в част-

ности, возрастом формирования горных массивов и воздействием последующих оледенений. Плато Путорана неоднократно подвергалось оледенению, максимальное, Самаровское оледенение в раннем голоцене было покровным (Раковская, Давыдова, 2001). В позднем плейстоцене и голоцене оледенение плато носило горно-долинный характер, включало три стадии. Максимального развития ледники достигали 25–17 тыс. лет тому назад, освобождение плато от ледникового покрова датируется периодом голоценового потепления (Тимирева и др., 2016). В наибольшей степени оледенению подвергалась северная часть плато, а на северо-западе развивался горно-долинный и каровый типы оледенения (Большаинов, 2006). На Анабарском и Котуйском плато следов сплошного оледенения не обнаружено, отдельные следы ледниковой деятельности позволяют предположить, что оно было малоактивным и горно-долинным. По данным проведенного нами ранее конвергентного флористического районирования (Поспелова, Поспелов, 2016) флора Восточно-Путоранского района предположительно сформировалась в верхнем плейстоцене и благодаря относительно стабильным физико-географическим условиям очень мало изменилась в голоцене. Флоры двух других районов в это время были очень близкими, расхождение между ними началось позже и окончательно оформилось начиная с периода голоценового потепления.

Благодарности. Приносим благодарность коллективу заповедника “Таймырский” и объединенной дирекции “Заповедников Таймыра” за помощь в организации полевых работ.

Работа выполнена в рамках темы «Инвентаризация флоры ФГБУ “Заповедники Таймыра” и сопредельных территорий», входящей в программу “Летопись природы”.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаинов Д.Ю. Пассивное оледенение Арктики и Антарктиды / Д.Ю. Большаинов. СПб., 2006. 295 с.
- Водопьянова Н.С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья / Н.С. Водопьянова. Новосибирск, 1984. 158 с.
- Заноха Л.Л. Флора сосудистых растений окрестностей озера Собачье (Ыт-Кюэль), плато Путорана, север Средней Сибири // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 8. С. 25–45.
- Кожевников Ю.П. Сосудистые растения // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 45–76.
- Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов / В.Б. Куваев. М., 2006. 568 с.
- Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля “GRAPHS”: Сер. Автоматизация научных исследований / А.Б. Новаковский. Сыктывкар, 2004. Вып. 27. 27 с.

- Норин Б.Н.** Растительность горных поясов северо-запада плато Путорана. Общая характеристика растительности // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 167–209.
- Пармузин Ю.П.** Средняя Сибирь. Очерк природы / Ю.П. Пармузин. М., 1964. 309 с.
- Пармузин Ю.П.** Тундролесье СССР / Ю.П. Пармузин. М., Мысль, 1979. 296 с.
- Поспелов И.Н.** Особенности верхней границы лесного пояса на северном пределе распространения леса в Евразии (Север Анабарского плато) // Современные проблемы притундровых лесов: Материалы Всерос. конф. с международным участием (Архангельск, 4–9 сент. 2012 г.). Архангельск, 2012. С. 82–86.
- Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б.** Вертикальная поясность гор севера Анабарского плато: выделение поясов с использованием геопространственных методов и анализ их парциальных флор // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2016. Вып. 2. С. 116–123.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н.** Опыт типизации локальных флор севера Средней Сибири по широтной географической структуре с использованием кластерного анализа // Раст. мир Азиатской России. 2013а. № 2. С. 89–98.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н.** Флористический комплекс криофитно-степных сообществ севера Средней Сибири // Бот. журн. 2013б. Т. 98, № 2. С. 167–185.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н.** Опыт филогенетического флористического районирования Таймырского района Красноярского края. // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26, вып. 2. С. 84–90.
- Раковская Э.М., Давыдова М.И.** Средняя Сибирь // Физическая география России. М., 2001. Ч. 2. С. 123–173.
- Телятников М.Ю.** Сравнительный анализ локальных флор северо-западной части плато Путорана // Сиб. экол. журн. 2010. Т. 17, № 6. С. 919–928.
- Тимирева С.Н., Сарана В.А., Кононов Ю.М.** Оледенение долины р. Имангда (западная часть плато Путорана) в позднем плейстоцене // Геоморфология. 2016. № 1. С. 82–87.
- Ухачева В.Н., Кожевников Ю.П.** Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 589–598.
- Флора Путорана.** Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. Новосибирск, 1976. 245 с.
- Флора Таймыра.** Информационно-справочная система [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://byrranga.ru/keumap2.htm> (дата обращения: 02.04.2017).
- Хохряков А.П.** Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 5. С. 1–11.
- Юрцев Б.А.** Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры / Б.А. Юрцев. М.; Л., 1966. 93 с.
- Янченко З.А.** Флора сосудистых растений на северо-западе плато Путорана (окрестности озера Лама) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 7. С. 1003–1030.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ДВУХ ВИДОВ РОДА *ACONITUM* (*RANUNCULACEAE*) В СОСНОВОМ ЛЕСУ ГОРНОГО АЛТАЯ

Л.В. Волкова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: wolkly@mail.ru

Изучена структура ценопопуляций *Aconitum krylovii* Steinb. и *Aconitum septentrionale* Koell в сосновом лесу Горного Алтая. Ценопопуляции обоих видов нормальные, молодые, с онтогенетическими спектрами левостороннего типа. Плотность в локусах ценопопуляции *A. krylovii* варьирует от 5.1 до 9.4 взрослых особей на 1 м², увеличиваясь в средней части склона. Плотность проростков незначительна. Самоподдержание ценопопуляции осуществляется преимущественно вегетативно. Плотность в локусах ценопопуляции *A. septentrionale* низкая, 2.3–2.6 взрослых особей на 1 м², семенное размножение затруднено. Более благоприятны для вида условия обитания в нижней части склона.

Ключевые слова: *Aconitum krylovii*, *Aconitum septentrionale*, ценопопуляция, плотность, онтогенетический спектр, Горный Алтай.

COENOPULATIONS OF TWO SPECIES OF THE GENUS *ACONITUM* (*RANUNCULACEAE*) IN THE PINE FOREST IN THE ALTAI MOUNTAINS

L.V. Volkova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: wolkly@mail.ru

The populations structure of *Aconitum krylovii* Steinb. and *Aconitum septentrionale* Koell was studied in the pine forest in Altai mountains. Cenopopulations of both species is normal, young, with ontogenetic spectrum left-side type. Density in *A. krylovii* cenopopulations loci varies from 5.1 to 9.4 adults per 1 sq. m, increasing in the middle part of the slope. The sprouts density is insignificant. The self-maintenance of the cenopopulation is mainly vegetative. Density in *A. septentrionale* cenopopulations loci is low, 2.3–2.6 adults per 1 sq. m, the seedage is suppressed. The more favorable conditions for the species is at the bottom of the slope.

Key words: *Aconitum krylovii*, *Aconitum septentrionale*, cenopopulation, density, ontogenetic spectrum, Altai mountains.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей работе приводятся результаты изучения ценопопуляций *Aconitum krylovii* Steinb. и *Aconitum septentrionale* Koell, произрастающих на Алтае. *A. krylovii* – редкий вид флоры Сибири, эндемик Горного Алтая. Основная часть ареала расположена в пределах Республики Алтай, Горно-Алтайский флористический район (Фризен, 1993). Единичные местонахождения зарегистрированы в Алтайском крае, Восточном Казахстане, в западной части Тувы (Щеголева, Эбель, 2005; Луферов, 2014). Произрастает в негустых горных лесах, на луговых склонах, на лесных лугах, редко поднимается выше границы лесного пояса (Штейнберг, 1937; Фризен, 1993). *A. septentrionale* – евросибирский вид с обширным ареалом, простирающимся от Скандинавии до Китая, повсеместно произрастает в лесной зоне Европы, на юге Сибири, в

горах Средней Азии. В горных регионах поднимается до субальпийского, реже альпийского поясов (Штейнберг, 1937). Оба вида сходны по экологии и на Алтае часто произрастают в одних и тех же фитоценозах.

Разносторонние исследования природных популяций *A. septentrionale* как ценного лекарственного растения проводились в Башкирии (Цицилин, Шретер, 1990; Федоров, Мартьянов, 1993), а также на юге Западной Сибири (Волкова, 2000, 2001). Данные о структуре и плотности ценопопуляций *A. krylovii* в литературе отсутствуют, так же как и сведения о структуре ценопопуляций *A. septentrionale* на алтайском участке ареала вида. Цель исследования заключалась в выявлении онтогенетического состава и плотности ценопопуляций этих двух видов в сосновом лесу в Горном Алтае.