

На правах рукописи

ЯНЧЕНКО Зоя Анатольевна

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПО
ВЫСОТНОМУ ГРАДИЕНТУ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ПЛАТО ПУТОРАНА**

03.02.01 – «Ботаника»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2010 г.

Работа выполнена в двух организациях: в Государственном научном учреждении Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера Российской академии сельскохозяйственных наук и в Учреждении Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Матвеева Надежда Васильевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Дегтева Светлана Владимировна
доктор биологических наук
Сытин Андрей Кириллович

Ведущая организация: Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.
А. Аврорина Кольского научного центра Российской
академии наук

Защита состоится 26 января 2011 г. в 15 часов 30 минут
на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской
академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г.
Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812)346-47-06, факс (812) 346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии
наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан «.....» декабря 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

О. Ю. Сизоненко

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Плато Путорана – интереснейший биогеографический объект, привлекающий внимание исследователей многообразием природных условий на относительно небольшом пространстве. Уникальность природы этого района отмечается многими учеными, и в 2010 г. решением Комитета всемирного наследия ЮНЕСКО плато Путорана включено в список памятников природного наследия, в связи с этим научные исследования на плато приобретают еще большую актуальность. Изучение горных растительных комплексов плато Путорана в районе оз. Лама представляет особый интерес, поскольку этот район расположен вблизи границ климатических, флористических областей и растительных зон. Сочетание таких условий дает возможность проводить сравнительные исследования на небольшой территории на всех высотных уровнях и выявить особенности распределения растений по высотному градиенту.

К настоящему времени флора и растительность плато Путорана изучены достаточно хорошо. Кроме фундаментального издания «Флора плато Путорана» (1976) вышло несколько публикаций, уточняющих и дополняющих эти материалы (Куваев, 1979, 1980, 1983, 2006; Кожевников, Андреева, 1980; Кожевников, 1981, 1984, 1986; Куваев, Лазарев, 1981; Поспелова, 2006), и работ, в которых обсуждается распределение сосудистых растений по высотному градиенту (Мальшев, 1976б; Куваев, 1979, 1980, 1983, 2006; Ухачева, Кожевников, 1984, 1987; Заноха, 2002). Однако детальных исследований распределения растений на внутриландшафтном уровне на территории плато Путорана не проводилось, поэтому совсем не освещены в литературе вопросы о внутриландшафтной структуре флоры, как отдельных высотных поясов, так и в пределах каждого из них, что даёт ценную информацию для понимания причин дифференциации флоры по элементам рельефа и её связи с экологическими или микроклиматическими условиями, что и послужило основанием предпринятого анализа ценофлор.

Цель работы – изучение распределения сосудистых растений по высотному градиенту в северо-западной части плато Путорана и определение специфики высотной и внутриландшафтной дифференциации флоры.

Задачи: выявить флору сосудистых растений северо-западной части плато Путорана (окрестности оз. Лама); проанализировать богатство, состав, таксономическую, географическую и эколого-ценотическую структуры и определить особенности локальной флоры и флор высотных поясов; проанализировать пространственное размещение растений в ландшафтах высотных поясов по элементам рельефа и сообществам.

Положения, выносимые на защиту: 1. Специфика сибирских горных флор в подзоне северной тайги вблизи ее северной границы состоит в том, что они по общему составу, видовому богатству и соотношению географических элементов имеют общие черты с флорами Бореальной и Арктической флористических областей. 2. На распределение видов сосудистых растений по высотному градиенту в северных горах, прилегающих к Арктике, влияют не только климатические изменения, связанные с высотной поясностью, но и наличие подходящих экологических условий. 3. Изучение флор на внутриландшафтном уровне и их анализ выявляют распределение видов сосудистых растений по вертикальному профилю и особенности структуры флоры каждого высотного пояса и локальной флоры в целом. 4. Особенность распределения видов в сибирских северотаежных горных флорах заключается в том, что в каждом высотном поясе значительно представлены виды всех трех широтных фракций.

Научная новизна. Впервые для гор севера Средней Сибири проведено дифференцированное изучение флоры на трех уровнях: (локальной, 3-х высотных поясов и 55 ценофлор), впервые дана их характеристика и подробный анализ распределения сосудистых растений по высотным поясам на внутриландшафтном уровне. 3 вида (*Conioselinum tataricum*, *Pedicularis hyperborea* и *Salix abscondita*) впервые найдены на плато Путорана. На базе унифицированных списков выполнено сравнение локальных флор плато Путорана и определена специфика флор его северо-западной части. На основе полевых исследований получена детальная характеристика флоры в целом и всех подразделений ландшафта в каждом из 3 высотных поясов. Выявлено разнообразие ценофлор в составе локальной флоры и в пределах поясов на высотном профиле.

Практическая значимость работы. Материалы диссертации могут быть рекомендованы к использованию для мониторинга флоры и растительности (что особенно актуально для территории, расположенной вблизи границ природных зон) и при сравнительно-флористических исследованиях в других горных районах севера Средней Сибири и за ее пределами. 2 пункта изучения флоры включены в сеть пунктов мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Государственного природного заповедника «Путоранский» для получения детальной информации, необходимой для обоснования расширения существующих границ заповедника. Выявленные особенности в распределении видов сосудистых растений и их сочетаний в горных системах на сравнительно небольших эталонных объектах могут быть экстраполированы на соседние территории и использованы в практике топографических, картографических, проектировочных и других работ.

Апробация результатов исследования. Основные результаты работы докладывались и обсуждались на заседаниях Лаборатории растительности Крайнего Севера Учреждения Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН в 2006 г., на межлабораторном заседании Лаборатории растительности Крайнего Севера и Лаборатории географии и картографии растительности в 2009 г. и были представлены на следующих совещаниях: Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана (Всероссийская конференция, Сыктывкар, 22–26 мая 2006 г.); Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века (Всероссийская конференция, Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.); Сравнительная флористика (Всероссийская школа-семинар, Рязань, 23–29 мая 2010 г.). Первичные материалы исследований, хранящиеся в фондах ГНУ НИИСХ Крайнего Севера, Государственного природного заповедника «Путоранский» и Московского Государственного Горного Университета в 2005–2007 гг. вошли в промежуточные и заключительные научные отчеты этих учреждений. На основе диссертационных материалов выпущен научно-публицистический диск с очерком о флоре региона, отмеченный в 2006 г. Дипломом III степени Сибирского отделения Россельхозакадемии.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 11 научных работ (в том числе 3 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК, 5 – в научных сборниках, 3 – тезисов).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из Введения, 5 глав, Заключения, Списка литературы, изложена на 233 страницах машинописного текста, содержит 11 таблиц, 33 рисунка, 4 приложения. Библиография включает 269 названий, в том числе 12 иностранных источников.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ НА ПЛАТО ПУТОРАНА

Плато Путорана с начала XX века было предметом изучения многих отечественных ученых. Результатом их исследований стали монографические сводки (Путоранская озерная ..., 1975; Природно-ландшафтные основы ..., 1976; Флора Путорана, 1976; История больших озер ..., 1981; География озер ..., 1985; Горные фитоценоотические системы ..., 1986; Структура горных ..., 1995), содержащие сведения о геологических, гидрологических и климатических условиях, истории формирования и закономерностях распределения растительности и флоры.

Планомерные флористические исследования плато Путорана, развернулись в 60-х гг. XX века. Были организованы экспедиции, охватившие большие площади плато в его разных частях и опубликованы итоги исследовательских работ: по центральной части

(Мироненко и др. 1971; Юрцев и др., 1971; Кожевников, 1984; Ухачева, Кожевников, 1984, 1987), по югу и юго-западу (Куваев и др., 1971; Куваев, Лазарев, 1981; Куваев, 1983), по северо-восточной периферии (Поспелова, 2006), включая сведения о флористических находках на плато (Ловелиус, 1970; Быченникова, Куваев, 1974; Куваев, 1974б, 1975а, б; Кожевников, Андреева, 1980) и информацию по флористическому районированию всего плато Путорана (Петроченко, 1976б).

Первым источником о флоре северо-западной части плато была статья Н. Г. Москаленко (1970). Позднее сведения о флоре этой части дополнили Ю. П. Кожевников (1981, 1986) и Л. Л. Заноха (2002). По их данным во флоре северо-запада плато насчитывается от 273 до 319 видов, что схоже с нашими данными (314 видов), поэтому изученную флору можно считать полно выявленной и вполне репрезентативной.

В серии работ обсуждается распределение растений по высотному градиенту (Куваев, 1974а, 1976в, г, 1979, 1980, 1983, 2006; Малышев, 1976б; Ухачева, Кожевников, 1984, 1987; Заноха, 2002). Почти все они выполнены методом маршрутов на высотных профилях с выявлением диапазона высотной приуроченности видов, границ флористических поясов, выделением высотно-ценотических групп.

Поскольку маршрутный метод не гарантирует полного охвата видового состава флоры и объективной оценки распределения видов, их активности в ландшафте, широты экологической амплитуды и др., в наших исследованиях применен дифференцированный подход к изучению флор разного уровня: описание всех разностей растительного покрова с составлением списков их ценофлор в большой повторяемости (в противоположность линейным маршрутным ходам с последующей субъективной оценкой встречаемости видов). Это позволило провести их детальное сравнение, выполнить анализ распределения видов по подразделениям ландшафта и выявить закономерности и особенности высотного размещения растений.

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследования – горы Ламские и Микчангда (окрестности оз. Лама), расположенные в северо-западной части плато Путорана на северо-западе Среднесибирского плоскогорья.

2.1. К л и м а т . Плато Путорана находится в поясе субарктического климата на границе Атлантической и Сибирской областей (Алисов, 1956). Западная часть плато подвержена влиянию атлантических воздушных масс, что придает климату океанический характер (Пармузин, 1959; Земцова, 1975; Galasiy, Parmusin, 1981, Gavrilova, 1981, Норин,

Швец, 1986, Hahne, Melles, 1997) и определяет его как холодный и избыточно увлажненный (Окишева, Никулкина, 1983; Окишева и др., 1988).

По данным ближайшей к району работ метеостанции на оз. Лама (ныне не действует) средняя температура воздуха самого теплого месяца (июля) в лесном поясе 12.6 °С, а самого холодного (января) – -30.1 °С. В летние месяцы с увеличением высоты температура понижается на 0.5–0.7 °С на каждые 100 м. Средняя температура воздуха в гольцовом поясе в июле 8.1 °С. Среднегодовое количество осадков 547 мм, половина из них приходится на лето. Продолжительность безморозного периода 108–125 дней. Снежный покров устанавливается в октябре. Продолжительность периода со снежным покровом 233–243 дня. Снег распределяется неравномерно: задерживается на шлейфе гор среди лесной растительности, образует сугробы-переметы высотой 2 м на берегу озера, сдувается со склонов и накапливается в воронкообразных разломах, трещинах, в результате чего образуются снежники. На склонах северной экспозиции снежники сохраняются в течение всего лета, а на южных стаивают к концу июля. Разрушение снежного покрова происходит, начиная с середины мая до начала июня. В летний период преобладают западные и северо-западные ветры, а зимой господствуют южные и юго-восточные (Справочник..., 1967).

2.2. Рельеф. Всё плато Путорана составляют несколько крупных горных комплексов с плоскими вершинами и террасированными склонами, которые в его разных частях формируются на базальтах (Воронов, Кулаков, 1958; Пармузин, 1959а, 1979, 1981а). Для плато характерно однотипное геоморфологическое строение, сочетание платообразных выровненных поверхностей горных массивов и глубоких озерных котловин, многоступенчатость и сильная изрезанность склонов, высокая степень расчлененности территории (Михайлов, 1947; Пармузин, 1959а, 1975а; Кушев, Леонов, 1964). Все морфоструктуры, определяющие характер земной поверхности плато Путорана, свойственны и району исследования, но его особенностью является низкое гипсометрическое положение озер и гребневидные, а не плоские, вершины гор.

На исследованной территории хорошо выражены 4 крупные элемента рельефа: берег озера, шлейф, склон и вершина горы. Берег представлен пологими песчаными и песчано-галечниковыми пляжами, заливаемыми во время паводков и отграниченными от шлейфа слабо развитым береговым валом или склонами берега. За ними с отметок 58–61 м над ур. м. начинается покатый шлейф, на котором чередуются невысокие (до 3 м) повышения, невысокие (до 2 м) короткие (до 500 м) гряды, дренированные террасы, слабодренированные и заболоченные понижения на них и между ними, глубоко (до 3 м) врезанные каменистые русла рек и небольшие неглубокие (до 1 м) озера. Начиная с

высоты 200 м на склонах южной экспозиции и со 125 м – на северной, шлейф переходит в склон. На нижней (до 500 м) и средней (500–600 м) покатых частях склона развиты террасы, на верхней (600–800) крутой – развалы камней и каменные и щебнистые осыпи. Труднодоступные узкие (1–2 м шир.), гребневидные вершины гор протяженностью в несколько километров имеют каменные поверхности.

2.3. Почвы и растительность. Согласно почвенно-географическому районированию (Почвенно-географическое..., 1962) Путоранская горная почвенная провинция входит в состав северо-таежной подзоны глеево-мерзлотно-таежных почв Восточно-Сибирской мерзлотно-таежной области. В лесном поясе преобладают охристые подбуры с высоким содержанием гумуса во всех почвенных горизонтах, высокой кислотностью верхних горизонтов и слабокислой реакцией нижних. Из-за близкого залегания монолитной породы на глубине 20–40 см почвы маломощны (Соколов, 1976). В подгольцовом поясе выделены морфологически сходные почвы со среднекислой реакцией, высокой гумусированностью и насыщенностью (Березовский, 1986).

По геоботаническому районированию (Геоботаническое ..., 1947) территория относится к восточносибирской подобласти светлохвойных лесов Евразийской хвойнолесной (таежной) области, а по флористическому – к Бореальной флористической области (Толмачев, 1974). В горах хорошо выражены высотные пояса растительности: лесной, подгольцовый и гольцовый (рис. 1).

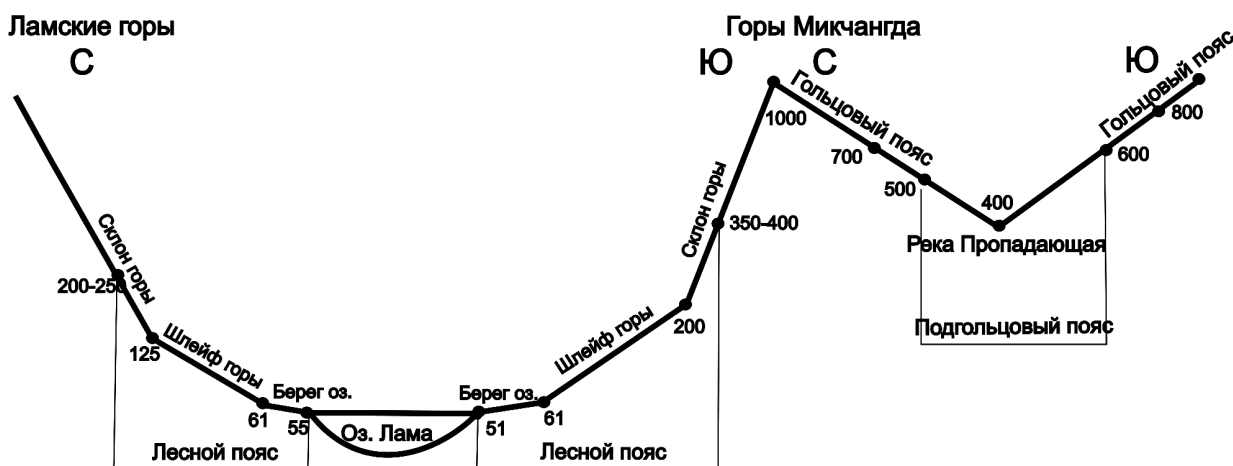


Рис. 1. Вертикальный профиль района исследования.

С – склоны северной экспозиции, Ю – склоны южной экспозиции. Цифровые обозначения – высота над уровнем моря

В лесном поясе наибольшие площади занимают смешанные редколесья из *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Betula tortuosa*, что специфично для лесных сообществ именно

северо-запада плато Путорана, в отличие от его южной и восточной частей, где доминируют чистые лиственничники (Водопьянова, 1975, 1976). В низких сырых участках развиты лиственничные редины с *Betula nana* и *Salix glauca* в кустарниковом ярусе, встречаются небольшие участки со сфагновыми ельниками (*Picea obovata*). Заболоченные территории занимают бугристо-болотные комплексы. На сухих дренированных горных террасах развиты березняки (*Betula tortuosa*), вдоль ручьев обычны прирусловые ивняки (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. glauca*). В подгольцовом поясе на террасах преобладают кустарниковые заросли из *Alnaster fruticosa*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana* и горно-тундровые сообщества (*Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Empetrum subholarcticum*). Вдоль русла реки развиты ивняки (*Salix lanata*). В гольцовом поясе на небольших сырых террасах представлены кустарничковые сообщества (*Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*). На вершинах гор выше 800 м встречаются разреженные растительные группировки из *Salix polaris*, *Novosieversia glacialis*, *Myosotis alpestris* subsp. *asiatica*, *Minuartia macrocarpa*, *Dryas octopetala*.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ

Исследования проводились в пределах буферной зоны Государственного природного заповедника «Путоранский» в 2005–2007 гг.: на территории стационара фонового мониторинга «Микчангда» (69° 34' с. ш., 90° 19' в. д.) и на р. Пропадающей в горах Микчангда (69° 37' с. ш., 90° 26' в. д.) на северном берегу оз. Лама; в горах Ламские (69° 31' с. ш., 90° 08' в. д.) на южном берегу.

Локальная флора окрестностей оз. Лама изучена на площади около 130 км², исследованы также флоры 3-х высотных поясов и 55 ценофлор в пределах каждого пояса. Для сравнения проанализированы 8 локальных флор из разных частей плато (Куваев и др., 1971; Водопьянова, Крогулевич, 1974; Андрулайтис и др., 1976; Кожевников, 1981, 1986; Куваев, Лазарев, 1981; Куваев, 1983; Ухачева, Кожевников, 1987; Заноха, 2002).

Особое внимание уделено выявлению всех растительных сообществ (сходного физиономического облика и состава жизненных форм) с учетом местоположения в рельефе и характеристик местообитаний и анализу внутриландшафтной структуры флоры (Юрцев, 1982). В лесном поясе выделено 28 сообществ, в подгольцовом – 19, в гольцовом – 8. Для каждого из них в его естественных границах, но не менее, чем на площади 100 м², были сделаны геоботанические описания в повторности от 3 до 50, всего 672 (353 в лесном, 230 в подгольцовом, 89 в гольцовом). Для сосудистых растений, которые

являются основным предметом исследования, составлены полные списки видов, которые рассматриваются как ценофлоры сообществ. Для всех видов в ландшафтах каждого пояса подсчитана константность по 5-балльной шкале (с шагом в 20 %), установлена широта экологической амплитуды и дана оценка активности (Юрцев, 1968).

Анализ флоры выполнен в традициях северной флористики (Толмачев, 1932; Юрцев, 1968). Все количественные характеристики в таксономическом анализе получены с учетом вида как счетной единицы. Названия видов и их географическая принадлежность приняты в основном по сводке Н. А. Секретаревой (2004) и частично по «Арктической флоре СССР» (1960–1987) и «Флоре Сибири» (1988–1997). Статистическая обработка материала выполнена с использованием пакетов программ Microsoft Office Excel.

Глава 4. АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЛОКАЛЬНОЙ ФЛОРЕ И ВО ФЛОРАХ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ

4.1. Флористическое богатство. Всего на изученной территории выявлено 314 видов, относящихся к 144 родам и 52 семействам, что составляет 45.2 % от общей флоры всего плато Путорана. По уровню видового богатства флора сходна с гипоарктическими флорами, для которых известны величины от 150 до 350 видов (Толмачев, 1941, 1974, 1986 а).

По видовому богатству изученную флору можно отнести к числу богатых. Она богаче флор из более южных районов Путорана, где число видов варьирует от 216 до 252 и одного порядка с флорами соседних территорий окрестностей озер Капчук (319 видов) и Кета (317). На высотном профиле число видов закономерно уменьшается от 283 в лесном поясе до 189 в подгольцовом и до 126 в гольцовом. Соответственно сокращается число родов (126, 105 и 72), семейств (51, 40, 32) и число видов в семействах и родах.

В горах северного полушария, расположенных в более южных широтах, экспозиция и крутизна горных склонов заметно влияют на распределение видов и их богатство в разных сообществах (Станюкович, 1973; и др.). Однако в нашем случае влияние экспозиции склона на видовое богатство в целом оказалось очень слабым: флористически самые богатые (243 вида) южные склоны в лесном поясе богаче северных всего на 19 видов, в подгольцовом (166) – на 22, а в гольцовом на склонах обеих экспозиций произрастает по 105 видов. Есть некоторые различия на вертикальном профиле в приуроченности видов к склонам определенной экспозиции. В лесном поясе 62 вида встречены на склонах только южной экспозиции и 42 – северной, в верхних поясах (с

более суровыми условиями) таких видов меньше: в подгольцовом – 45 на южной, 23 – на северной, в гольцовом – 21 и 20 соответственно.

4.2. Таксономический состав. В локальной флоре 10 ведущих семейств объединяют 66.2 % от выявленного состава. Несмотря на положение в подзоне северной тайги, эта величина выше 60 % даже в лесном поясе и возрастает при поднятии до 71 % в гольцовом. Следовательно, по этому признаку данная локальная флора оказывается ближе к арктическим, нежели к бореальным, где эта цифра не превышает 60 %, в то время как в арктических она близка к 70 % (Толмачев, 1941, 1974). Набор ведущих семейств характерен для флоры всего плато Путорана, разных его частей и типичен для северных азиатских горных флор (Малышев, 1976а). Первые 5 позиций, как в локальной флоре, так и по поясам, устойчиво занимают *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* и *Salicaceae*, которые объединяют 45.9 % всего состава (в каждом поясе по 45.2–48.4 %). Такие цифры характерны для флор Арктической флористической области, где доля первых 5 семейств колеблется в пределах 45–52 % (Толмачев, 1970, 1974). Семейства, представленные одним видом, в локальной флоре составляют 44.2 %, что характерно для бореальных флор. На вертикальном профиле эта величина уменьшается от 43.1 % в лесном поясе до 35 и 34.4 % в подгольцовом и гольцовом, что противоречит известной закономерности возрастания доли одновидовых семейств как на широтно-зональном градиенте, так и на высотно-поясном.

В локальной флоре на долю 10 ведущих родов приходится 37.3 %. Два самых богатых рода *Carex* (31) и *Salix* (19) значительно богаче остальных, у которых от 6 до 9 видов. Оба рода наиболее богаты видами и во всех трех высотных поясах, а также во флоре всего плато и в его разных частях. Третье место в спектре устойчиво занимает род *Saxifraga*. С увеличением высоты усиливается позиция род *Poa*. Для остальных родов какой-либо тенденции не прослеживается. Начиная с подгольцового пояса, к числу многовидовых можно относить только 5 родов. Почти 70 % родов локальной флоры представлено одним видом. Они преобладают и во всех поясах. На вертикальном профиле их доля увеличивается от 65.4 % в лесном и 67.9 % в подгольцовом поясах до 70.8 % в гольцовом, что вполне закономерно на широтном и высотном градиентах. Преобладание одновидовых родов характерно как для арктических, так и бореальных флор (Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978).

4.3. Географическая структура. В долготной структуре виды с циркумареолами (150, или 47.8 %) преобладают как в целом во флоре, так и во всех трех поясах. Второе место занимают виды с азиатским (77, 24.5 %) распространением, чья доля с увеличением высоты возрастает до почти равного участия с циркумполярными в

гольцовом поясе. Третья по богатству долготная фракция – виды с евразийским распространением (59, 18.8 %). Близкие соотношения долготных фракций характерен как для флоры Путорана в целом, так и для отдельных его районов и высотных поясов, что говорит об однородности флоры плато по этому признаку.

Зональное положение территории на севере таежной зоны определило преобладание в локальной флоре видов бореальной фракции (43.3 %), а горный ландшафт обусловил высокий процент (30.3 %) арктической при более низком (26.4 %) участии гипоарктической. Такое соотношение широтных фракций свойственно и флоре плато Путорана в целом. В каждом из поясов на изученном высотном профиле это соотношение значительно изменяется (рис. 2).

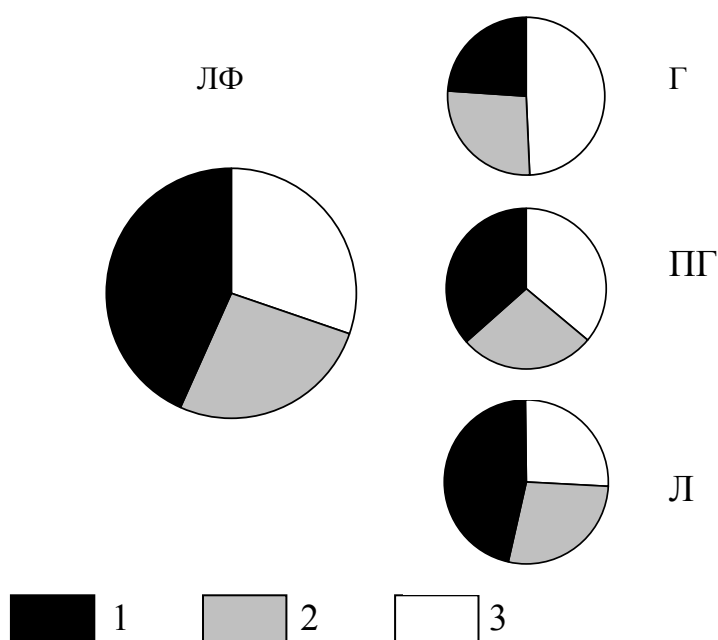


Рис. 2. Распределение видов по широтным фракциям по высотным поясам.

ЛФ – локальная флора, Л – лесной пояс, ПГ – подгольцовый, Г – гольцовый, 1 – бореальная фракция, 2 – гипоарктическая, 3 – арктическая.

В лесном поясе доля видов бореальной фракции несколько выше (46.6 %), а гипоарктической (27.6 %) и арктической (25.8 %) – почти такая же, как во всей флоре. В подгольцовом поясе, климатически самом благоприятном для гипоарктических видов, их доля такая же, как и в лесном (27.5 %). Участие же бореальных и арктических одинаково (36.5 и 36.0 % соответственно), что косвенно свидетельствует о заметном сокращении числа первых и сохранении уровня видового богатства вторых. В гольцовом поясе естественно увеличение доли видов арктической фракции (до 49.2 %) и снижение бореальной (до 23.8 %). Доля же видов гипоарктической фракции практически не

меняется (27.0 %). Наиболее интересным в этих соотношениях является не то, что они изменяются на высотном профиле, а то, что в каждом поясе не просто присутствуют, а значительно представлены виды всех трех широтных фракций, особенно арктических в лесном и бореальных в гольцовом.

Максимальное число (132) видов бореальной фракции сосредоточено в лесном поясе, 69 заходят в подгольцовый и 30 в гольцовый. Привлекает внимание, что в гольцовом поясе виды бореальной фракции встречаются почти повсеместно: среди них – 17 бореальные (8 – растения преимущественно лесных сообществ, остальные – кустарниковых, лугово-кустарниковых и сообществ береговых обнажений). Такие бореальные виды, как *Bistorta major*, *Trollius asiaticus*, *Saxifraga spinulosa*, *Saussurea parviflora*, *Veratrum lobelianum* найдены даже на горных вершинах в разреженных растительных группировках.

Закономерно уменьшение числа гипоарктических видов от 78 в лесном поясе до 51 в подгольцовом и 34 в гольцовом. Среди последних даже на вершинах гор отмечены *Carex melanocarpa*, *Geranium albiflorum*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix lanata*, *Saxifraga aestivalis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Trisetum agrostideum*, *Valeriana capitata*, которые есть во всех поясах, кроме *Stellaria ciliatosepala*, отсутствующей в лесном.

Наиболее интересно распределение по вертикальному профилю видов арктической фракции. Из 97 видов этой фракции 40 видов встречается во всех поясах. В лесном поясе таких видов 73, что даже больше, чем в гольцовом (62) и подгольцовом (68). Более того, 21 из них вообще встречены только в лесном поясе. Больше всего (13) среди них собственно арктических видов (*Poa alpigena*, *Arctophila fulva*, *Elymus vassiljevii*, *Luzula wahlenbergii*, *Sagina intermedia*, *Ranunculus hyperboreus*, *Potentilla rubella*, *Oxytropis adamsiana*, *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis hyperborea*, *Tripleurospermum hookeri*, *Artemisia tilesii*), которые найдены в основном на берегу озера, хотя некоторые (*Poa alpigena*, *Ranunculus hyperboreus*, *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Pedicularis hyperborea*) еще и на шлейфе, а *Potentilla rubella* и *Oxytropis adamsiana* только на склоне. Арктоальпийских видов вдвое меньше (7): *Carex bicolor*, *C. glacialis*, *Juncus triglumis*, *Koenigia islandica*, *Saxifraga cespitosa*, *S. hieracifolia*, *Comastoma tenellum*, но распределены они гораздо шире, нежели арктические. Метаарктический *Carex aquatilis* subsp. *stans* обычен на берегу озера.

Присутствие высокогорных видов в лесном поясе отмечалось и в южных горах Сибири в Восточном и Западном Саяне и Становом нагорье (Малышев, 1965, Водопьянова и др, 1972, Краснобородов, 1976). В эту группу входят арктоальпийские виды, присутствие которых, помимо обычного (выше границы леса) еще и в

несвойственном им поясе, объясняли (Малышев, 1965) особенностями микроклиматических условий или присутствием подходящих (иногда «случайных») экотопов типа галечников, выходов известняков и др., по ряду признаков сходных с высокогорными (низкие температуры почвы, каменистость субстрата, повышенная относительная влажность воздуха).

Захождение видов арктической фракции в лесной пояс на плато Путорана отмечалось и ранее («Флора Путорана», 1976). В разных его частях отмечено присутствие не только арктоальпийских, но и арктических видов, часть из которых не были найдены выше по высотному профилю. И их распределение не ограничено какими-то особыми экотопами, а достаточно равномерно, в том числе и в лесных сообществах. Исключительная приуроченность видов с основным арктическим распространением к «нехарактерному» для них лесному поясу в определенной мере связана с северным положением территории.

По всему вертикальному профилю встречаются 97 видов (30.9 %). Они довольно равномерно распределены по всем широтным фракциям (табл. 1). Только к лесному поясу приурочен 121 вид, половина из которых, естественно, виды бореальной фракции, почти треть – гипоарктической, но довольно много (21) для самого низкого пояса и арктической.

Таблица 1

Распределение видов разных широтных фракций по высотным поясам

Широтные фракции	Л	Л+ПГ	ПГ	ПГ+Г	Г	Л+Г	Л+ПГ+Г
Арктическая	21	10	3	15	4	1	40
Гипоарктическая	35	20	2	2	2	3	28
Бореальная	65	36	4	–	–	1	29
ИТОГО	121	66	9	17	6	7	97

Л – лесной пояс, ПГ – подгольцовый, Г – гольцовый.

Для подгольцового пояса специфичны 9 видов из всех широтных фракций, а для гольцового пояса всего 6. Имеются виды, встречающиеся в двух поясах, из которых наиболее примечательны 7, так как в их распределении имеется разрыв (отсутствие в подгольцовом поясе): бореальный *Andromeda polifolia*, гипоарктические *Poa glauca*, *Eriophorum vaginatum* и *Taraxacum ceratophorum*, арктический *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, арктоальпийские *Festuca brachyphylla* и *Saxifraga hyperborea*.

4.4. Активность. Во флоре всех поясов преобладают неактивные и низкоактивные виды (рис. 3). Наибольшее число (31) активных видов (I и II ступени) сосредоточено в подгольцовом поясе, в гольцовом и в лесном их почти вдвое меньше – по

17. Среди них к особо активным относятся 11: *Equisetum arvense*, *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Salix glauca*, *Salix phylicifolia*, *Betula nana*, *B. tortuosa*, *Alnus fruticosa*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*; к высокоактивным – 6: *Equisetum pratense*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Salix lanata*, *Saxifraga aestivalis*, *Rubus arcticus*, *Ledum palustre*.

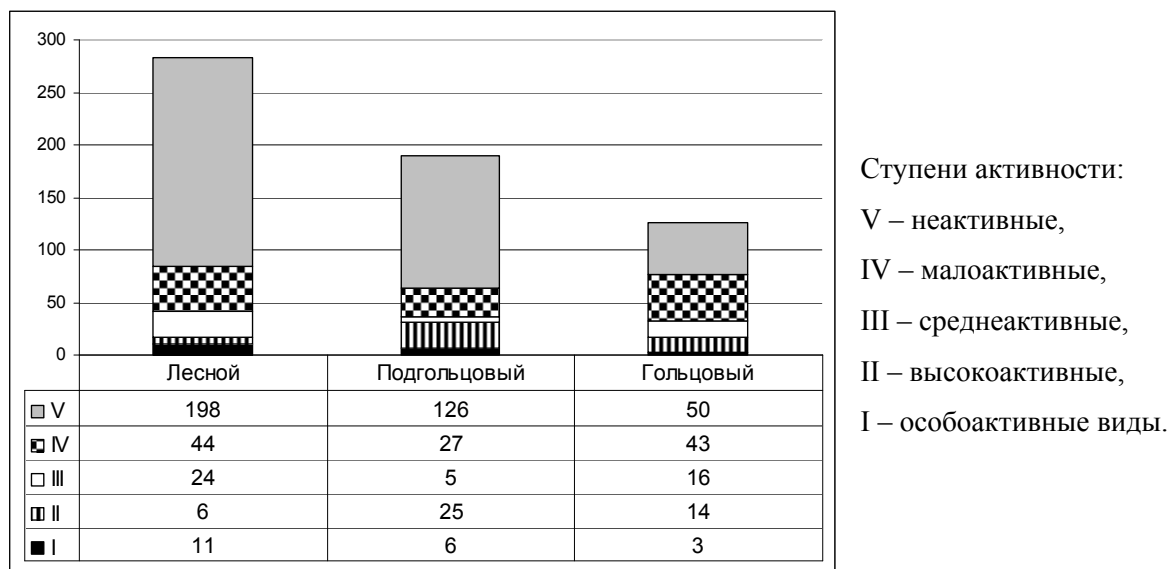


Рис. 3. Распределение видов с разными показателями активности по вертикальному профилю.

К числу видов с высокими показателями активности в лесном и подгольцовом поясах относятся виды бореальной и гипоарктической фракции, а в гольцовом – арктической (табл. 2). Среди типичных представителей бореальных видов наиболее обильны *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Salix phylicifolia*, *Carex juncella*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, среди гипоарктических *Betula nana*, *Betula tortuosa*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix lanata*, *Saxifraga aestivalis* и др., среди арктоальпийских и метаарктических *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Eritrichium villosum*, *Gastrolychnis apetala*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Myosotis asiatica*, *Novosieversia glacialis*, *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Salix polaris*.

Таблица 2

Распределение видов широтных фракций по ступеням активности (I–V) и высотным поясам

Широтные фракции	Высотный пояс														
	лесной					подгольцовый					гольцовый				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Арктическая	–	–	2	8	63	1	8	–	11	48	2	9	12	3	16
Гипоарктическая	4	2	6	14	53	3	7	3	8	31	1	3	1	12	17
Бореальная	7	4	16	22	82	2	10	2	8	47	–	2	3	8	17

Глава 5. АНАЛИЗ ВНУТРИЛАНДШАФТНОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОРЫ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ

5.1. Лесной пояс

Флористическое богатство. Число видов сосудистых растений в ценофлорах лесного пояса колеблется от 14 до 143: самые богатые (102–143 вида, 36–51 % от всей флоры) сообщества встречаются на берегу озера и на шлейфе гор; самые бедные (14, 5 %) – только на шлейфе; средние по числу видов (37–90; 13–32 %) – на берегу, шлейфе и склоне. Среди богатых особенно выделяются приозерные (пионерные) сообщества пляжей (143 вида), где *Bromopsis pumpelliana*, *Elymus macrourus* subsp. *turuchanensis*, *E. vassiljevii*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Minuartia arctica*, *M. verna* в лесном поясе встречены лишь однажды (но они есть в других поясах), а *Artemisia tilesii*, *Papaver nudicaule* и *Taraxacum macilentum*, кроме как в данных сообществах, более нигде не найдены. Самое низкое богатство (14) сосудистых растений в сообществах развалов камней. К средним по богатству относятся все лесные сообщества, где только в них отмечены виды из числа редко встречающихся в лесном поясе – арктический *Huperzia arctica*, арктоальпийский *Carex glacialis*, гипоарктические *Anthoxanthum odoratum* subsp. *alpinum*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata* и *Tofieldia pusilla*. Такой же, как у лесных, и средний уровень видового богатства в ценофлорах прибрежно-водных, приозерных сообществ пляжей с участием осок и разнотравья: осоково-разнотравных (81), осоковых (69), разнотравно-осоковых (61), а также в ценофлорах бугристо-болотного комплекса: осоково-моховых мочажин (53) и сфагновых бугров (41).

Таксономическая структура. В большинстве ценофлор лесного пояса по числу видов преобладают 5 семейств: *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Salicaceae*, *Asteraceae*, *Ericaceae*, на долю которых приходится 21.4–53.7 % видового богатства каждой флоры. Но они не всегда сохраняют свои позиции в разных ценофлорах. Сем. *Poaceae* по числу видов преобладает в большинстве ценофлор, *Cyperaceae* – в ряде сообществ сырых понижений, прирусловых и бугристо-болотного комплекса, *Salicaceae* хорошо представлено в приозерных сообществах пляжей, но наибольшее число видов (11, 13) отмечено в сообществах сырых понижений и прирусловых. Сем. *Asteraceae* выходит на 1 место по числу видов лишь в лесных сообществах (лиственничных редирах и березняках кустарничковых). Сем. *Ericaceae* входит в первую пятерку в половине сообществ, из них почти во всех, кроме лесных (березняков и лиственничных редин) занимает 1 место. Ведущими в ценофлорах лесного пояса являются роды *Salix* и *Carex*, в остальных родах видов намного меньше. В прирусловых (пионерных) сообществах и

ольховниках по числу видов преобладает род *Saxifraga*, а в сообществах осыпных склонов – *Poa*.

Географическая структура. Среди видов с долготным типом ареала в ценофлорах лесного пояса на первом месте – виды с циркумареалами (37–64 %), на втором – евразийская фракция (18–34), на третьем – азиатская (0–34), причем порядок расположения двух последних меняется относительно друг друга. Доля остальных (европейской, азиатско-американской и амфиокеанической) фракций значительно меньше. По соотношению долготных фракций только сообщества сырых понижений близки с флорой всего пояса.

По широтной структуре большинство ценофлор лесного пояса сходны (рис. 4) повышенной долей (52–68 %, редко 40–49 %) видов бореальной фракции, почти вдвое превышающей гипоарктическую (19–40) и низкой арктической (6–27).

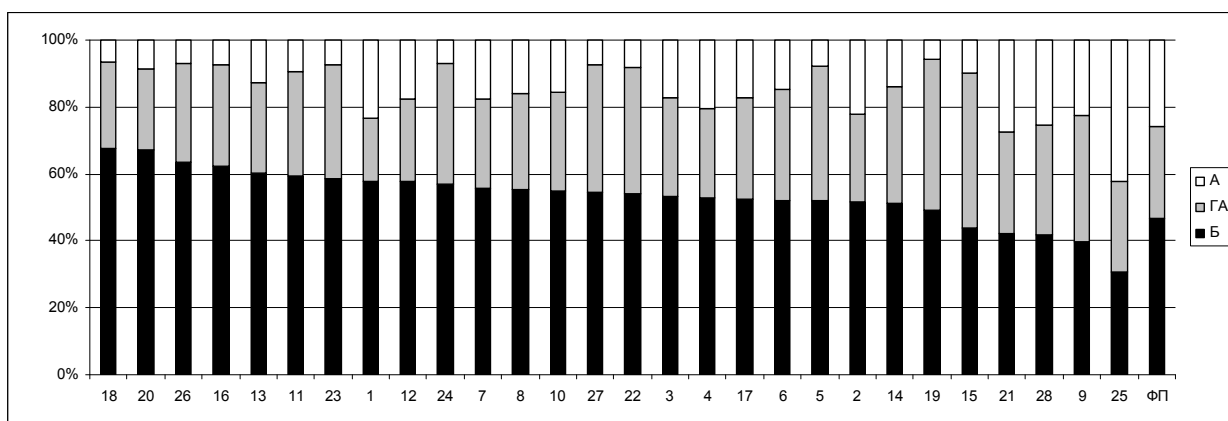


Рис. 4. Широтная структура ценофлор лесного пояса.

Примечание. Фракции: А – арктическая, ГА – гипоарктическая, Б – бореальная. Группы сообществ и номер ценофлоры: лесные (9 – лиственничные редины с шикшей, 14 – лиственничники кустарничково-кустарниковые, 19 – сфагновые ельники, 22 – смешанные леса кустарничково-кустарниковые, 23 – березняки разнотравные, 26 – смешанные леса кустарничковые, 27 – березняки кустарничковые); приозерные сообщества пляжей (2 – пионерные разнотравные, 3 – осоково-разнотравные, 4 – ивняки разреженные); сообщества осыпных склонов (6 – кустарничково-злаково-разнотравные); прибрежно-водные (1 – осоковые, 18 – разнотравно-осоковые); прирусловые (13 – хвощово-разнотравные, 17 – ивняки осоково-разнотравные, 20 – моховые, 21 – шлейфовые пионерные разнотравные, 25 – склоновые пионерные разнотравные); сообщества сырых понижений (5 – кустарничково-кустарничково-моховые, 10 – кустарничково-разнотравно-моховые, 12 – кустарничково-разнотравные); сообщества бугристо-болотного комплекса (15 – сфагновые бугры, 16 – осоково-моховые мочажины); ольховники (7 – ольховники беднотравные); антропогенные сообщества (8 – антропогенные разнотравные, 11 – антропогенные с березовой порослью); сообщества развалов камней (24 – с единичными растениями, 28 – дриадово-лишайниковые). Здесь и на рис. 5 ФП – флора пояса, ценофлоры расположены в порядке убывания видов бореальной фракции.

Только в составе прирусловых (пионерных) сообществ на склоне гор виды бореальной фракции (31 %) уступают арктической (43 %), а в лесных (сфагновых

ельниках, лиственничных редирах) и бугристо-болотного комплекса (сфагновых буграх) их примерно поровну (40–45 %) с гипоарктической.

Широта экологической амплитуды. В большинстве ценофлор лесного пояса преобладают (59–75 %) гемистенотопные и стеноотопные виды, т. е. виды с узкой экологической амплитудой, причем больше всего их в прибрежно-водных сообществах, а меньше всего в сообществах сфагновых бугров бугристо-болотного комплекса. В сообществах осыпных склонов берега озера, лесных, антропогенных и развалов камней преобладают (57–69 %) виды с широкой амплитудой (гемиэвритопные и эвритопные). В остальных они представлены почти одинаково (около 50 %).

Распределение видов широтных фракций по широте экологической амплитуды следующее: бореальная фракция преобладает (52–61 %) среди эвритопных, гемиэвритопных и гемистенотопных видов, а среди стеноотопных ее доля (39) почти такая же, как и арктической (36). Гипоарктическая фракция хорошо представлена (37 и 43 %) среди видов с широкой амплитудой, в других ее доля 25 %, а арктическая – среди видов с узкой (22 и 36 %) амплитудой.

5.2. Подгольцовый пояс

Флористическое богатство. Богатство ценофлор подгольцового пояса варьирует от 20 до 100 видов. В группу наиболее богатых (97–100 видов, 51–53 % от флоры пояса) входят сообщества осыпных склонов и прирусловые. Несколько менее богаты (57–80) кустарниковые сообщества на террасах, а также сообщества каменистых, щебнистых осыпей и развалов камней. Еще беднее (35–54) кустарничковые сообщества, а также прирусловые и прибрежно-водные, где есть виды (*Cardamine pratensis*, *Carex aquatilis*, *C. eleusinoidea*, *C. holostoma*, *Epilobium davuricum*, *Eriophorum medium*, *E. russeolum*, *Juncus biglumis*, *Saxifraga foliolosa*), которые встретились в поясе 1 раз. К самым бедным (20–22 вида) относятся сообщества мочажин.

Таксономическая структура. В ценофлорах подгольцового пояса первые 5 мест занимают семейства *Poaceae*, *Asteraceae*, *Salicaceae*, *Cyperaceae* и *Ericaceae*, на долю которых приходится от 22.7 до 60.0 % видового богатства каждой флоры. Кроме *Ericaceae*, это – те же ведущие семейства, что в локальной флоре и во флорах обсуждаемого и нижележащего лесного пояса, различно только их положение в спектре семейств. Почти во всех ценофлорах пояса по числу видов преобладает сем. *Poaceae*, которое уступает *Asteraceae* только в кустарниковых, в прирусловых и кассиопеевых сообществах; в прибрежно-водных – *Cyperaceae*, а в голубичных, нивальных, а на щебнистых осыпях оно разделяет первенство с *Ericaceae*. Положение *Salicaceae* стабильно (3 место) только в 5 ценофлорах, несколько выше его место в

кустарниковых на террасах и в сообществах развалов камней, немного ниже в прирусловых и ольховниках. По числу видов более чем в половине ценофлор, преобладают роды *Salix* и *Carex*. В прирусловых 1 место принадлежит *Poa* (4 вида), а в сообществах осыпных склонов берега реки, ивняках, ольховниках в нем, как и в *Equisetum* и *Pedicularis*, бывает до 3 видов.

Географическая структура. Состав долготных географических фракций в большинстве ценофлор одинаков. Первое место занимает циркумполярная фракция, второе – азиатская, третье – евразийская, далее – азиатско-американская и европейская. Циркумполярные виды преобладают (35–60 %) в составе всех сообществ, за исключением кустарничковых (кассиопеевых), где несколько больше (39 %) азиатских, и сообществ щебнистых осыпей, где доли видов с циркумареалами и азиатских равны (по 32 %). В целом ценофлоры имеют высокое сходство между собой и со всей флорой пояса.

Широтная географическая структура в ценофлорах разнообразна (рис. 5): в одних (прибрежно-водных, кустарниковых и сообществах сырых понижений) преобладают виды бореальной фракции, в других (нивальных, прирусловых разнотравных и кассиопеевых) – арктической, в третьих (пионерных и моховых из группы прирусловых сообществ) – их участие одинаково, а гипоарктической ниже, в четвертых (сообществах осыпных склонов, кустарниковых (можжевеловых), кустарничковых (шикшевых) и сообществах каменистых, щебнистых осыпей и развалов камней) – доли всех трех фракций близки.

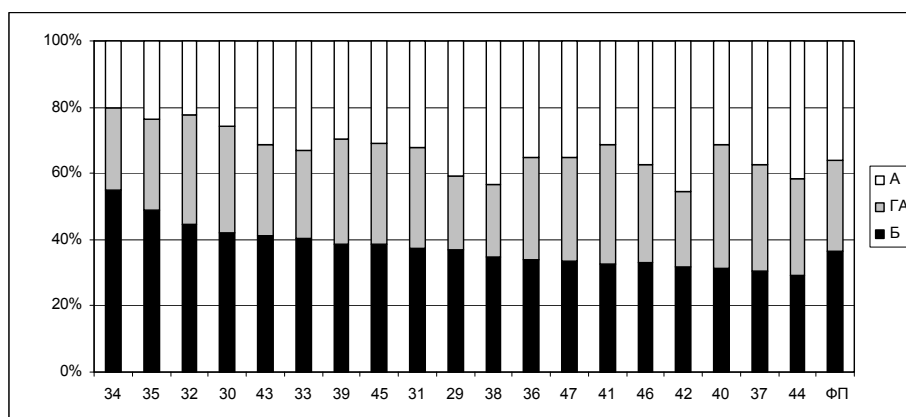


Рис. 5. Широтная структура ценофлор подгольцового пояса.

Примечание. Группы сообществ и номер ценофлоры: кустарниковые на террасах (31 – ерники, 35 – ольховники разнотравные с ерником, 41 – можжевеловые.); прибрежно-водные (30 – приозерные пушицево-осоковые, 34 – пушицево-хвощово-моховые мочажины); прирусловые (29 – разнотравные, 32 – ивняки хвощово-разнотравные, 33 – склоновые разреженные пионерные разнотравные, 38 – ивово-моховые, 43 – кустарничково-разнотравные); сообщества осыпных склонов (36 – злаково-разнотравные.); сырых понижений (39 – разнотравно-моховые); кустарничковые (40 – голубичные, 44 – кассиопейные, 45 – шикшевые); нивальные (42 – моховые); сообщества каменистых, щебнистых осыпей и развалов камней (37 – развалы камней со щитовником, 46 – кустарничково-разнотравно-моховые каменистых осыпей, 47 – дриадово-моховые щебнистых осыпей).

Широта экологической амплитуды. Почти во всех ценофлорах больше всего (59–75 %) эвритопных и гемиевритопных видов. Только в сообществах осыпных склонов, в прибрежно-водных (пушицево-осоковых) и прирусловых преобладают (57–60 %) стенотопные и гемистенотопные, а на террасах с ольховниками и в прибрежно-водных (мочажинах) их поровну (по 50 %). Ни одна из ценофлор по соотношению видов с разной шириной экологической амплитуды не имеет сходства с флорой пояса (последняя на 78 % сложена видами с узкой амплитудой).

По соотношению широтных фракций среди гемиевритопных и гемистенотопных видов преобладает (40 %) бореальная фракция, среди стенотопных – арктическая (40 %), а среди эвритопных их доли равны (по 38 %). Меньше доля (около 30 %) гипоарктической фракции. В распределении широтных географических фракций по широте экологической амплитуды с флорой пояса наиболее сходны эвритопные виды.

5.3. Гольцовый пояс

Флористическое богатство. Число видов в ценофлорах гольцового пояса варьирует от 16 до 111. Самые богатые по числу видов (111) – горно-тундровые сообщества, где встречены 87.3 % видов сосудистых растений всего пояса, половина из них – распределены по всему вертикальному профилю. Значительно беднее (34–50) ценофлоры каменистых и щебнистых осыпей и развалов камней, а из группы прирусловых только моховые. Самые флористически бедные (16, 18) – прирусловые сообщества, которые есть во всех поясах, но в гольцовом поясе в них отсутствует ряд видов, произрастающих в аналогичных сообществах нижележащих поясов (*Equisetum pratense*, *Cardamine macrophylla*, *Cerastium jenisejense*, *Trollius asiaticus*, *Geranium albiflorum*).

Таксономическая структура. В ценофлорах гольцового пояса в пятерку ведущих семейств входят *Poaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Saxifragaceae*, *Salicaceae*, которые объединяют в среднем 41.4 % (от 11.1 до 54.8 %) видового состава. Положение семейств в ценофлорах варьирует. Сем. *Poaceae* преобладает в половине сообществ. В ценофлорах щебнистых осыпей и из группы прирусловых в моховых на первом месте – *Asteraceae*, а в сообществах развалов камней и разреженных группировок вершин эти 2 семейства и *Caryophyllaceae* делят первые 3 места. Состав ведущих семейств ценофлор отличается от такового всего пояса отсутствием *Cyperaceae* и присутствием *Saxifragaceae* (в большинстве сообществ 3–6 вида и лишь в прирусловых – 1–2).

В гольцовом поясе род *Saxifraga* можно назвать многовидовым (в ценофлорах 3–6 видов), в отличие от флоры пояса, где наиболее богаты видами роды *Carex* и *Salix*, а

Saxifraga занимает 3 место. Только во флористически богатых сообществах террас помимо *Saxifraga* (6 видов) встречаются роды *Carex* (8), *Poa* (6), *Salix* (6) и *Festuca* (4).

Географическая структура. Распределение видов по долготным фракциям сходно почти во всех ценофлорах. Различия состоят в основном в соотношении циркумполярной и азиатской фракций: в одних преобладает первая, в других – вторая, в третьих – обе фракции представлены почти одинаково. В прирусловых сообществах очевидно преимущество циркумполярных видов (58 %), в сообществах щебнистых осыпей и разреженных группировках вершин – азиатских (42 %), а в остальных их соотношение почти одинаково (около 30 %). По соотношению долготных географических фракций наибольшее сходство с флорой пояса выявлено у горно-тундровых сообществ.

По составу широтных географических фракций сходство ценофлор этого пояса очень высоко (рис. 6). Во всех сообществах преобладают виды арктической фракции (50–95 %). Их самая высокая доля (95 %) – в прирусловых, самая низкая (50 %) – в горно-тундровых.

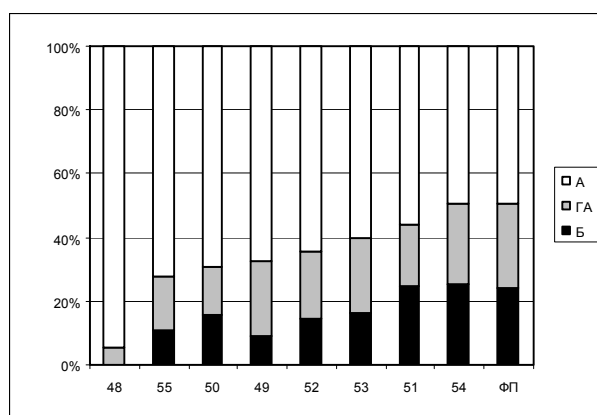


Рис. 6. Широтная структура ценофлор гольцового пояса.

Примечание. Группы сообществ и номер ценофлоры: горно-тундровые сообщества (54 – разнотравно-осоково-кустарничковые сообщества горизонтальных поверхностей террас); прирусловые (48 – ивово-разнотравные, 49 – моховые, 51 – разреженные склоновые пионерные группировки); сообщества каменистых, щебнистых осыпей и развалов камней (50 – растительность скальных обнажений, 52 – дриадово-ивовые, 53 – разреженные кустарничково-разнотравно-моховые, 55 – разреженные группировки вершин). ФП – флора пояса, ценофлоры расположены в порядке убывания видов арктической фракции.

Соотношения гипоарктической и бореальной фракций в ценофлорах различаются. В сообществах развалов камней (по 15 %) и в горно-тундровых (по 25 %) их доли равны; в сообществах каменистых и щебнистых осыпей, разреженных группировок вершин и в большинстве прирусловых сообществ немного больше (17–23 %) гипоарктических, лишь в пионерных из группы прирусловых – в 1.5 раза больше бореальных видов.

Виды бореальной фракции есть во всех ценофлорах (9–28 %), причем доля бореальных видов в 2 (иногда в 3) раза выше, чем арктобореальных и арктобореально-

монтанных. Видов бореальной фракции нет только в ивково-разнотравных сообществах из группы прирусловых, тогда как в горно-тундровых их доля достигает 28 %. По соотношению широтных фракций последние наиболее сходны с флорой всего пояса.

Широта экологической амплитуды. В 4-х ценофлорах гольцового пояса преобладают (58–69 %) виды с широкой экологической амплитудой; в 3-х – их участие почти одинаково (около 50 %) и только в одной горно-тундровой, наиболее сходной с флорой всего пояса, 76 % состава представлено видами с узкой амплитудой.

Распределение видов разных широтных географических фракций по широте экологической амплитуды следующее: арктическая фракция преобладает (60–83 %) среди видов с разной амплитудой, кроме стенотопных, где доли всех широтных фракций одинаковы. Среди видов с узкой амплитудой бореальных видов в 3–4 раза больше, чем с широкой (8 %). Среди гипоарктических доля низка (8 %) только у эвритопных видов, у остальных она колеблется от 19 до 33 %. По соотношению широтных фракций состав всех групп разной амплитуды отличен от флоры пояса.

5.4. Анализ варьирования ценофлор по высотному профилю. Пределы колебаний показателей флористического богатства (число семейств, родов, видов) в ценофлорах каждого высотного пояса очень близки. Так в лесном поясе число видов колеблется от 14 до 143 видов, в подгольцовом от 20 до 100, в гольцовом от 16 до 111. Если в целом во флоре с увеличением высоты видовое богатство уменьшается более чем вдвое (с 283 в лесном до 126 в гольцовом), то в ценофлорах каждого пояса колебания его уровня почти одинаковы. На фоне значительного уменьшения числа видов во флоре верхних поясов это можно объяснить расширением экологической амплитуды некоторых видов и выравниванием условий произрастания на разных элементах рельефа при возрастании климатической экстремальности.

В ценофлорах лесного и подгольцового поясов 5 ведущих семейств одни и те же: *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, но их положение в спектре несколько варьирует, кроме *Poaceae*, позиция которого (1 место) устойчива по всему вертикальному профилю. Эти же семейства (кроме *Ericaceae*) входят в пятерку ведущих в локальной флоре и всех высотных поясов. В гольцовом поясе в этом наборе уже нет *Cyperaceae* и *Ericaceae*, и появляются *Caryophyllaceae* и *Saxifragaceae*.

По числу видов в двух нижних поясах ведущими родами являются *Salix* и *Carex*, в гольцовом – только *Saxifraga*. В остальных родах видов намного меньше (1–3, редко 4–5) и встречаются они лишь в некоторых ценофлорах высотных поясов.

В широтной структуре ценофлор лесного пояса отчетливо преобладают виды бореальной фракции (49–68 %), а гольцового – арктической (50–70 %), в подгольцовом

поясе виды бореальной (38–43 %) и арктической (30–43 %) фракций представлены почти одинаково, что соответствует доле этих элементов во флорах каждого пояса. Однако в каждом поясе есть отклонения от этих средних цифр.

По широте экологической амплитуды в большинстве ценофлор лесного пояса преобладают (59–75 %) гемистенотопные и стеноотопные виды, а подгольцового (59–75 %) и гольцового (58–69 %) – эвритопные и гемиэвритопные.

В целом во флорах высотных поясов преобладают (более 50 %) стеноотопные виды. С увеличением высоты в 2.7 раза снижается число гемистенотопных (с 84 до 31) и гемиэвритопных (с 41 до 15) видов и увеличивается в 1.7 раза (с 7 до 12) эвритопных. У ряда видов при продвижении вверх по склону широта экологической амплитуды сохраняется (*Hyperzia arctica*, *Papaver variegatum*, *Poa arctica*, *P. palustris*, *Phlojodicarpus villosus*, *Salix lanata*, *Saxifraga cernua*, *Thymus reverdattoanus*, *Trisetum sibiricum* subsp. *litorale*), так как приурочены они к одним и тем же условиям на протяжении всего высотного профиля. Например, *Thymus reverdattoanus* встречается только на песчано-галечных или щебнистых субстратах. У других (*Cardaminopsis septentrionalis*, *Cassiope tetragona*, *Eritrichium villosum*, *Gastrolychnis apetala*, *Myosotis asiatica*, *Poa paucispicula*, *Saxifraga spinulosa*, *Valeriana capitata*) она расширяется, благодаря тому, что виды встречаются в ландшафте более широко, т. е. диапазон освоенных ими экотопов увеличивается. А у некоторых (*Carex juncella*, *Equisetum scirpoides*, *Larix sibirica*, *Ledum palustre*, *Luzula parviflora*, *Salix glauca*, *S. phylicifolia*, *S. saxatilis*, *Parnassia palustris*) она сужается из-за отсутствия подходящих условий с увеличением высоты.

Во флорах всех высотных поясов есть виды, которые шире встречаются в «нехарактерных» для них поясах. Например, арктический *Bistorta vivipara* и гипоарктические *Trisetum agrostideum*, *Luzula multiflora* subsp. *sibirica*, *Geranium albiflorum* – в лесном поясе, а бореальный *Bistorta major* – в гольцовом.

Из-за отсутствия единого тренда в распределении видов в различных типах местообитаний и сообществ в трех высотных поясах можно сделать вывод о том, что на их высотное распределение влияют не только изменения климатических условий, связанные с высотной поясностью, но и наличие подходящих экологических условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа флоры в окрестностях оз. Лама на северо-западе плато Путорана на 3 уровнях (локальной флоры всего исследованного района, флор 3 поясов и

55 ценофлор в пределах каждого пояса) выявлены особенности распределения сосудистых растений по высотному градиенту.

По числу видов (314, из них впервые для плато обнаружены 3) флора может считаться богатой для плато Путорана, наравне с флорами его северо-западной части, которые заметно богаче флор южной и центральной частей. По общему составу и видовому богатству локальная флора имеет общие черты, как с бореальными, так и с арктическими флорами, что обусловлено проявлением высотной поясности и положением плато Путорана в подзоне северной тайги вблизи ее северной границы. Зональное положение территории определило и преобладание в локальной флоре видов бореальной фракции (43.3 %), а горный ландшафт обусловил высокий процент (30.3 %) арктической при несколько более низком (26.4 %) участии гипоарктической. Довольно близкие доли широтных фракций присущи низкоарктическим (или гипоарктическим) флорам – промежуточным между арктическими и бореальными в понимании А. И. Толмачева (1932), который рассматривал их в ряду флор арктического типа. По этому признаку к ним можно отнести, как флору плато Путорана в целом, так и обсуждаемую локальную.

В распределении видов во флорах высотных поясов есть как сходство, так и различия, которые выявились при флористическом анализе видового богатства, таксономической, географической и экологической структуры. Самый богатый по числу видов (283) – лесной пояс, беднее (189) – подгольцовый и гольцовый – (126). Состав 10 и 5 ведущих семейств во всех поясах одинаков, варьирует лишь их положение относительно друг друга. Только 4 рода (*Carex*, *Salix*, *Saxifraga*, *Poa*) из числа ведущих есть во всех поясах. Роды *Ranunculus*, *Stellaria* и *Juncus* занимают ведущие позиции лишь в лесном поясе, а *Pedicularis* и *Equisetum* – в подгольцовом и гольцовом. В распределении видов во флорах высотных поясов есть сходно по соотношению видов долготных фракций и различие по широтным. Притом, что в лесном поясе доля бореальной фракции наибольшая (46.6 %), но она все же меньше, чем сумма гипоарктической (27.6 %) и арктической (25.8 %). В подгольцовом поясе, наиболее благоприятном для гипоарктических видов, их доля такая же, как и в лесном, а бореальная и арктическая фракции представлены почти одинаково (36.5 и 36.0 %). В гольцовом поясе, хотя преобладают уже виды арктической фракции (49.2 %), их все же меньше, чем в сумме гипоарктической и бореальной фракций, доли которых почти одинаковы (27.0 и 23.8 %). Таким образом, особенностью распределения видов разных широтных фракций по высотному профилю является то, что при одинаковом (около 27 %) участии гипоарктических видов во всех поясах, выше границы леса встречается много бореальных видов (36.5 и 23.8 %), а в лесном поясе – арктических (25.8 %), т. е. в каждом высотном

поясе значительно представлены виды всех трех широтных фракций. Во флорах всех высотных поясов преобладают стенотопные виды. С увеличением высоты число гемистенотопных и гемиэвритопных видов в них снижается, а эвритопных увеличивается. У многих видов широта экологической амплитуды варьирует: у одних сохраняется, так как они приурочены к одним и тем же условиям на протяжении всего профиля; у других – расширяется, так как они освоили большое число экотопов или сужается из-за отсутствия подходящих условий.

В ценофлорах высотных поясов величины флористического богатства очень близки. Состав 5 ведущих семейств в ценофлорах лесного и подгольцового поясов один и тот же (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*) и характерен для флор бореального типа. В гольцовом – в составе ведущих семейств нет *Cyperaceae* и *Ericaceae*, а присутствие *Caryophyllaceae* и, особенно, *Saxifragaceae* указывает на принадлежность к флорам арктического типа. В большинстве ценофлор всех высотных поясов преобладают циркумполярные виды. Виды других долготных фракций распределены неравномерно: в лесном поясе больше евразийских, а выше границы леса – азиатских. Хотя виды бореальной фракции преобладают в большинстве сообществ лесного и подгольцового поясов, а арктической – гольцового, что, отчасти, подтверждает сходство высотно-поясных и широтно-зональных признаков флор, в каждом поясе есть ценофлоры, которые по составу широтных фракций отличаются от средних показателей, что повлияло на общий состав флоры высотных поясов и обусловило присутствие видов не в «своих» поясах. Например, в лесном поясе в пионерных (из группы прирусловых) сообществах преобладают (43 %) виды арктической фракции, а в приозерных сообществах пляжей, сырых понижений, прибрежно-водных и ольховниках их доля почти такая же (17–27 %), как и гипоарктической. В подгольцовом поясе в прирусловых сообществах доли бореальной и арктической фракций одинаковы, а в редких прибрежно-водных сообществах (55 %), так и в обычных кустарниковых (49 %) преобладает бореальная фракция. В гольцовом на фоне преобладания видов арктической фракции, бореальной больше, чем гипоарктической в прирусловых (пионерных) сообществах, а в сообществах развалов камней и в горно-тундровых – их доли равны.

Предполагалось, что распределение видов в горах будет подчинено закономерностям, связанным со снижением теплообеспеченности – основным фактором, влияющим на высотное распределение растений, особенно в вегетационный период. Отчасти это подтверждается уменьшением числа видов, родов и семейств от подножия гор к вершине, высокой долей бореальной фракции – в лесном поясе и арктической – в гольцовом. Но одновременно в каждом поясе не просто присутствуют, а значительно

представлены виды всех трех широтных фракций, в том числе арктических в лесном и бореальных в гольцовом. Почти треть видов (97, 30.9 %) из разных географических групп встречаются по всему вертикальному профилю. Есть виды, которые произрастают в нехарактерных для них поясах: 21 арктический вид – только в лесном поясе, а 11 собственно бореальных – только в гольцовом. Очень слабо на распределение видов и приуроченность их к определенному элементу рельефа влияет и экспозиция (особенно южная), что, видимо, характерно для горных систем вблизи границы двух зон.

Все выявленные особенности в распределении сосудистых растений по высотному градиенту обусловлены наличием условий, подходящих для совместного произрастания видов разных географических групп, в том числе не в «своих» поясах. Положение территории исследования в полосе контакта двух зон является причиной того, что изученная флора занимает промежуточное положение между бореальными и арктическими флорами. Высокую долю видов арктической фракции в лесном поясе, что существенно отличает данную флору не только от таежных равнинных, но и горных в более южных районах, можно считать специфической чертой флоры северо-запада плато Путорана и горных азиатских флор Метаарктики.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

Янченко З. А., Заноха Л. Л. Арктические и арктоальпийские виды в лесном поясе на северо-западе плато Путорана в окрестностях оз. Лама (Среднесибирское плоскогорье) // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Материалы Всероссийской конференции. Сыктывкар, 2006. С. 128—129.

Янченко З. А. Ландшафтная структура высотных поясов в горах плато Путорана (оз. Лама) // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. ГПЗ «Путоранский»: сборник научных трудов. М., 2007. С. 269—296.

Янченко З. А. Систематическая структура флоры лесного пояса в окрестностях озера Лама на северо-западе плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Вопросы природопользования на Крайнем Севере: сборник научных трудов. СПб., 2007. С. 188—192.

Янченко З. А., Заноха Л. Л. Экологическая и фитоценотическая характеристика арктических и арктоальпийских видов в лесном поясе на северо-западе плато Путорана в окрестностях оз. Лама (Среднесибирское плоскогорье) // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. ГПЗ «Путоранский». М., 2007. С. 256—268.

Янченко З. А. Анализ локальной флоры окрестностей оз. Лама (северо-запад плато Путорана). Вестник КрасГАУ. Вып. 6. Красноярск, 2008. С. 97—102.

Янченко З. А. Структура флоры в горах Микчангда на северо-западе плато Путорана // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г.). Ч. 4: Сравнительная флористика. Урбановфлора. Петрозаводск, 2008. С. 140—143.

Янченко З. А. Особенности ландшафтных условий и структура флоры окрестностей г. Норильска (северо-запад плато Путорана) // Биологические ресурсы Крайнего Севера: современное состояние и перспективы использования: Сборник научных трудов / РАСХН. СПб., 2008. С. 164—175.

Янченко З. А. Флора антропогенно нарушенных лесотундровых экосистем на северо-западе плато Путорана // Биологические ресурсы Крайнего Севера: изучение и использование: Сборник научных трудов/ РАСХН. СПб., 2009. С. 171—179.

Янченко З. А. Флора сосудистых растений на северо-западе плато Путорана (окрестности оз. Лама) // Бот. журн., 2009. Т. 94. № 7. С 83—110.

Янченко З. А. Анализ парциальных флор на северо-западе плато Путорана (оз. Лама) // Труды рязанского отделения РБО. Сравнительная флористика: материалы Всероссийской школы-семинара по сравнительной флористике. Рязань, 2010. Вып. 2. Ч. 2. С. 134—139.

Янченко З. А., Романов А. А., Герасименко В. Я. Геодинамические процессы, морфология, ландшафты и особенности высотной поясности гор Путорана // Горный информационно-аналитический бюллетень. М., 2010. № 6. С 355—365.