

УДК 581.2653–247.7 (23:4705)

РЕАКЦИЯ ГОРНО-ТУНДРОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ УРАЛА НА ВНЕДРЕНИЕ *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD.

О. В. Ерохина, С. Ю. Соковнина

Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия

Рассматриваются вопросы изменения состава и структуры растительных сообществ горных тундр Урала в условиях внедрения *Juniperus sibirica* Burgsd. Для изучения перестройки горно-тундровых сообществ проведены описания растительных сообществ на Северном и Южном Урале. На Северном – на г. Зыряновка (хр. Чувальский Камень) и хр. Кваркуш. На Южном Урале исследования проведены на г. Большой (Северный) Нургуш (хр. Нургуш) и на г. Поперечная (хр. Зигальга). Всего выполнено 60 геоботанических описаний. Участки горных тундр для описания подобраны на одной высоте над уровнем моря, типологически и топологически однообразны, расположены на расстоянии 20–50 м друг от друга. Описания выполнены по стандартным геоботаническим методикам. Методами кластерного анализа показано, что вне зависимости от широтного положения и типологической приуроченности обособляются участки горных тундр с доминированием *J. sibirica*. Участки горных тундр без *J. sibirica* или с его участием до 30–40 % закономерного распределения не имеют. Анализ соотношения экологических групп сосудистых растений горно-тундровых сообществ показывает, что изменения на Северном и Южном Урале происходят по-разному. Северный Урал: на г. Зыряновка значительно возрастает проективное покрытие мезофитов, на хр. Кваркуш резко снижается покрытие психрофитов. Южный Урал: на г. Нургуш значительно снижается покрытие мезофитов. Изменение ценотической структуры горно-тундровых сообществ наиболее выражено на Северном Урале: на г. Зыряновка значительно увеличивается доля опушечных и снижается покрытие высокогорных видов; на хр. Кваркуш значительно уменьшается покрытие высокогорных видов. Горно-тундровые сообщества Северного и Южного Урала имеют общие виды, а также в них произрастают эндемики Урала и реликты разного происхождения.

К л ю ч е в ы е с л о в а: горные тундры; Северный и Южный Урал; состав и структура сообществ; можжевельник сибирский; изменение растительности.

O. V. Erokhina, S. Yu. Sokovnina. THE MOUNTAIN TUNDRA PLANT COMMUNITIES RESPONSE TO INTRODUCTION OF *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD. IN THE URALS

Changes in the species composition and structure of high-mountain vegetation of the Urals are described and characterized in connection with the introduction of *Juniperus sibirica*. About 60 plots of mountain tundra communities were studied in the Northern Urals: Zyryanovka Mountain (N60°57', E58°58'); Kvarkush Ridge (N60°08', E58°44'), and the Southern Urals: Northern Nurgush Mountain (N54°48', E59°08'); Poperechnaya Mountain (N54°39', E58°39'). Common geobotanical methods were used. Study plots were chosen to represent different abundances of *J. sibirica*. The structure of tundra plant communities dominated by *J. sibirica* departs from other groups of plant communities

in the dendrogram. Tundra areas without *J. sibirica* or where its contribution was up to 30–40 % did not have any regularity in the distribution. Changes in the ratio of vascular plant ecological and coenotic groups were measured, showing significant differences between Northern and Southern Urals. Northern Urals: on Zyryanovka Mountain a significant increase happened in the percentage cover of mesophytes, while on the Kvarkush Ridge the percentage cover of psychrophytes declined greatly. Southern Urals: the percentage cover of mesophytes declined significantly on Mt. Nurgush. The ratio of coenotic groups of vascular plants in the mountain-tundra communities changed the most notably in the Northern Urals: on Mt. Zyryanovka the percentage cover of marginal tree species significantly increased while the percentage cover of high-mountain species decreased; the Kvarkush Ridge experienced a significant decline in the percentage cover of high-mountain species. Data about vascular plants species common for tundra communities in the Northern and Southern Urals, and about the composition of endemic and relict species are presented.

Keywords: mountain tundra; Northern and Southern Urals; species composition and structure of communities; *Juniperus sibirica*; vegetation changes.

Введение

Экстремальные природно-климатические условия высокогорий и зональных тундр обуславливают их крайнюю чувствительность к любым природным изменениям и антропогенным воздействиям [Walker et al., 2006; Myers-Smith et al., 2015]. Во второй половине XX века отмечено глобальное изменение климата [Elmendorf et al., 2012] и, как следствие этого, активное продвижение верхней границы лесной растительности и внедрение кустарников в сообщества равнинных и горных тундр Северного полушария [Tape et al., 2006, 2012; Шиятов, 2009]. Однако данных о трансформации растительности тундровых экосистем не много и они крайне разрозненны.

Влияние кустарниковой растительности на равнинные и горные тундры в основном изучено на примере листопадных кустарников (*Alnus* sp., *Betula* sp., *Salix* sp.). Показано, что под пологом кустарников формируются особые микроклиматические условия: увеличение влажности воздуха и почвы за счет более позднего таяния снега, снижение эолового иссушения и инсоляции [Tsuyuzaki et al., 2012], уменьшение колебаний температуры почвы [Elmendorf et al., 2012; Tsuyuzaki et al., 2012]. Разрастание листопадных кустарников, имеющих вертикальную форму роста и ежегодно образующих значительное количество листового опада, в большинстве регионов приводит к увеличению высоты и обилия сосудистых растений и снижению видового разнообразия сообществ, а также обилия мхов и лишайников [Walker et al., 2006; Rajunen et al., 2011; Elmendorf et al., 2012].

Влияние хвойных (*Juniperus sibirica* Burgsd., *Pinus pumila* (Pall.) Regel) на состав и структуру высокогорных тундровых сообществ изучено недостаточно.

Известно, что площади горных тундр Северного и Южного Урала невелики [Горчаковский, 1975], и при сохранении современной тенденции продвижения верхней границы леса, отмеченной в XX веке [Harsch et al., 2009; Myers-Smith et al., 2011; Шиятов и др., 2014; Моисеев и др., 2016], может произойти утрата гено- и ценофонда горно-тундровых экосистем. Нами впервые для Уральского региона дана характеристика состава и структуры горных тундр отдельных вершин Урала в условиях внедрения можжевельника сибирского [Ерохина, Соковнина, 2018; Григорьев и др., 2018]. В данной работе мы представляем обобщение материалов исследований на четырех горных вершинах Урала.

Цель работы – изучение видового состава сосудистых растений и лишайников, оценка экологической и ценотической структуры сообществ горных тундр Урала в условиях разрастания *Juniperus sibirica* Burgsd.

Материалы и методы

В 2016 году на г. Зырянновка (хр. Чувальский Камень, ГПЗ «Вишерский», Северный Урал, N60°57', E58°58') сделано 15 геоботанических описаний; на г. Поперечная (хр. Зигальга, Южный Урал, N54°39', E58°39') – 18 геоботанических описаний. В 2017 г. на перевале хр. Кваркуш в верховьях р. Жигалан-2 (Северный Урал, N60°08', E58°44') сделано 15 геоботанических описаний, на г. Северный (Большой) Нургуш (хр. Нургуш, НП «Зюраткуль», Южный Урал, N54°48', E59°08') – 12 геоботанических описаний.

Описания выполнены по стандартным геоботаническим методикам на площадках 100 м² с фиксацией GPS-координат для каждой. Площадки для описания на каждой горной вершине подбирались с учетом топологического и типо-

Основные характеристики площадок описания тундровой растительности в условиях внедрения *J. sibirica*
Description of mountain tundra communities in the conditions of *J. sibirica* introduction

Район исследования Study area	Место исследования Study location	Тип растительных сообществ Type of plant communities	Высота над ур. моря Height above sea level	Экспозиция, крутизна склона Exposure, slope steepness	Каменистость Rockiness	ПП кустарникового яруса, % PC shrub layer, %	ПП травяно-кустарничкового яруса, % PC grass-subshrub layer, %	ПП мохово-лишайникового яруса, % PC moss-lichen layer, %
Северный Урал Northern Urals	г. Зырянковка Zyryanovka mountain	Травяно-моховые Grass-moss	757–800	3, 3–5	5–10	0	50–70	60
			744–808	3, 3–5	5–8	30–40	40–70	70
			754–812	3, 3–5	10–30	85–95	20–40	40
Южный Урал Southern Urals	г. Кваркуш Kvarkush ridge	Травяно-моховые Grass-moss	923–933	3, 1–2	1–10	0	50–80	80
			915–928	3, 1–2	3–5	30–40	40–70	80
			880–931	3, 1–2	10–40	85–95	30–40	60
			1289–1331	ЮВ, 3–5	5	0	50–85	70
Южный Урал Southern Urals	г. Северный Нургуш Nurgush mountain	Мохово-травяные Moss-grass	1303–1331	ЮВ, 3–5	5	30–40	60–70	60
			1300–1329	ЮВ, 3–5	5–20	85–95	15–25	60
			1257–1293	В, 3	2–25	0	70–80	40
Южный Урал Southern Urals	г. Поперечная Porerechnaya mountain	Лишайниково-мохово-травяные Lichen-moss-grass	1270–1288	В, 3	2–25	30–40	60–80	40
			1268–1291	В, 3	2–25	85–95	5–40	40

логического единства (табл.). На каждой площадке фиксировали: высоту над уровнем моря, положение в рельефе, ярусность, общее проективное покрытие и покрытие по ярусам, разделение на подъярусы и их высоту. На площадках учитывался видовой состав сосудистых растений с обилием, выраженным в %. Растительные сообщества по доле участия *Juniperus sibirica* разделили на 3 группы: А – с отсутствием *J. sibirica*, Б – со значительным участием (30–40 %) и В – с доминированием (85–95 %).

Определение видовой принадлежности сосудистых растений подтверждено в Гербарии Музея ИЭРиЖ УрО РАН (SVER).

Обработка полученных материалов произведена в программе MS Excel 2007, а также с применением пакета Statistica 8.0 for Windows. Для оценки сходства/различия видового состава и структуры описанных сообществ применялся кластерный анализ, с использованием метода Варда и оценкой евклидова расстояния. Оценка значимости изменений экологической и ценоотической структуры растительных сообществ каждой вершины проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с уровнем значимости $p < 0,05$. Отнесение видов к определенной экологической и ценоотической группам взято из Конспекта флоры Челябинской области (сосудистые растения) [Куликов, 2005].

Результаты исследования

При типизации горных тундр Урала авторы работ [Игошина, 1964; Горчаковский, 1975; Флора..., 2008; Овеснов и др., 2010] выделили лишайниковые щелнистые, пятнистые травяно-моховые и моховые горные тундры. На изученной нами территории описаны растительные сообщества из формаций лишайниково-мохово-травяных, мохово-травяных и травяно-моховых тундр. Сосудистые растения преобладали в составе всех изученных растительных сообществ, мохообразные вносили различный вклад, синузиды лишайников занимали подчиненное положение (проективное покрытие не превышало 20 %).

Характеристика горно-тундровых сообществ

СЕВЕРНЫЙ УРАЛ

Гора Зырянковка, хребет Чувальский Камень

Травяно-моховые тундры без участия *J. sibirica* (группа А). ПП травяно-кустарничко-

вого яруса 50–70 %, видовое богатство сосудистых растений 7–13 видов. В этих фитоценозах доминировала *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.; содоминантами выступали *Rumex acetosa* L., *Solidago virgaurea* L., *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. и *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %, высота 5–7 см. Доминируют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Polytrichum commune* Hedw. Из лишайников единично встречены *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *C. uncialis* (L.) F. H. Wigg.

Травяно-моховые тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 40–70 %, видовое богатство сосудистых растений 7–11 видов. В этих фитоценозах доминировала *Deschampsia flexuosa*; содоминантами в разных фитоценозах выступали *Rumex acetosa*, *Anemonastrum biarmiense*, *Vaccinium uliginosum* L. и *Rubus idaeus* L. ПП мохово-лишайникового яруса 70 %, высота 6–7 см. Доминируют *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum montanum* Hedw. Лишайники единичны: *Cladonia macroceras* (Delise) Hav., *C. gracilis* var. *gracilis* (L.) Willd., *C. uncialis*.

Травяно-моховые тундры с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 20–40 %, видовое богатство сосудистых растений 7–14 видов. В этих фитоценозах доминировали *Deschampsia flexuosa*, иногда *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.; содоминантами в разных фитоценозах выступали *Calamagrostis arundinacea* L., *Rumex acetosa*, *Solidago virgaurea*, *Hypericum maculatum* Crantz. ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 5–6 см. Доминируют *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Лишайники представлены единично: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. uncialis*.

Плато хребта Кваркуш

Травяно-моховые горные тундры без участия *J. sibirica* (группа А). ПП травяно-кустарничкового яруса 50–80 %, видовое богатство сосудистых растений 10–13 видов. Доминировали *Vaccinium uliginosum*, *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Aster sibiricus* L., *Juncus trifidus* L., *Anemonastrum biarmiense*. ПП мохово-лишайникового яруса 80 %. В нем доминировали мохообразные. Среди доминантов *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Polytrichum commune*. Среди лишайников единично представлены *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. macroceras*, *C. uncialis*.

Травяно-моховые горные тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 40–70 %, видовое богатство сосудистых растений 9–14 видов. В травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Vaccinium uliginosum*, *Poa alpigena*, *Juncus trifidus*. ПП мохово-лишайникового яруса 80 %. В ярусе преобладали мохообразные: *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. Лишайники представлены единично: *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. gracilis* var. *gracilis*, *C. uncialis*.

Травяно-моховые горные тундры с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 30–40 %, видовое богатство 9–12 видов. Доминировали *Vaccinium uliginosum*, *Poa alpigena*, *Juncus trifidus*. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %. В ярусе доминировали мохообразные. Среди доминантов – *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. Лишайники представлены единично: *Cladonia arbuscula*, *C. gracilis* var. *gracilis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*.

ЮЖНЫЙ УРАЛ

Гора Большой (Северный) Нургуш, хребет Нургуш

Мохово-травяные горные тундры без участия *J. sibirica* (группа А). ПП травяно-кустарничкового яруса 50–85 %, видовое богатство сосудистых растений 10–12 видов. В этих сообществах доминировали *Alchemilla vulgaris* L., *Alopecurus glaucus* Less., *Rumex acetosa*, *Festuca supina* Schur. ПП мохово-лишайникового яруса 70 %. В ярусе доминировали зеленые мхи: *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. В сообществах единично присутствовали *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. gracilis* var. *gracilis*.

Мохово-травяные горные тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 60–70 %, видовое богатство сосудистых растений 10–14 видов. В этих сообществах доминировали *Alchemilla vulgaris*, *Alopecurus glaucus*, *Festuca supina*, *Carex hyperborea* Drej. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %. В нем преобладали мохообразные. Доминировали *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. В сообществах единично присутствовали *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. pleurota* (Florke) Schaerer, *Cetraria laevigata* Rass., *Flavocetraria cuculata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell.

Мохово-травяные горные тундры с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 15–25 %, видовое богатство сосудистых растений 11–13 видов. Доминировали *Bistorta major* F. Gray, *Rumex acetosa*, *Hieracium* sp. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %. Из мохообразных преобладали *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. Среди лишайников отмечены единично *Cladonia arbuscula*, *C. stygia* (Fr.) Ruoss, *C. amaurocraea*, *C. macroceras*.

Гора Поперечная, хребет Зигальга

Лишайниково-мохово-травяные тундры без участия *J. sibirica* Burgsd. (группа А). ПП травяно-кустарничкового яруса 60 %, видовое богатство сосудистых растений 7–19 видов. Доминировали *Lusula sibirica* V. Krecz., *Festuca igoschinii* Tzvel., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Aconogonon alpinum* (All.). ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 7–11 см. Доминировали *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum montanum*. Содоминантами были *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *C. stygia*, *C. amaurocraea*.

Лишайниково-мохово-травяные тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 60–80 %, видовое богатство 7–19 видов. В этих фитоценозах доминировала *Festuca igoschinii*, *Aconogonon alpinum*, *Anemonastrum biarmiense* и *Veratrum lobelianum* Bernh. ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 7–9 см. Доминировали *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum montanum*. Среди лишайников преобладали *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, также отмечены *C. stellaris*, *C. stygia*, *C. uncialis*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia pleurota*.

Лишайниково-мохово-травяные с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 5–40 %. Видовое богатство 11–20 видов. В этих фитоценозах доминировали *Hieracium iremelense* (Elfstr.) Juxip, *Festuca igoschinii* и *Lusula sibirica*. ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 8,5–10 см. В сообществах доминировали *Hylocomium splendens*, *Dicranum montanum*, *Polytrichum commune*. Содоминантами были *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, также отмечены *C. stellaris*, *C. stygia*, *C. uncialis*, *C. amaurocraea*, *C. macroceras*, *C. subfurcata* (Nyl.) Arnold.

Общими видами сосудистых растений для всех изученных сообществ явились *Anemonastrum biarmiense*, *Carex ensifolia* Turcz.

Ex V. Krecz., *Solidago lapponica* With., *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* L., *Veratrum lobelianum* Bernh.

В горных тундрах отмечены **эндемичные для высокогорий Урала виды** [Куликов, 2005]: *Alopecurus glaucus*, *Anemonastrum biarmiense*, *Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak., *Festuca igoschinii*, *Hieracium iremelense*, *Lagotis uralensis* Schischk., *Rhodiola iremelica* Boriss. При этом наибольшее число эндемиков (до 27 % от общего состава) отмечено для г. Поперечная (хр. Зигальга, Южный Урал).

Изученные горные тундры содержали реликтовые виды разного времени и происхождения [Куликов, 2005]. **Плейстоценовые перигляциальные реликты арктического происхождения:** *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub., *Hieracium alpinum* L., *Juncus trifidus*, *Poa alpigena*. **Плейстоценовые перигляциальные реликты южносибирского происхождения:** *Carex ensifolia*, *Lusula sibirica*. **Голоценовые реликты неморального комплекса:** *Viola biflora* L.

В изученных горных тундрах отмечены внесенные в Красную книгу Пермского края [2008] сосудистые растения *Cerastium krylovii* и *Lagotis uralensis*; в Красную книгу Челябинской области [2017] – *Dianthus superbus* L., *Lagotis uralensis* и *Rhodiola iremelica*.

Анализ структуры горно-тундровых сообществ с разной степенью участия *J. sibirica*

Методом кластерного анализа показали обособление участков с доминированием *J. sibirica* во всех изученных горных тундрах – кластеры с буквой В в левой части графиков (рис. 1). Растительные сообщества с отсутствием или незначительным участием (до 30–40 %) не демонстрировали закономерного распределения, при этом ПП *J. sibirica* не имело определяющего значения.

Изменение структуры растительных сообществ с увеличением ПП *J. sibirica* могло проявиться в первую очередь в изменении соотношения экологических и ценологических групп растений.

На рис. 2 показано соотношение экологических групп растений в горно-тундровых сообществах с разной долей участия *J. sibirica* на Северном и Южном Урале.

С увеличением участия *J. sibirica* сохранился общий характер распределения экологических групп в растительных сообществах. При этом в сообществах горы Зыряновка выявлено значимое увеличение проективного покрытия

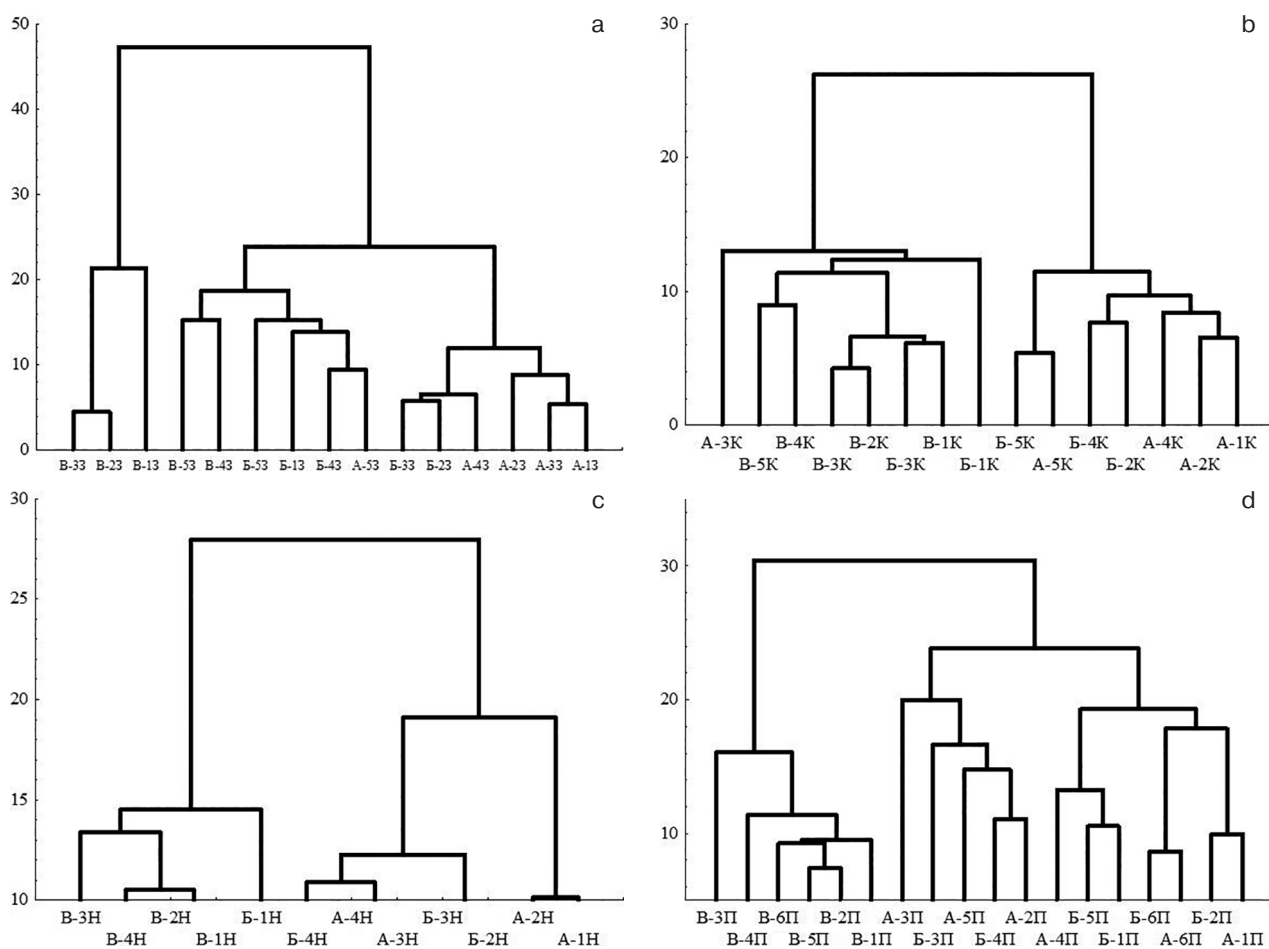


Рис. 1. Дендрограмма различий (метод Варда) тундровых сообществ с разной долей участия *J. sibirica* в горах Северного и Южного Урала: а – г. Зыряновка; б – хр. Кваркуш; с – г. Б. Нургуш; д – г. Поперечная.

По оси х – варианты геоботанических описаний с разной долей участия *J. sibirica*, где первая буква – группа описаний с учетом доли *J. sibirica* (ПП): А – 0 %, В – 30–40 %, В – 80–95 %, цифра после дефиса – номер геоботанического описания из полевого дневника, последняя буква – название горы: З – Зыряновка, К – Кваркуш, Н – Нургуш, П – Поперечная. По оси у – евклидово расстояние

Fig. 1. Dendrogram of differences (Ward's method) of tundra communities with different abundance of *J. sibirica* in the Northern and Southern Urals: а – Zyryanovka mountain; б – the Kvarkush ridge; с – г. Nurgush mountain; д – Poperechnaya mountain.

X-axis – geobotanical relevés with different abundance of *J. sibirica*: where the first letter is a group of tundra communities with different cover of *J. sibirica* (percentage cover): А – 0 %, В – 30–40 %, В – 80–95 %, the number after the hyphen is the number of the geobotanical relevés from the field notebook, the last letter is the name of the mountain: З – Zyryanovka, К – Kvarkush, Н – Nurgush, П – Poperechnaya. Y-axis – Euclidean distance

тия видов группы мезофитов ($F(2, 12) = 14,19$; $p < 0,01$). Тогда как в сообществах хр. Кваркуш проявилось значимое уменьшение проективного покрытия сосудистых растений группы психрофитов ($F(2, 9) = 13,5$; $p < 0,01$). Эта тенденция свидетельствует о мезофитизации условий среды обитания горных тундр Северного Урала в настоящее время. В сообществах горных тундр Южного Урала изменения экологической структуры иные. На горе Нургуш показано значимое снижение покрытия сосудистых растений группы мезофитов ($F(2, 9) = 4,72$; $p = 0,04$). Тогда как на горе Поперечная значимых изменений экологической структуры

сообществ с разной долей участия *J. sibirica* не выявлено.

Таким образом, отмечаем, что изменения экологической структуры горных тундр в ответ на внедрение *J. sibirica* на Северном и Южном Урале протекают по-разному. Причем на Северном Урале эти изменения более выражены.

На рис. 3 показано соотношение ценоотических групп растений в горно-тундровых сообществах с разной долей участия *J. sibirica* на Северном и Южном Урале.

Изменение ценоотической структуры горно-тундровых сообществ при внедрении *J. sibirica* также наиболее выражено на Северном Урале.

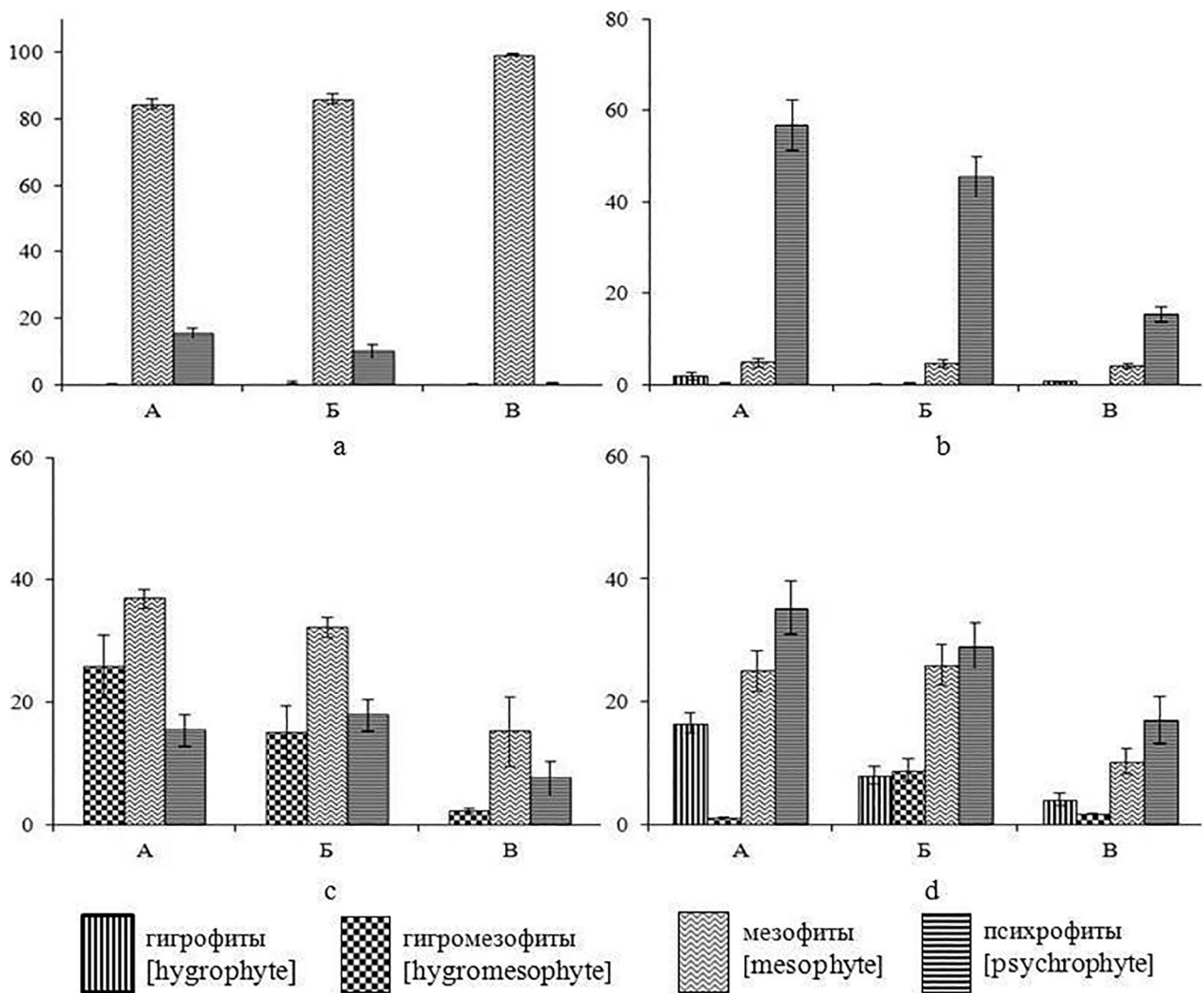


Рис. 2. Соотношение экологических групп сосудистых растений тундровых сообществ в условиях внедрения *J. sibirica* на вершинах Северного и Южного Урала: а – г. Зыряновка; б – хр. Кваркуш; с – г. Б. Нургуш; д – г. Попереchnая.

Здесь и на рис. 3: по оси x – группы описаний с разной долей участия *J. sibirica* (ПП): А – 0 %, Б – 30–40 %, В – 80–95 %; по оси y – проективное покрытие экологических групп сосудистых растений (%) в виде средних арифметических с ошибкой среднего

Fig. 2. Ratio of ecological groups of vascular plants in mountain-tundra communities during *J. sibirica* introduction in the Northern and Southern Urals: а – Zyryanovka mountain; б – the Kvarkush ridge; с – Nurgush mountain; д – Poperechnaya mountain.

Here and in Fig. 3: X-axis – groups of tundra communities with different percentage cover of *J. sibirica*: А – *J. sibirica* cover 0 %, В – *J. sibirica* cover 30–40 %, С – *J. sibirica* cover 80–95 %, Y-axis – percentage cover (%) of ecological groups of vascular plants (mean with mean error)

На г. Зыряновка отмечено значимое снижение покрытия высокогорных видов ($F(2, 12) = 5,21$; $p = 0,02$) и значимое увеличение доли опушечных ($F(2, 12) = 5,62$; $p = 0,02$). На хр. Кваркуш покрытие высокогорных видов сосудистых растений значимо уменьшается ($F(2, 9) = 23,04$; $p < 0,01$). Это косвенным образом свидетельствует об изменении условий местообитания на Северном Урале при увеличении доли участия *J. sibirica*. Тогда как на Южном Урале значимых изменений ценотической структуры не выявлено.

При этом сравнение полученных данных с результатами мировых исследований затруднено из-за различий в особенностях функционирования хвойных и лиственных кустарников. Так, внедрение *J. sibirica* не приводит к увеличению высоты и обилия сосудистых растений и снижению видового разнообразия сообществ, как это было показано для листопадных кустарников в работах [Walker et al., 2006; Pajunen et al., 2011; Elmendorf et al., 2012]. В изученных сообществах Ура-

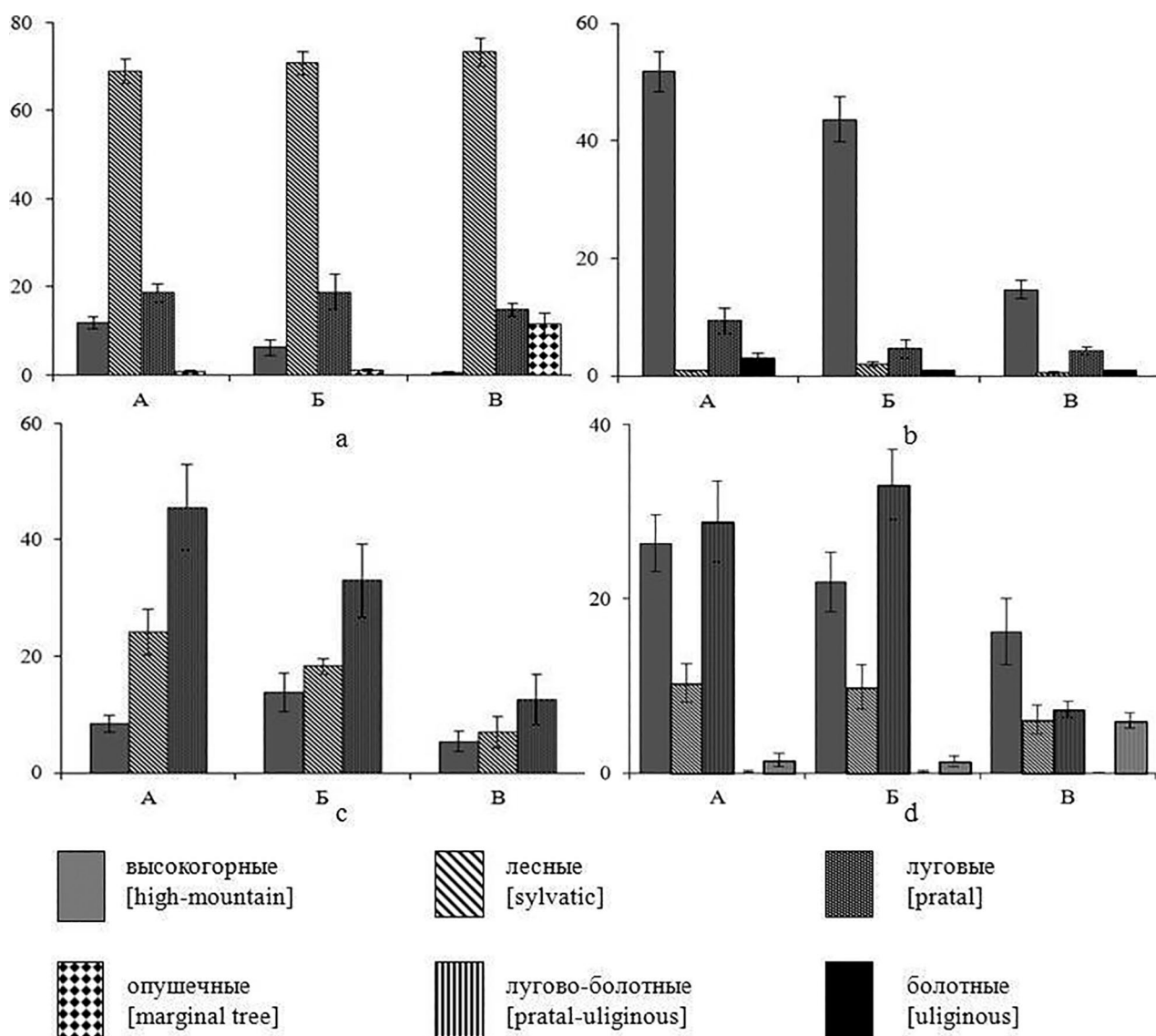


Рис. 3. Соотношение ценотических групп сосудистых растений тундровых сообществ в условиях внедрения *J. sibirica* на вершинах Северного и Южного Урала: а – г. Зырянковка; б – хр. Кваркуш; с – г. Б. Нургуш; д – г. Попереchnая

Fig. 3. Ratio of coenotical groups of vascular plants in mountain-tundra communities during *J. sibirica* introduction in the Northern and Southern Urals: a – Zyryanovka mountain; b – the Kvarkush ridge; c – Nurgush mountain; d – Poperechnaya mountain

ла видовой состав сосудистых и лишайников практически не изменяется. Однако с увеличением участия *J. sibirica* отмечается снижение проективного покрытия сосудистых растений.

Выводы

1. Внедрение *J. sibirica* преобразовало горно-тундровые растительные сообщества Урала и привело к их структурной перестройке. На Северном и Южном Урале эта перестройка проявилась по-разному.

2. Наибольшие изменения в экологической и ценотической структуре показаны для горных тундр Северного Урала. В растительных сообществах Южного Урала наименее выражены структурные изменения.

3. Наличие большого числа эндемичных и реликтовых видов, незначительные площади горных тундр свидетельствуют о высокой научной и природоохранной ценности изученных сообществ. Дальнейшее зарастание горных тундр *J. sibirica* и направленное продвижение верхней границы леса может привести к их исчезновению.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Литература

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорий Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.

Григорьев А. А., Ерохина О. В., Соковнина С. Ю., Шалаумова Ю. В., Балакин Д. С. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журнал СФУ. Биология. 2018. Вып. 11(3). С. 218–236. doi: 10.17516/1997-1389-0067

Ерохина О. В., Соковнина С. Ю. Характеристика горно-тундровых растительных сообществ с разной долей участия можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) Северного и Южного Урала // Экология и география растений и растительных сообществ: Матер. IV Междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург, 2018. С. 262–265.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Труды Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1964. Сер. 3. Вып. 16. С. 83–230.

Красная книга Пермского края / Под ред. А. И. Шепеля. Пермь: Книжный мир, 2008. 256 с.

Красная книга Челябинской области: Животные. Растения. Грибы. Изд. 2-е / Под ред. В. Н. Большакова. М.: Реарт, 2017. 511 с.

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

Моисеев П. А., Шиятов С. Г., Григорьев А. А. Климатоогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 136 с.

Овеснов С. А., Ефимик Е. Г., Плешивых Н. В. Флора и растительность ООПТ «Кваркуш» // Вестник Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. № 4. С. 74–85.

Флора и растительность Южно-Уральского гос. природного заповедника / Под ред. Б. М. Миркина. Уфа: Гилем, 2008. 516 с.

Шиятов С. Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.

Шиятов С. Г., Моисеев П. А., Григорьев А. А. Мониторинг климатоогенной динамики высокогорной древесной растительности при помощи ландшафтных фотоснимков на Южном Урале // Исследования

гор. Горные регионы Северной Евразии. Развитие в условиях глобальных изменений (Вопросы географии). 2014. Вып. 137. С. 125–155.

Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D. et al. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming // Nat. Clim. Change. 2012. Vol. 2. P. 453–457. doi: 10.1038/nclimate1465

Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Duncan R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecology Letters. 2009. Vol. 12, no. 10. P. 1040–1049. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x

Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Beck P. S. A. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome // Nat. Clim. Change. 2015. Vol. 5. P. 887–891. doi: 10.1038/nclimate 2697

Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K. D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Lévesque E., Boudreau S., Ropars P., Hermanutz L., Trant A., Collier L. S., Weijers S., Rozema J., Rayback Sh. A., Schmidt N. M., Schaepman-Strub G., Wipf S., Rixen Ch., Ménard C. B., Venn S., Goetz S., Andreu-Hayles L., Elmendorf S., Ravolainen V., Welker J., Grogan P., Epstein H. E., Hik D. S. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities // Environ. Res. Lett. 2011. Vol. 6, no. 4. P. 1–15. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509

Pajunen A. M., Oksanen J., Virtanen R. Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra // J. Veg. Sci. 2011. Vol. 22, no. 5. P. 837–846. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x

Tape K. D., Hallinger M., Welker J. M., Ruess R. W. Landscape heterogeneity of shrub expansion in Arctic Alaska // Ecosystems. 2012. Vol. 15, no. 5. P. 711–724.

Tape K. D., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic // Glob. Change Biol. 2006. Vol. 12, no. 4. P. 686–702.

Tsuyuzaki S., Matsuda M., Akasaka M. Effect of a deciduous shrub on microclimate along an elevation gradient, Mount Koma, northern Japan // Clim. Res. 2012. Vol. 51, no. 1. P. 1–10. doi: 10.3354/cr01047

Walker M. D., Wahren C. H., Hollister R. D., Henry G. H. R., Ahlquist L. E., Alatalo J. M., Bret-Harte M. S., Calef M. P., Callaghan T. V., Carroll A. B., Epstein H. E., Jónsdóttir I. S., Klein J. A., Magnússon B., Molau U., Oberbauer S. F., Rewa S. P., Robinson C. H., Shaver G. R., Suding K. N., Thompson C. C., Tolvanen A., Totland Ø., Turner P. L., Tweedie C. E., Webber P. J., Wookey Ph. A. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome // PNAS. 2006. Vol. 103, no. 5. P. 1342–1346. doi: 10.1073/pnas.0503198103

Поступила в редакцию 06.05.2019

References

Erokhina O. V., Sokovnina S. U. Kharakteristika gorno-tundrovyykh rastitel'nykh soobshchestv s raznoi dolei uchastiya mozhzhevel'nika sibirskogo (*Juniperus sibirica* Burgsd.) Severnogo i Yuzhnogo Urala [Characteristics of mountain tundra plants communities with

different cover of *Juniperus sibirica* in the Northern and Southern Urals]. *Ekol. i geografiya rastenii i rast. soobshchestv*: Mat. IV mezhdunar. nauch. konf. (Ekat. erinburg, 16–19 aprelya 2018 g.) [Ecol. and geography of plants and plant communities: Proceed. IV int. sci.

conf. (Ekaterinburg, April 16–19, 2018)]. Ekaterinburg, 2018. P. 262–265.

Flora i rastitel'nost' Yuzhno-Ural'skogo gos. prirodnogo zapovednika [Flora and vegetation of the Southern-Ural Nature Reserve]. Ufa: Gilem, 2008. 516 p.

Gorchakovskii P. L. Rastitel'nyi mir vysokogorii Urala [Vegetative world of the Ural high mountains]. Moscow: Nauka, 1975. 284 p.

Grigor'ev A. A., Erokhina O. V., Sokovnina S. U., Shalaumova Yu. V., Balakin D. S. Prodvizhenie drevesno-kustarnikovoii rastitel'nosti v gory i izmenenie sostava tundrovoykh soobshchestv (khr. Zigal'ga, Yuzhnyi Ural) [The advance of woody and shrub vegetation to the mountains and changes in the composition of tundra communities (Poperechnaya Mountain, the Zigalga Mountain Range in the Southern Urals)]. *Zhurn. Sibirskogo fed. univ. Biol.* [J. Siberian Fed. Univ. Biol.]. 2018. Iss. 11(3). P. 218–236. doi: 10.17516/1997-1389-0067

Igoshina K. N. Rastitel'nost' Urala [Vegetation of the Urals]. *Tr. Botan. in-ta im. V. L. Komarova AN SSSR* [Proceed. Komarov Botan. Inst. AS USSR]. 1964. Ser. 3. Iss. 16. P. 83–230.

Krasnaya kniga Permskogo kraya [Red Data Book of the Perm Region]. Perm': Knizhnyi mir, 2008. 256 p.

Krasnaya kniga Chelyabinskoi oblasti: Zhivotnye. Rasteniya. Griby [Red Data Book of the Chelyabinsk Region: Animals. Plants. Fungi]. Moscow: Reart, 2017. 511 p.

Kulikov P. V. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya) [Compendium of flora of the Chelyabinsk Region (vascular plants)]. Ekaterinburg; Miass: Geotur, 2005. 537 p.

Moiseev P. A., Shiyatov S. G., Grigoriev A. A. Klimatogennaya dinamika drevesnoi rastitel'nosti na verkhnem predele ee rasprostraneniya na khrebtte Bol'shoi Taganai za poslednee stoletie [Climatogenic dynamics of woody vegetation at the upper limit of its distribution on the Big Taganay ridge during the last century]. Ekaterinburg: UB RAS, 2016. 136 p.

Ovesnov S. A., Efimik E. G., Pleshivikh N. V. Flora i rastitel'nost' OOPT "Kvarkush" [Flora and vegetation of the Kvarkush specially protected natural area]. *Vestnik Udmurtskogo un-ta. Ser. Biol. Nauki o Zemle* [Bull. Udmurt Univ. Ser. Biol. Earth Sci.]. 2010. No. 4. P. 74–85.

Shiyatov S. G. Dinamika drevesnoi i kustarnikovoii rastitel'nosti v gorakh Polyarnogo Urala pod vliyaniem sovremennykh izmenenii klimata [Dynamics of woody and shrub vegetation in the Polar Ural mountains under influence modern climate changes]. Ekaterinburg: UD RAS, 2009. 216 p.

Shiyatov S. G., Moiseev P. A., Grigor'ev A. A. Monitoring klimatogennoi dinamiki vysokogornoii drevesnoi rastitel'nosti pri pomoshchi landshaftnykh fotosnimkov na Yuzhnom Urale [Monitoring of climatogenic dynamics highmountain woody vegetation using landscape photos on the Southern Ural]. *Issled. gor. Gornye regiony Severnoi Evrazii. Razvitie v usloviyakh global'nykh izme-*

nenii (Voprosy geografii) [Mountain research. Mountain regions of Northern Eurasia. Development in global change conditions (Question of geography)]. 2014. Iss. 137. P. 125–155.

Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D. et al. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nat. Clim. Change*. 2012. Vol. 2. P. 453–457. doi: 10.1038/nclimate1465

Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Dunca R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*. 2009. Vol. 12, no. 10. P. 1040–1049. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x

Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Beck P. S. A. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nat. Clim. Change*. 2015. Vol. 5. P. 887–891. doi: 10.1038/nclimate 2697

Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K. D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Lévesque E., Boudreau S., Ropars P., Hermanutz L., Trant A., Collier L. S., Weijers S., Rozema J., Rayback Sh. A., Schmidt N. M., Schaepman-Strub G., Wipf S., Rixen Ch., Ménard C. B., Venn S., Goetz S., Andreu-Hayles L., Elmendorf S., Ravolainen V., Welker J., Grogan P., Epstein H. E., Hik D. S. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environ. Res. Lett.* 2011. Vol. 6, no. 4. P. 1–15. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509

Pajunen A. M., Oksanen J., Virtanen R. Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra. *J. Veg. Sci.* 2011. Vol. 22, no. 5. P. 837–846. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x

Tape K. D., Hallinger M., Welker J. M., Ruess R. W. Landscape Heterogeneity of Shrub Expansion in Arctic Alaska. *Ecosystems*. 2012. Vol. 15, no. 5. P. 711–724.

Tape K. D., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Glob. Change Biol.* 2006. Vol. 12, no. 4. P. 686–702.

Tsuyuzaki S., Matsuda M., Akasaka M. Effect of a deciduous shrub on microclimate along an elevation gradient, Mount Koma, northern Japan. *Clim. Res.* 2012. Vol. 51, no. 1. P. 1–10. doi: 10.3354/cr01047

Walker M. D., Wahren C. H., Hollister R. D., Henry G. H. R., Ahlquist L. E., Alatalo J. M., Bret-Harte M. S., Calef M. P., Callaghan T. V., Carroll A. B., Epstein H. E., Jónsdóttir I. S., Klein J. A., Magnússon B., Molau U., Oberbauer S. F., Rewa S. P., Robinson C. H., Shaver G. R., Suding K. N., Thompson C. C., Tolvanen A., Totland Ø., Turner P. L., Tweedie C. E., Webber P. J., Wookey Ph. A. Plant Community Responses to Experimental Warming across the Tundra Biome. *PNAS*. 2006. Vol. 103, no. 5. P. 1342–1346. doi: 10.1073/pnas.0503198103

Received May 06, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ерохина Ольга Васильевна

научный сотрудник лаб. биоразнообразия растительного мира и микобиоты, к. б. н.
Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, Россия, 620144
эл. почта: erokhina@ipae.uran.ru

Соковнина Светлана Юрисовна

старший научный сотрудник лаб. динамики арктических экосистем, к. б. н.
Арктический научно-исследовательский стационар
Института экологии растений и животных
Уральского отделения РАН
ул. Зеленая горка, 21, Лабытнанги, Россия, 629400
эл. почта: sokovnina_su@ipae.uran.ru

CONTRIBUTORS:

Erokhina, Olga

Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202 8th March St., 620144 Ekaterinburg, Russia
e-mail: erokhina@ipae.uran.ru

Sokovnina, Svetlana

Arctic Research Station of the Institute
of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
21 Zelenaya Gorka St., 629400 Labytnangi, Russia
e-mail: sokovnina_su@ipae.uran.ru