

УДК 581.524.444.3(470.55):581.54

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ С РАЗНЫМ ОТНОШЕНИЕМ К ТЕРМИЧЕСКОМУ РЕЖИМУ В СООБЩЕСТВАХ ЭКОТОНА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА НА г. ИРЕМЕЛЬ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

© 2006 г. М. Р. Трубина

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 марта, 202
E-mail: mart@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 23.05.2005 г.

Исследовали особенности распределения растений с разным отношением к термическому режиму в сообществах современного экотона верхней границы леса на г. Иремель (Южный Урал). Выявленная существенная пространственная неравномерность распределения видов с разным отношением к термическому режиму. Высотой над уровнем моря объясняется от 13 до 84% общей дисперсии показателей, локальными условиями местообитаний в пределах одного высотного уровня – от 5 до 30%, особенностями склонов – от 0.4 до 14%. Показан нелинейный характер изменения в высотном градиенте обилия и близкий к линейному характер изменения разнообразия видов разных групп. Резкие отличия сообществ по степени участия видов с разным отношением к термическому режиму на всех склонах выявлены в верхней части современного экотона границы леса при переходе склоновых участков к платообразным участкам межгорных седловин.

Ключевые слова: высокогорные сообщества, динамика, экотон, верхняя граница леса, высотный градиент, сосудистые растения, термический режим.

В течение двадцатого столетия произошло увеличение площади лесов и изменились границы леса в высокогорьях разных регионов мира (Jakovics, Romme, 1993; Shiyatov, 1993; Woodward et al., 1995; Holtmeier, 2003; Peñuelas, Boada, 2003), в том числе и на Южном Урале (Шиятов, 1983; Моисеев и др., 2004), что связывают с глобальным потеплением климата. Данные прямых наблюдений за растительностью высокогорий также свидетельствуют об увеличении видового богатства на больших высотах (Grabherr et al., 1994), изменении состава альпийских сообществ из-за роста встречаемости теплолюбивых и уменьшения – холодолюбивых видов растений (Keller et al., 2000). Однако продвижение видов вверх и изменение состава сообществ происходит гораздо медленнее, чем можно было бы ожидать при наблюдаемом повышении температур.

Распространение видов в высокогорьях ограничено в основном температурными и эдафическими условиями, а также ветровым режимом местообитаний (Горчаковский, 1975; Горчаковский, Шиятов, 1985; Holtmeier, 2003). При потеплении климата неблагоприятные эдафические условия, в частности на более крутых склонах, а также жесткий ветровой режим, например на платообразных межгорных седловинах, могут сдерживать инвазию в высокогорные сообщества теплолюбивых видов и способствовать сохранению в

них холодолюбивых видов. Кроме того, высокогорья характеризуются очень высокой неоднородностью условий среды, поэтому при длительных изменениях климата следует ожидать и значительной пространственной неравномерности в темпах трансформации высокогорных сообществ даже в пределах одного высотного уровня.

Для проверки этих положений были исследованы особенности распределения видов сосудистых растений с разным отношением к термическому режиму на склонах разной крутизны и экспозиции, а также на платообразных участках межгорных седловин в высокогорных сообществах массива Иремель, расположенных в пределах современного экотона верхней границы леса.

РАЙОН, ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Иремельский горный массив расположен в области наиболее высоких возвышенностей Южного Урала в пределах Иремельско-Авалянского природного района, для которого характерны значительные высоты (до 1200–1600 м над ур. м.), сложная геологическая структура, господство темнохвойной тайги и хорошо выраженная высотная ландшафтная поясность (Цветаев, 1964). По данным наиболее близко расположенной горной метеостанции (г. Дальний Таганай, Южный

Урал, высота 1146 м над ур. м.), сумма положительных температур в разные годы составляет от 1100 до 1850 град/дн., среднемесячная температура июня – августа $10.4 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$, $12.3 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$ и $10.6 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$ соответственно. В год выпадает от 600 до 1300 мм осадков.

В растительном покрове массива выделяются три пояса: горнолесной, подгольцовый и горнотундровый (Горчаковский, 1975). Подгольцовый пояс занимает склоны массива от 1100–1150 до 1350–1400 м над ур. м. Для нижней части пояса характерны еловые и елово-березовые редколесья паркового типа и высокотравные луга с доминированием горца альпийского (*Polygonum alpinum*) и горца змеиного (*P. bistorta*), а для верхней – еловые и березовые мелколесья с низкотравными лугами (Никонова и др., 1992). Вертикальная протяженность горнотундрового пояса составляет около 200 м, наиболее распространены травяно-моховые тундры. В пределах пояса встречаются также каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые и комплексные типы тундр (Шарофутдинов, 1983). Основные виды, образующие верхнюю границу леса, – ель сибирская (*Picea obovata*) и береза извилистая (*Betula pendula* spp. *tortuosa*).

На общем основании горного массива Иремель поднимаются две вершины – Большой и Малый Иремель (1582 и 1450 м над ур. м. соответственно). Вертикальные профили были заложены в пределах современного экотона верхней границы леса на юго-западном и южном склонах г. М. Иремель и северо-восточном склоне г. Б. Иремель ($54^{\circ}31'–33'$ с.ш., $58^{\circ}50'–53'$ в.д.). Юго-западный склон М. Иремеля и северо-восточный склон Б. Иремеля сравнительно пологие – уклон 15° и 10° соответственно. Для верхней и средней части профиля этих склонов характерны горно-луговые маломощные перегнойные почвы, для нижней части – горно-лесные бурьи кислые неполноразвитые (Т.А. Горячева, личное сообщение). Для верхней части профиля более кругого (уклон $20^{\circ}–25^{\circ}$) южного склона г. М. Иремель характерны горнотундровые подбуры, а для средней и нижней части профиля этого склона – горно-лесные бурьи кислые неполноразвитые (в нижней части встречаются также полноразвитые) почвы.

На юго-западном склоне г. М. Иремель исследовали шесть высотных уровней, на южном склоне г. М. Иремель и на северо-восточном склоне г. Б. Иремель – три. Верхние высотные уровни были приурочены к платообразным участкам межгорных седловин. В пределах каждого высотного уровня закладывали по 3 площадки размером 20×20 м (в дальнейшем – макроплощадки), которые подразделяли на 4 мезоплощадки размером 10×10 м. В пределах каждой мезоплощадки закладывали от 3 до 8 микроплощадок размером

1×1 м. Расстояние между центрами макроплощадок по горизонтали составляло 50–70 м. Исследования были проведены в июле 2002–2003 гг. На мезо- и микроплощадках выполнили описание растительности с оценкой видового состава и проективного покрытия (в %) всех компонентов. Всего было сделано 132 описания мезоплощадок и 396 описаний микроплощадок. Краткая характеристика растительных сообществ разных высотных уровней с указанием доминирующих видов приведена в табл. 1.

На основании экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) и других литературных данных все встреченные виды сосудистых растений, кроме древесных, подразделили на субарктические, boreальные, неморально-бoreальные и неморальные виды. Эндемичные высокогорные виды, характерные для горных тундр (*Festuca igoschiniae* Tzvel., *Lagotis uralensis* Schischk. и др.), были включены в группу субарктических видов, а эндемики, обычные для подгольцового пояса (*Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub, *Calamagrostis uralensis* Litv. и др.), – в группу boreальных видов. Неморально-бoreальные и неморальные виды в дальнейшем были объединены в единую группу из-за низкого разнообразия и обилия неморальных видов (1–3 вида на склоне с проективным покрытием менее 0.01%).

Для оценки влияния локальных условий местообитаний в пределах одного склона на разнообразие (видовое богатство на 100 m^2 , ВБ) и обилие (среднее суммарное проективное покрытие на 100 m^2 , СПП) видов с разным отношением к термическому режиму использовали двухфакторный дисперсионный анализ со смешанными эффектами, где высота рассматривалась как фиксированый, а макроплощадка – как случайный факторы. Для оценки влияния склона, высоты над уровнем моря и локальных условий местообитаний в пределах одного уровня использовали трехфакторный дисперсионный анализ со смешанными эффектами, где склон и высота рассматривались как фиксированные факторы, а макроплощадка как случайный фактор. В качестве повторностей в обоих случаях использовали средние значения показателей для мезоплощадок. Для каждого склона в дисперсионный анализ были включены данные только по 1, 3 и 5-му высотным уровням. В дисперсионном анализе использовали доли (после арксинус-преобразования) той или иной группы видов от общего количества или от общего проективного покрытия всех видов в данном локальном местообитании.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На склоне южной экспозиции на исследованных участках профиля было отмечено 78 видов, на северо-восточном склоне – 50. На той же пло-

Таблица 1. Краткая характеристика растительных сообществ разных высотных уровней

Склон	Характеристика
Юго-западный	1-й уровень (1360 м над ур. м.) – травяно-кустарничково-мохово-лишайниковая тундра. Древесные (Д) виды: проективное покрытие (ПП) – 5%, высота (В) – 4 м. Кустарники (К): <i>Salix glauca</i> , <i>Betula humilis</i> и <i>Juniperus sibirica</i> , ПП – 10%, В – 12 см. Травы и кустарнички (ТК): <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Carex vaginata</i> , <i>Festuca igoschiniae</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> и др., ПП – 64%, В – 15 см. Мхи (М): <i>Dicranum scoparium</i> , <i>Hylocomium splendens</i> и др., ПП – 37%; В – 5 см. Эпигейные лишайники (Л): <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Cladonia amaurocraea</i> и др., ПП – 38%, В – 6 см. Камни – 2%
	2-й уровень (1345 м над ур. м.) – березово-еловое мелколесье. Д: ПП – 9%, В – 7 м. К: <i>Juniperus sibirica</i> и <i>Salix glauca</i> , ПП – 23%, В – 16 см. ТК: <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Carex vaginata</i> , <i>Anemonastrum biarmense</i> и др., ПП – 68%, В – 20 см. М: <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Polytrichum commune</i> и др., ПП – 67%, В – 4 см. Л: <i>Cladina arbuscula</i> , <i>Cladonia amaurocraea</i> и др., ПП – 1%, В – 4 см. Камни – 3%
	3-й уровень (1310 м над ур. м.) – березово-еловое редколесье. Д: ПП – 30%, В – 9 м. К: <i>Juniperus sibirica</i> , ПП – 2.5%, В – 35 см. ТК: <i>Polygonum bistorta</i> , <i>P. alpinum</i> , <i>Calamagrostis uralensis</i> , <i>Anemonastrum biarmense</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> и др., ПП – 75%, В – 50 см. М: <i>Polytrichum commune</i> , <i>Dicranum scoparium</i> и др., ПП – 12%, В – 1.5 см. Камни – 3.5%
	4-й уровень (1280 м над ур. м.) – березово-еловое редколесье. Д: ПП – 38%, В – 9.5 м. К: <i>Juniperus sibirica</i> и <i>Salix</i> sp., ПП – 1.7%, В – 45 см. ТК: <i>Polygonum bistorta</i> , <i>P. alpinum</i> , <i>Calamagrostis uralensis</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Anemonastrum biarmense</i> и др., ПП – 75%, В – 50 см. М: <i>Polytrichum commune</i> , <i>Dicranum scoparium</i> и др., ПП – 24%, В – 1.8 см. Камни – 6.5%
	5-й уровень (1260 м над ур. м.) – еловый лес с фрагментами луговых сообществ. Д: ПП – 50%, В – до 13 м. К: <i>Rubus idaeus</i> , ПП – 1%, В – 50 см. ТК: <i>Polygonum bistorta</i> , <i>P. alpinum</i> , <i>Calamagrostis uralensis</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Stellaria nemorum</i> и др., ПП – 67%, В – 45 см. М: <i>Polytrichum commune</i> и др., ПП – 30%, В – 1.5 см. Камни – 1%
	6-й уровень (1205 м над ур. м.) – еловый лес с фрагментами луговых сообществ. Д: ПП – 55%, В – 17 м. К: <i>Rubus idaeus</i> , ПП – 9%, В – 60 см. ТК: <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>P. alpinum</i> , <i>Oxalis acetosella</i> и др., ПП – 77%, В – 44 см. М: <i>Brachythecium</i> sp., <i>Plagiothecium</i> sp. и др., ПП – 53%, В – 1.5 см. Камни – 0.2%
Южный	1-й уровень (1355 м над ур. м.) – кустарничково-мохово-травяная тундра. Д: ПП – 9%, В – 5 м. К: <i>Juniperus sibirica</i> и <i>Salix glauca</i> , ПП – 20%, В – 30 см. ТК: <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Carex bigelowii</i> , <i>C. vaginata</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> и др., ПП – 73%, В – 20 см. М: <i>Polytrichum commune</i> , <i>Hylocomium splendens</i> и др., ПП – 43%, В – 4 см. Л: <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> и др., ПП – 3%, В – 5 см. Камни – 3%
	3-й уровень (1315 м над ур. м.) – березово-еловое редколесье. Д: ПП – 21%, В – 8 м. К: <i>Salix glauca</i> и <i>Rubus idaeus</i> , ПП – 13%, В – 35 см. ТК: <i>Polygonum bistorta</i> , <i>P. alpinum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Anemonastrum biarmense</i> и др., ПП – 60%, В – 30 см. М: <i>Polytrichum commune</i> , <i>Dicranum</i> sp., <i>Brachythecium</i> sp. и др., ПП – 46%, В – 2 см. Л: <i>Cladina arbuscula</i> и др., ПП – 1%, В – 2 см. Камни – 12%
	5-й уровень (1260 м над ур. м.) – еловый лес с фрагментами луговых сообществ. Д: ПП – 52%, В – 15 м. К: <i>Rubus idaeus</i> , ПП – 9%, В – 30 см. ТК: <i>Polygonum alpinum</i> , <i>P. bistorta</i> , <i>Calamagrostis uralensis</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> и др., ПП – 62%, В – 40 см. М: <i>Dicranum</i> sp., <i>Brachythecium</i> sp. и др., ПП – 46%, В – 1.5 см. Камни – 3%
Северо-восточный	1-й уровень (1365 м над ур. м.) – кустарничково-травяно-моховая тундра. Д: ПП – 10%, В – 5 м. К: <i>Juniperus sibirica</i> и <i>Salix glauca</i> , ПП – 14%, В – 30 см. ТК: <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Carex vaginata</i> , <i>C. bigelowii</i> , <i>Festuca igoschiniae</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> и др., ПП – 70%, высота – 18 см. М: <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Dicranum scoparium</i> и др., ПП – 71%, высота – 5 см. Л: <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> и др., ПП – 3%, В – 5 см. Камни – 8%
	3-й уровень (1335 м над ур. м.) – еловое редколесье с примесью бересклета. Д: ПП – 25%. К: <i>Rubus idaeus</i> и <i>Salix glauca</i> , ПП – 3%, В – 40 см. ТК: <i>Anemonastrum biarmense</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>P. alpinum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> и др., ПП – 72%, В – 40 см. М: <i>Polytrichum commune</i> , <i>Plagiothecium</i> sp., <i>Dicranum</i> sp. и др., ПП – 57%, В – 3 см. Камни – 1.5%
	5-й уровень (1290 м над ур. м.) – еловый лес с фрагментами луговых сообществ. Д: ПП – 48%, В – 12 м. К: <i>Rubus idaeus</i> , ПП – 5%, В – 20 см. ТК: <i>Polygonum alpinum</i> , <i>P. bistorta</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Calamagrostis uralensis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> и др., ПП – 63%, В – 45 см. М: <i>Brachythecium</i> sp., <i>Polytrichum commune</i> и др., ПП – 64%, В – 2 см. Камни – 1%

Таблица 2. Средние (\pm ошибка) значения видового богатства (ВБ, шт.) и суммарного проективного покрытия (СПП) на 100 м² для видов с разным отношением к термическому режиму на склонах разной экспозиции и на разных высотных уровнях г. Иремель

Высотный уровень	Субарктические		Бореальные		Неморально- boreальные	
	ВБ	СПП	ВБ	СПП	ВБ	СПП
Юго-западный склон г. М. Иремель						
1	7.2 ± 0.3a	41.3 ± 2.3a	10.0 ± 0.4a	41.9 ± 3.8a	3.0 ± 0.3a	7.3 ± 1.5a
2	7.1 ± 0.5a	21.7 ± 1.9б	12.7 ± 0.36	58.4 ± 4.0б	4.9 ± 0.26	17.9 ± 4.2б
3	1.6 ± 0.4б	1.6 ± 0.7в	13.3 ± 0.4б	72.6 ± 4.2в	6.7 ± 0.6в	17.4 ± 3.3б
4	1.8 ± 0.4б	1.5 ± 0.8в	14.8 ± 0.6в	61.9 ± 6.2б	8.3 ± 0.7г	14.5 ± 2.2б
5	0.4 ± 0.2в	0.2 ± 0.1г	12.1 ± 0.46	65.2 ± 6.4б	9.3 ± 0.9г	16.4 ± 3.7б
6	0.2 ± 0.2в	0.01 ± 0.01г	5.8 ± 0.3г	56.0 ± 9.6а, б	6.8 ± 0.6в, г	44.7 ± 6.9в
Южный склон г. М. Иремель						
1	8.9 ± 0.4а	43.3 ± 4.9а	11.9 ± 0.6а	56.9 ± 10.2а	4.3 ± 0.4а	2.9 ± 0.7а
3	4.3 ± 0.6б	20.2 ± 5.4б	12.0 ± 0.2а	50.3 ± 7.4а	7.0 ± 1.06	13.6 ± 3.0б
5	1.0 ± 0.1в	0.4 ± 0.1в	11.2 ± 0.5а	54.6 ± 8.1а	10.3 ± 0.8в	18.6 ± 1.5в
Северо-восточный склон г. Б. Иремель						
1	6.4 ± 0.4а	34.7 ± 5.2а	9.6 ± 0.7а	46.8 ± 6.2а	1.9 ± 0.3а	3.7 ± 1.3а
3	3.6 ± 0.4б	2.0 ± 0.4б	11.6 ± 0.46	58.9 ± 5.2а, б	6.2 ± 0.26	18.0 ± 2.5б
5	0.4 ± 0.2в	0.5 ± 0.2в	9.2 ± 0.3а	69.3 ± 6.6б	5.6 ± 0.66	11.7 ± 2.2в

Примечание: а–г – разные буквы означают наличие статистически значимых отличий средних значений показателей между высотными уровнями в пределах склона (*U*-тест Манн-Уитни, $P < 0.05$).

щади выявления на юго-западном склоне было зафиксировано 67 видов, а на всех высотных уровнях – 81. В пределах профилей на всех склонах в сообществах преобладали бореальные виды (табл. 2). Участие субарктических и бореальных видов было сравнимо только на первых высотных уровнях: ВБ и СПП субарктических видов с уменьшением высоты над уровнем моря на всех склонах существенно снижались, неморально- boreальных – увеличивались. ВБ бореальных видов было наиболее высоким на промежуточных уровнях, но в целом показатели данной группы в высотном градиенте менялись мало.

На профилях юго-западного, южного и северо-восточного склонов было отмечено 12, 13 и 9 субарктических видов соответственно. Изменение ВБ субарктических видов в высотном градиенте хорошо описывалось линейной регрессией (рис. 1а). Коэффициенты детерминации (R^2) для юго-западного, южного и северо-восточного склонов составляли 0.74, 0.83 и 0.84 соответственно (во всех случаях $P < 0.001$). В отличие от ВБ обилие видов данной группы резко уменьшалось в пределах более узкого интервала высотного градиента, в результате чего зависимости для данного показателя имели четко выраженный нелинейный вид (см. рис. 1б) и на рассматриваемом интервале хорошо описывались экспоненциальным уравнением регрессии (R^2 был равен 0.61,

0.60 и 0.64 для юго-западного, южного и северо-восточного склонов соответственно, во всех случаях $P < 0.001$). Несмотря на менее выраженное снижение средних значений показателей между 1- и 2-м высотными уровнями на южном склоне, скорости изменения показателей в вертикальном градиенте на склонах разной экспозиции мало отличались, о чем свидетельствует близость углов наклона линий регрессии.

В пределах одного высотного уровня на всех склонах наблюдался значительный разброс значений показателей (см. рис. 1). При статистически значимых, как правило, отличиях между мезоплощадками различия между макроплощадками в пределах одного высотного уровня на юго-западном и северо-восточном склонах были слабо выражены, и высота служила основным источником варьирования ВБ (табл. 3) и СПП (табл. 4) видов данной группы в пределах этих склонов. На южном склоне ВБ и СПП видов в значительной степени зависели от положения макроплощадки в пределах высотного уровня.

Наибольшие абсолютные значения ВБ субарктических видов на всех высотных уровнях зарегистрированы для южного склона, а сходные высотные уровни юго-западного и северо-восточного склонов, за исключением 3-го уровня, практически не отличались по данному показателю. Для южного склона СПП субарктических ви-

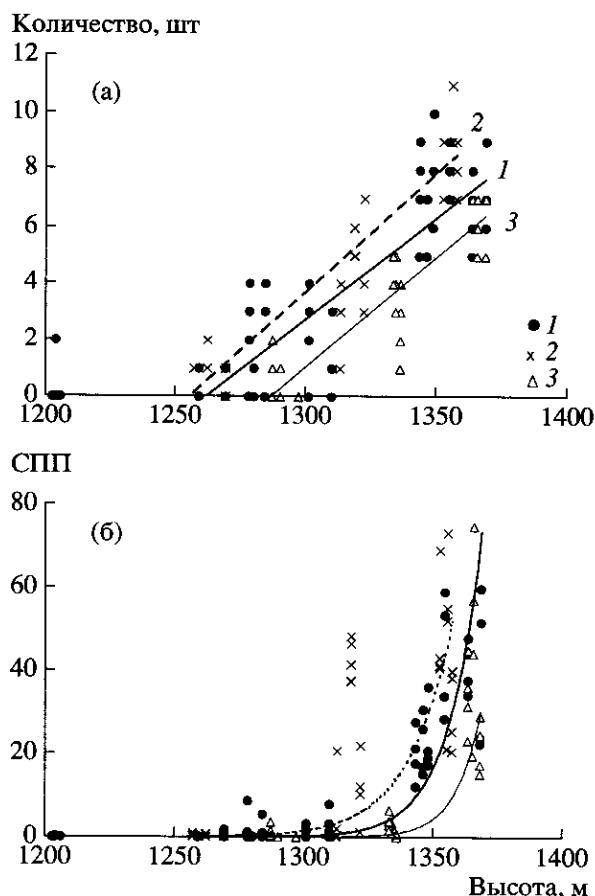


Рис. 1. Изменение в высотном градиенте видового ботанического (а) и СПП (б) субарктических видов на 100 м² в сообществах юго-западного (1), южного (2) и северо-восточного (3) склонов г. Иремель.

дов было высоким на 3-м высотном уровне, а северо-восточный склон характеризовался самым низким СПП этой группы на 1-м высотном уровне. Относительные значения ВБ и СПП субарктических видов в целом были более высокими на южном склоне, но статистически значимого влияния экспозиции склона на рассматриваемые показатели не выявлено (табл. 5). По первому показателю доля участия в сообществах субарктических видов на юго-западном склоне снижалась от 35.6 до 1.4%, на южном – от 35.5 до 4.4% и на северо-восточном – от 36.6 до 2.8%, а по второму – от 45.9 до 0.01%, от 45.1 до 0.6% и от 41.4 до 0.6% соответственно.

Общее количество бореальных видов на южном, юго-западном и северо-восточном склонах на одной и той же площади выявления составляло 32, 26 и 22 вида соответственно. Абсолютные значения ВБ на южном и северо-восточном склонах практически не менялись (рис. 2а). На юго-западном склоне на том же участке градиента с уменьшением высоты вначале наблюдалось увеличение

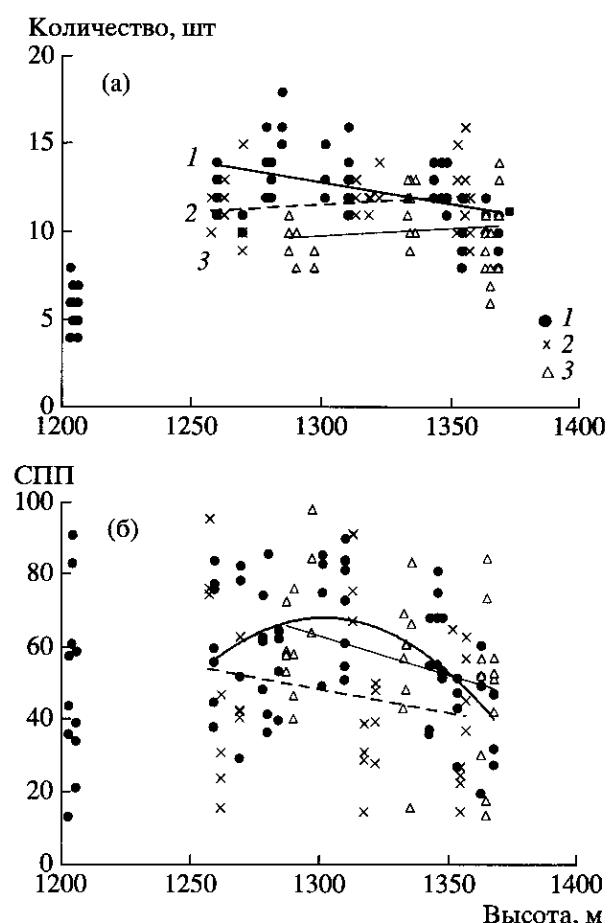


Рис. 2. Изменение в высотном градиенте видового ботанического (а) и СПП (б) бореальных видов на 100 м² в сообществах юго-западного (1), южного (2) и северо-восточного (3) склонов г. Иремель.

ние показателя ($R^2 = 0.19, P < 0.001$), но при дальнейшем снижении высоты значения вновь уменьшались, и на всем участке градиента зависимость была нелинейной и описывалась полиномом второй степени ($R^2 = 0.19; P < 0.001$).

На всех склонах основная доля дисперсии показателя была связана со случайными факторами. По абсолютным значениям ВБ бореальных видов сходные высотные уровни южного и юго-западного склонов практически не отличались, а самые низкие значения показателя были отмечены в сообществах северо-восточного склона. Самые низкие относительные значения показателя в целом были характерны для сообществ южного склона (0.56, 0.55 и 0.49 на северо-восточном, юго-западном и южном склонах соответственно) и различия между склонами были существенны (см. табл. 5).

Абсолютное и относительное СПП бореальных видов с уменьшением высоты над уровнем моря на одном и том же интервале высот увеличивалось на всех склонах, но на южном склоне из-

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменения относительных значений видового богатства для видов с разным отношением к термическому режиму в пределах одного склона (доля дисперсии – D , %; значения F -критерия)

Источник варьирования (число степеней свободы)	Экспозиция склона					
	юго-западная		южная		северо-восточная	
	D	F	D	F	D	F
Субарктические виды						
Высота над ур. м. (2)	94.9	164.30***	85.1	23.48**	88.5	49.60***
Макроплощадка (6)	0.3	1.22	10.2	9.67***	3.4	2.69*
Остаточная (27)	4.8		4.7		8.1	
Бореальные виды						
Высота над ур. м. (2)	26.6	2.73	1.9	1.12	18.9	2.31
Макроплощадка (6)	37.1	5.09***	31.4	2.88*	30.4	3.39*
Остаточная (27)	36.3		66.7		50.7	
Неморально-бореальные виды						
Высота над ур. м. (2)	72.8	12.7**	63.7	7.72*	68.8	9.45*
Макроплощадка (6)	16.0	6.69***	25.8	10.89***	22.2	10.88***
Остаточная (27)	11.2		10.5		9.0	

Примечание: *, ** и *** – уровни значимости влияния факторов при $P < 0.05$, 0.01 и 0.001 соответственно.

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменения относительных значений обилия видов с разным отношением к термическому режиму в пределах одного склона (доля дисперсии – D , %; значения F -критерия)

Источник варьирования (число степеней свободы)	Экспозиция склона					
	юго-западная		южная		северо-восточная	
	D	F	D	F	D	F
Субарктические виды						
Высота над ур. м. (2)	77.6	363.30***	43.6	3.67†	71.0	19.30**
Макроплощадка (6)	0	0.11	46.5	19.81***	5.8	2.01†
Остаточная (27)	22.4		9.9		23.2	
Бореальные виды						
Высота над ур. м. (2)	85.9	32.20***	0	0.82	55.8	15.12**
Макроплощадка (6)	6.3	4.09**	68.7	9.78***	1.1	1.10
Остаточная (27)	7.8		31.3		43.1	
Неморально-бореальные виды						
Высота над ур. м. (2)	19.5	2.12	43.3	4.27†	51.1	8.58*
Макроплощадка (6)	42.3	5.29***	34.0	6.99***	10.7	2.12†
Остаточная (27)	38.2		22.7		38.2	

Примечание: †, *, ** и *** – уровни значимости влияния факторов при $P < 0.10$, 0.05, 0.01 и 0.001 соответственно.

менения были выражены очень слабо (рис. 26). На юго-западном склоне после резкого возрастания показателя ниже отметки 1350 м над ур. м. наблюдалась стабилизация параметра в определенном интервале высот. При дальнейшем уменьшении высоты на этом же склоне было отмечено

снижение показателя. На всем участке градиента зависимость была нелинейной и описывалась полиномом второй степени ($R^2 = 0.23$; $P < 0.001$).

Высота над уровнем моря служила основным источником варьирования СПП бореальных видов на юго-западном и северо-восточном скло-

Таблица 5. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа изменения относительных значений видового богатства и обилия видов с разным отношением к термическому режиму в пределах современного экотона верхней границы леса (доля дисперсии – D , %; значения F -критерия)

Источник варьирования (число степеней свободы)	Группы видов					
	субарктические		boreальные		неморально- boreальные	
	D	F	D	F	D	F
Видовая насыщенность						
Склон (2)	1.9	3.20 [†]	13.6	4.13*	2.7	1.16
Высота (2)	83.7	138.98***	12.7	3.85*	64.9	27.81***
Макроплощадка (18)	5.4	3.71***	29.7	4.01***	21.0	9.44***
Взаимодействие “склон–высота” (4)	2.3	1.94	10.5	1.59	1.3	0.29
Остаточная (81)	6.6		33.4		10.0	
Обилие						
Склон (2)	2.8	1.30	6.1	2.14	0.4	0.12
Высота (2)	61.2	28.87***	36.1	12.60***	32.2	9.62***
Макроплощадка (18)	19.1	7.01***	25.8	4.44***	30.1	4.75***
Взаимодействие “склон–высота” (4)	4.7	1.11	5.8	1.02	8.8	1.31
Остаточная (81)	12.2		26.2		28.7	

Примечание: [†], *, ** и *** – уровни значимости влияния факторов при $P < 0.10, 0.05, 0.01$ и 0.001 соответственно.

нах, тогда как на южном склоне положение макроплощадки в пределах высотного уровня объясняло большую часть общей дисперсии. Южный склон характеризовался также самыми низкими относительными значениями СПП boreальных видов (0.71, 0.69 и 0.60 на северо-восточном, юго-западном и южном склонах соответственно). В то же время статистически значимые различия между склонами по данному показателю отсутствовали, что связано с очень высоким варьированием обилия boreальных видов в пределах одного высотного уровня.

Общее количество неморально- boreальных видов на профилях южного, юго-западного и северо-восточного склонов составляло 33, 29 и 19 соответственно. Абсолютные значения ВБ с уменьшением высоты на южном склоне возрастили (рис. 3а), на юго-западном и северо-восточном – вначале увеличивались, а затем снижались. В то же время относительные величины показателя на всех склонах увеличивались на всем протяжении градиента. На юго-западном склоне доля неморально- boreальных видов при переходе от верхнего к нижнему уровню менялась от 14.7 до 52.6%, на южном – от 17.3 до 45.5%, на северо-восточном – от 10.4 до 36.3%. В одном и том же интервале высот зависимости хорошо описывались линейными уравнениями регрессии ($R^2 = 0.52, 0.49$ и 0.29 для юго-западного, южного и северо-восточного склонов соответственно, во

всех случаях $P < 0.001$) и углы наклона линий регрессии были близки. Высота над уровнем моря являлась основным источником варьирования разнообразия видов данной группы на всех склонах, но показатели в значительной степени зависели от положения макроплощадки в пределах высотного уровня. Относительное участие видов данной группы в сообществах на склонах разной экспозиции статистически значимо не отличалось.

Характер изменения СПП неморально- boreальных видов с уменьшением высоты на разных склонах несколько отличался (рис. 3б): на южном склоне наблюдалось неуклонное возрастание показателя ($R^2 = 0.42; P < 0.001$); на северо-восточном – СПП сначала возрастало, затем несколько снижалось ($R^2 = 0.09; P < 0.069$); на юго-западном – после первого резкого повышения обилия на отметках ниже 1350 м над ур. м. показатели стабилизировались, и второе резкое увеличение прослеживалось на более низких высотных отметках за пределами общего для всех склонов участка градиента. Характер изменения в высотном градиенте относительных значений обилия соответствовал изменениям абсолютных значений. Доля неморально- boreальных видов в сообществах, определяемая по обилию данной группы, с уменьшением высоты на юго-западном склоне увеличивалась от 7.3 до 46.7%, на южном – от 2.9 до

28.8%, на северо-восточном – от 4.6 до 15.3% с максимумом (23.1%) на третьем высотном уровне.

Случайные факторы объясняли большую часть дисперсии СПП неморально- boreальных видов на южном и юго-западном склонах и статистически значимого влияния высоты на этих склонах не было выявлено, хотя для южного склона влияние близко к значимому, а для юго-западного склона статистически значимое ($F_{5,12} = 4.3; P < 0.017$) влияние высоты проявляется при рассмотрении всего градиента на этом склоне. Для южного склона прослеживалась тенденция более быстрого увеличения обилия неморально- boreальных видов с уменьшением высоты, но статистически значимые отличия между склонами разной экспозиции по степени участия в сообществах видов данной группы не выявлены. В целом изменение СПП неморально- boreальных видов в высотном градиенте имело ступенчатый характер из-за резкого увеличения и стабилизации параметра ниже отметки 1350 м над ур. м. и последующего резкого увеличения ниже отметки 1250 м над ур. м. (данные по юго-западному склону).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Нижняя граница горнотундрового пояса на г. Иремель в середине XX столетия проходила на высоте 1250–1300 м (Горчаковский, 1975; Игошина, 1964), а в 90-х годах XX столетия – уже на высоте 1350–1400 м над ур. м. (Никонова и др., 1992). Древесные виды до последней четверти XIX столетия на высоте 1250 м над ур. м. и выше были представлены только единичными низкорослыми экземплярами, и интенсивная инвазия древесных видов на этом участке вертикального градиента произошла в период с 1915 по 1990 г., а верхняя граница леса в настоящий момент находится выше 1350–1400 м над ур. м. (Моисеев и др., 2004; Шиятов, 1983). Эти данные свидетельствуют о том, что на исследованном нами участке вертикального градиента в течение последнего столетия происходили существенные преобразования высокогорных сообществ г. Иремель.

В сообществах современного экотона верхней границы леса г. Иремель на всех высотных уровнях преобладают boreальные виды. Эту особенность сообществ г. Иремель и других горных массивов Южного Урала отмечали и ранее (Игошина, 1964; Горчаковский, 1975), но из-за отсутствия в цитируемых работах количественных данных точная оценка степени преобразования состава и структуры сообществ за последние десятилетия, к сожалению, невозможна.

В пределах прежнего горнотундрового пояса растительности наиболее высокое обилие и разнообразие субарктических видов в настоящее время характерны только для верхних (выше

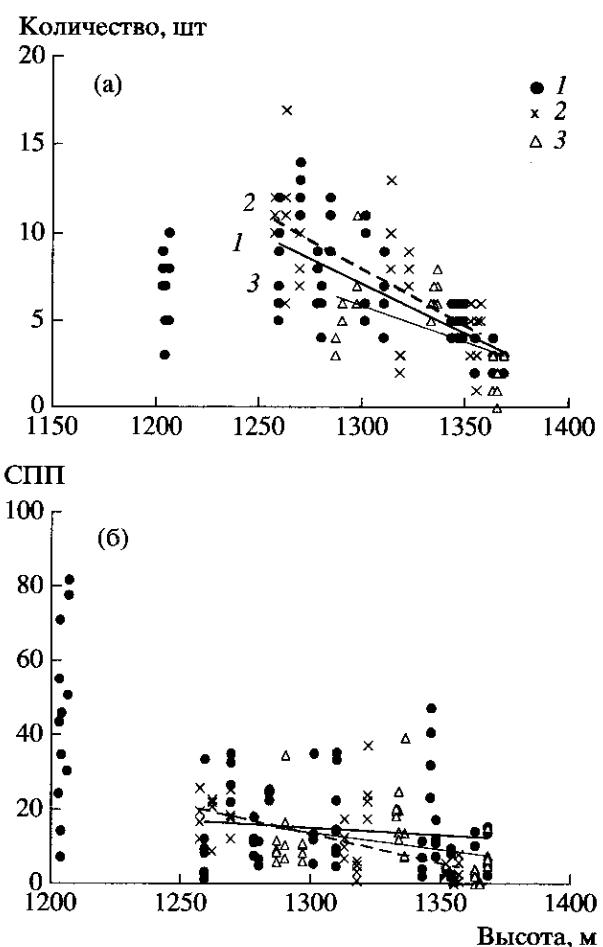


Рис. 3. Изменение в высотном градиенте видового богатства (а) и СПП (б) неморально- boreальных видов на 100 м² в сообществах юго-западного (1), южного (2) и северо-восточного (3) склонов г. Иремель.

1350 м над ур. м.) частей изученных участков трансект. Ниже этой отметки наблюдалось резкое снижение обилия субарктических видов и увеличение разнообразия и обилия двух других термических групп (см. табл. 2, рис. 1–3). Граница существенных преобразований структуры сообществ по соотношению термических групп совпала с нижней границей горнотундрового пояса растительности на г. Иремель, отмеченной в 90-х годах (Никонова и др., 1992). Еще одна область “резких” изменений структуры сообществ (даные только по юго-западному склону) находилась в нижней части исследованного градиента (ниже отметки 1250 м над ур. м.) и совпала с прежней границей горных тундр.

Проявляющаяся в пространстве нелинейная реакция растительного компонента природных экосистем в градиенте факторов естественного или антропогенного происхождения была показана в целом ряде работ (Воробейчик и др., 1994; Комплексная экологическая..., 1992; Трубина,

2002; Трубина, Махнев, 1997; Экосистемы..., 1989; Noy-Meir, 1975; Scheffer et al., 2000; Walker et al., 1981). Наличие областей "быстрых" изменений количественных параметров, т.е. некоторая пространственная дискретность структуры сообществ, означает, что на рассматриваемом участке существуют области относительно резких изменений интенсивности действующих факторов разного происхождения (Александрова, 1966; Ниценко, 1973). Верхние части исследованных профилей на всех склонах были приурочены к платообразным участкам межгорных седловин. На вершинах гор и платообразных участках межгорных седловин высокая скорость ветра существенно изменяет условия местообитаний в неблагоприятную сторону и обуславливает формирование более "резкой" границы леса в пространстве, чем только температурный градиент (Горчаковский, 1975; Горчаковский, Шиятов, 1985; Holtmeier, 2003). Возможно, именно неблагоприятный ветровой режим межгорных седловин способствовал более низким темпам трансформации тундровых сообществ в верхней части исследованного профиля в течение последнего столетия. В нижней части профиля юго-западного склона "резкие" изменения структуры сообществ могут быть связаны с модифицирующим воздействием древесных видов, но изучение роли биотических взаимоотношений не входило в задачи этой работы.

Близкий к линейному характер изменения видового богатства разных термических групп в зависимости от высоты над уровнем моря свидетельствует о сходстве темпов инвазии/элиминации видов на разных участках вертикального градиента, что может быть связано с высокой мелкомасштабной неоднородностью высокогорий по термическому режиму, а также с широкой нормой реакции отдельных представителей видов. Высокая гетерогенность высокогорий по термическому режиму неоднократно отмечалась многими исследователями (Горчаковский, Шиятов, 1975; Миняев, 1963; Holtmeier, 2003). Проведенные исследования показали, что высота над уровнем моря была, как правило, основным источником варьирования разнообразия и обилия видов разных термических групп. Вместе с тем различия показателей между участками сообществ в пределах одного высотного уровня на расстоянии нескольких метров и десятков метров были часто сопоставимы с различиями между сообществами разных высотных уровней (расстояние несколько сотен метров), а в ряде случаев даже выше (см. рис. 1–3). Кроме того, эти различия были более выражены, чем различия между склонами разной экспозиции, и локальные условия местообитаний в пределах высотного уровня в отдельных случаях объясняли до 69% общей дисперсии. Такая высокая неравномерность распределения видов и особей разных термических

групп в пределах одного высотного уровня косвенно свидетельствует о существенной мелкомасштабной неоднородности термического режима местообитаний в высокогорьях, что имеет немаловажное значение для выживания отдельных представителей видов разных термических групп при длительных изменениях климата.

Учитывая более благоприятные термические условия на склонах южной экспозиции, можно было ожидать более высоких темпов инвазии теплолюбивых и элиминации холодолюбивых видов растений в сообществах южного склона. Видовое богатство неморально- boreальных видов, так же как и общее количество видов, были действительно выше на южном склоне, а самыми низкими показателями характеризовался северо-восточный склон. Вместе с тем сообщества разных склонов практически не отличались по относительным показателям – степени участия субарктических и неморально- boreальных видов, что, возможно, обусловлено разными эдафическими условиями склонов: неблагоприятные эдафические условия южного склона (см. выше) даже при более благоприятном термическом режиме могли сдерживать инвазию теплолюбивых видов растений.

В целом выявленные особенности распределения видов с разным отношением к термическому режиму в пределах бывшего и современного горнотундрового пояса г. Иремель свидетельствуют о том, что при потеплении климата трансформация высокогорных сообществ в пространственно-временном континууме происходит крайне неравномерно. Четко прослеживается нелинейный характер изменения обилия видов разных термических групп в высотном градиенте и мозаичный эффект возмущающего воздействия (высокая неравномерность распределения видов разных термических групп в пределах одного высотного уровня). Резко выраженные отличия структуры сообществ между склоновыми и платообразными участками межгорных седловин в пределах современного экотона верхней границы леса, особенности распределения видов разных термических групп на склонах разной крутизны свидетельствуют о том, что ветровой режим местообитаний и эдафические условия могут существенно модифицировать темпы трансформации высокогорных сообществ при потеплении климата. Наличие второй области "резких" изменений обилия неморально- boreальных и boreальных видов в области прежней границы горнотундрового пояса может служить подтверждением существенной роли биотических взаимодействий в трансформации сообществ при потеплении климата, но данный вопрос требует отдельного изучения.

Работа выполнена в рамках проекта INTAS-01-0052.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д.* О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове // Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966. С. 191–204.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1994. 279 с.
- Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Игошина К.Н.* Растительность Урала // Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 16. С. 83–230.
- Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги / Под ред. Степанова А.М. М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.
- Миняев Н.А.* Структура растительных ассоциаций (по материалам исследований чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 261 с.
- Моисеев П.А., Van der Meer M., Риглинг А., Шевченко И.Г.* Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала // Экология. 2004. № 3. С. 163–171.
- Никонова Н.Н., Фамелис Т.В., Шарафутдинов М.И.* Дифференциация высокогорной растительности массива Иремель (Южный Урал) // Экология. 1992. № 2. С. 23–35.
- Нищенко А.А.* Границы растительных ассоциаций и синузий в растительном покрове (морфология, причинная обусловленность и динамика) // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1973. № 22. С. 12–243.
- Трубина М.Р.* Растительные сообщества разных элементов ландшафта при длительном возмущающем воздействии // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 240–244.
- Трубина М.Р., Махнев А.К.* Динамика напочвенного покрова лесных фитоценозов в условиях хронического загрязнения фтором // Экология. 1997. № 2. С. 90–95.
- Цветаев А.А.* Таганайско-Ямантауский округ // Физико-географическое районирование Башкирской АССР. Уфа, 1964. С. 120–127.
- Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Шарафутдинов М.И.* Горные тундры массива Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 110–119.
- Шиятов С.Г.* Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 76–109.
- Экосистемы в критических состояниях / Под ред. Пузаченко Ю.Г. М.: Наука, 1989. 155 с.
- Gratherr G.* Climate effects on mountain plants // Nature. 1994. V. 369. P. 448.
- Jakubos B., Romme W.H.* Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. // Arc. Alp. Res. 1993. V. 25. P. 382–390.
- Holtmeier F.-K.* Mountain timberlines. Ecology, Patchiness, and Dynamics // Advances in Global Change Research. 2003. V. 14. 221 p.
- Keller F., Kienast F., Beniston M.* Evidence of response of vegetation to environmental change on high-elevation sites in the Swiss Alps // Reg. Environ. Change. 2000. V. 1 (2). P. 70–77.
- Noy-Meir I.* Stability of grazing systems: an application of predator – prey graphs // Ecology. 1975. V. 63. P. 459–481.
- Peñuelas J., Boada M.* A global change-induced biome shift in Montseny mountains (NE Spain) // Global Change Biology. 2003. № 9. P. 131–140.
- Scheffer M., Brock W., Westley F.* Socioeconomic mechanisms preventing optimum use of ecosystem services: an interdisciplinary theoretical analysis // Ecosystems. 2000. V. 3. P. 451–471.
- Shiyatov S.G.* The upper timberline dynamics during the last 1100 years in Polar Ural Mountains // Oscillation of the alpine and polar tree limits in the Holocene. Ed. Burkhard Frenzel. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag, 1993. P. 207–216.
- Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S., Peterman R.M.* Stability of semi-arid savanna grazing systems // Ecology. 1981. V. 69. P. 473–498.
- Woodward A., Schreiner E.G., Silsbee D.G.* Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. // Arc. Alp. Res. 1995. V. 27. P. 217–225.