

## УСЛОВИЯ СРЕДЫ, СОСТАВ И СЕЗОННАЯ РИТМИКА КРИОФИЛЬНЫХ ЛУГОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 1996 г. П. Л. Горчаковский, Н. И. Игошева

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 26.12.95 г.

Дана характеристика условий среды, флористического состава и ритмики сезонного развития субнивальных сообществ криофитов, находящихся близ крайнего предела возможного существования сосудистых растений.

Своеобразные растительные сообщества, встречающиеся высоко в горах в местах накопления мощных толщ снега, раньше всего привлекли внимание исследователей Альп. В европейской научной литературе за этими сообществами, не по их собственным признакам, а по признакам занимаемых ими местообитаний, закрепилось наименование “снежных долинок” (Schneetälchen – немецкоязычных авторов (Ellenberg, 1963), *combe à neige* – франкоязычных (Favarger, 1956)). В работах русских ботаников такие сообщества стали именоваться “нивальными лужайками” (Игошина, 1966) или “криофильными лугами” (Горчаковский, 1975); последнее название нам представляется более удачным.

Объектом наших исследований послужили криофильные луга, распространенные в горнотундровом поясе Полярного Урала, в бассейне р. Собь и ее притока Большого Ханмея, преимущественно в районе гор Сланцевой и Яр-Кеу. В ходе полевых работ был установлен флористический состав лугов, сделано описание четырех наиболее характерных растительных сообществ, проведены наблюдения за ритмикой их сезонного развития.

Криофильные луга встречаются на высоких уровнях гор, обычно выше границы леса в поясе горных тундр, реже – в подгольцовом поясе. Они занимают небольшие ущелья, ложбинки и другие углубления, где зимой в результате метелевого переноса с соседних открытых мест (перевалы, нагорные террасы, пологие склоны) накапливается мощная (до 2.5–3.5 м) толща снега. Полное стаивание снега в местах его обильного скопления (снежниках) задерживается до начала, а иногда и до середины июля, что вызывает значительное (до 50–70 дней) сокращение сезона роста растений (вегетационного периода). По данным многолетних наблюдений, сроки начала сезона роста в криофильных лугах Полярного Урала колеблются в интервале между 28 июня и 20 июля.

Сообщества криофильных растений формируются в окружении каменных россыпей, горных тундр, а реже подгольцовых мелколесий в непосредственной близости от края снежников, чаще в долинах вытекающих из них ручейков, или же в местах, освобождающихся после стаивания снежников.

Существование растений криофильных лугов тесно зависит от снежников. Снежный покров защищает их в зимнее время от вымерзания. Таяние снега в местах его обильного накопления происходит медленно, в течение первой половины теплого времени года. Когда долинки освобождаются от снега, здесь сразу же начинается бурная вегетация. Растения в течение первых фенологических фаз развития испытывают охлаждающее влияние близлежащих масс снега. За счет притока холодной талой воды, поступающей из снежников, поверхность постоянно обильно увлажнена. Вследствие низких температур разложение растительных остатков происходит медленно, поэтому почва содержит много грубого гумуса, оторфована.

### СООБЩЕСТВА КРИОФИЛЬНЫХ ЛУГОВ И ИХ ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Криофильные лужайки очень лабильны, занимают небольшую площадь, разбросаны пятнами. Установление растительных ассоциаций в обычном смысле этого понятия в них затруднительно. Тем не менее в районе исследований можно выделить четыре наиболее характерных сообщества, хорошо различающихся по составу преобладающих видов.

**Змеиногорецовый луг.** Занимает относительно плоские уступы. Увлажнение обильное, отчасти застойное, почва с признаками оторфовывания. Кустарники представлены единичными экземплярами *Salix glauca*. Травостой средней сомкнутости (проективное покрытие 60–70%), в его составе 15 видов сосудистых растений, в том числе злаков

6 видов, осок 1 вид, разнотравья 8 видов. В этом ярусе преобладают: сор.<sub>1</sub> – сор.<sub>2</sub> – *Polygonum bistorta*, сор.<sub>1</sub> – *Calamagrostis lapponica*, sp. – *Alopecurus alpinus*, *Anthoxanthum alpinum*, *Deschampsia glauca*, *Poa alpina*, *Veratrum lobelianum* var. *misae*. Моховой ярус покрывает 10–30% поверхности, преобладают *Drepanocladus uncinatus*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum spadicum*, *D. congestum*, *Brachythecium reflexum*, *Aulacomnium palustre*, *Onophorus wahlenbergii*.

**Белоцветковогераниевый луг.** Связан с обильно увлажненными, но достаточно дренированными местоположениями, с относительно более сформированными и обогащенными гумусом почвами. Кустарниковый ярус отсутствует, из кустарничков единично встречается *Empetrum hermaphroditum*. Травостой хорошо развит (проективное покрытие 80–90%), состоит из 23 видов, в том числе злаков 4 вида, осок 1 вид, разнотравья 18 видов. Преобладающие виды: сор.<sub>1</sub>–сор.<sub>2</sub> – *Geranium albiflorum*, sp. – *Sibbaldia procumbens*, *Anthoxanthum alpinum*, *Deschampsia glauca*, *Pachypleurum alpinum*, *Rhodiola rosea*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Valeriana capitata*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*. Моховой ярус (проективное покрытие 10–15%) образуют *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichum juniperinum*, *P. hyperboreum*, *Dicranum congestum*, *Hylocomium pyrenaicum* и др.

**Двухцветковофиалково-разнотравный луг.** Для него характерны относительно ровные, недостаточно дренированные местоположения, увлажнение избыточное полупроточное, почва умеренно оторфованная. Единично встречаются кустарники *Salix polaris*, *S. reticulata* и кустарнички *Harrimanella hypnoides*, *Phyllococe coerulea*. Травостой низкорослый, средней сомкнутости (проективное покрытие 60–75%), в его составе 17 видов, в том числе злаков 4 вида, осок 1 вид, разнотравья 12 видов. Основные компоненты травостоя: сор.<sub>1</sub>–сор.<sub>2</sub> – *Viola biflora*, sp.–сор.<sub>1</sub> – *Sibbaldia procumbens*, sp. – *Anthoxanthum alpinum*, *Gnaphalium supinum*, *Pedicularis oederi*, *Carex glacialis*, *Trollius europaeus* var. *apertus*, *Polygonum bistorta*. Мхи покрывают 20–30% почвы, среди них преобладают *Drepanocladus uncinatus*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum spadicum*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. juniperinum*.

**Лаготисовый луг.** Образует узкие полосы в долинах ручейков, вытекающих из снежников, иногда в непосредственной близости от снежников. Увлажнение обильное проточное, преимущественно за счет влаги, сочащейся из снежников. Кустарники представлены единичными экземплярами *Salix polaris* и *S. reticulata*, а кустарнички – также единичными особями *Harrimanella hypnoides*. В составе травостоя (проективное покрытие 70–80%) 22 вида, в том числе 5 видов злаков, 1 вид осок и 16 видов разнотравья. Явно доминирует сор.<sub>2</sub> *Lagotis minor*, кроме того, более высоким

обилием выделяются sp.–сор.<sub>1</sub> – *Ranunculus borealis*, sp. – *Hedysarum arcticum*, *Deschampsia glauca*, *Epilobium uralense*, *Potentilla gelida*, *Carex umbrosa*, ssp. *sabynensis*, *Pedicularis sudetica*. Моховой ярус покрывает 10–15% поверхности; в его составе: *Polytrichum juniperinum*, *P. hyperboreum*, *Calliargon stramineum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum spadicum*.

Флористический состав сообществ криофильных лугов (см. таблицу) беден. Кустарники (виды рода *Salix*) входят в состав сообществ лишь единично, невелико и участие кустарничков. Моховой покров обычно хорошо развит. Плауновые и хвощовые немногочисленны. Из числа цветковых растений, наиболее характерных для таких местообитаний, следует назвать прежде всего *Sibbaldia procumbens*, *Gnaphalium supinum*, *Anthoxanthum alpinum*, *Alopecurus alpinus*, *Calamagrostis lapponica*, *Deschampsia glauca*, *Poa alpina*, *Lagotis minor*, *Pedicularis sudetica*, *P. oederi*, *Viola biflora*, *Geranium albiflorum*, *Potentilla gelida*, *Stellaria pedicularis*, *Taraxacum nivale*. Не менее характерны и некоторые виды с широкой экологической амплитудой, представленные в таких местообитаниях особыми формами: *Veratrum lobelianum* var. *misae*, *Trollius europaeus* var. *apertus*.

С первого взгляда вызывает удивление, что столь широко распространенный вид, как *Polygonum bistorta*, произрастает у самого края снежников, а в одной из ассоциаций криофильных лугов выступает даже в роли доминанта. Но он чрезвычайно жизнеспособен в столь экстремальных условиях. В горном массиве Сабля на Приполярном Урале удалось наблюдать, как молодые стебельки этого растения пробивают слой оледневшего снега (см. Горчаковский, 1958, с. 119). Возможно, что в высокогорьях близ снежников и этот вид представлен какой-то особой (скорее всего, экологической) формой.

## ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИЧЕСКОЙ РИТМИКИ

На основании наших исследований, с учетом литературных данных, можно выделить несколько основных черт криофильно-луговых растений.

**1. Быстрое прохождение фенологических фаз, сильно сокращенный сезон роста.** Растения трогаются в рост сразу же после стаивания снега; у некоторых видов надземные побеги начинают отрастать еще под снегом. Быстрое прохождение фаз развития обеспечивается способностью криофитов к эффективному использованию тепла (возможность осуществления фотосинтеза при низких температурах, быстрое его восстановление после ночных заморозков (Larcher, 1983)) и предварительной закладкой летом предыдущего года в почках возобновления зачатков цветков, а

## Флористический состав криофильных лугов

№ п/п	Названия растений	Змеино-рецовый	Белоцветково-гераниевый	Двухцветково-фиалковый	Лаготисовый
	Кустарники				
1	<i>Salix glauca</i> L.	sol.	—	—	—
2	<i>S. polaris</i> Wahl.	—	—	sol.	sol.
3	<i>S. reticulata</i> L.	—	—	sol.	sol.
	Кустарнички				
4	<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	—	sol.	—	—
5	<i>Harrimanella hypnoides</i> (L.) Cov.	—	—	sol.	sol.
6	<i>Phyllodoce coerulea</i> (L.) Bab.	—	—	sol.	—
	Травянистые растения				
7	<i>Alopecurus alpinus</i> Smith	sp.	sol.	sol.	sol.
8	<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. et D. Love	sp.	sp.	sp.	—
9	<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahl.) Hartm.	cop. <sub>1</sub>	—	—	—
10	<i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schwein. ssp. <i>arctisibirica</i> (Jurtz.) A. et D. Love	sol.	sp.	—	—
11	<i>C. glacialis</i> Mackenzie	—	—	sp.	—
12	<i>C. umbrosa</i> Host. ssp. <i>sabynensis</i> (Less. ex Kunth.) Kuk.	—	—	—	sol.
13	<i>Deschampsia glauca</i> Hartm.	sp.	sp.	—	sp.
14	<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	—	sol.	—	sol.
15	<i>Epilobium uralense</i> Rubr.	—	—	—	sp.
16	<i>Equisetum variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr.	—	—	—	sol.
17	<i>Festuca ovina</i> L. ssp. <i>ruprechtii</i> (Boiss.) Tzvel.	—	—	sol.	sol.
18	<i>Geranium albiflorum</i> Ldb.	—	cop. <sub>1</sub> —cop. <sub>2</sub>	—	sol.
19	<i>Gnaphalium supinum</i> L.	—	—	sp.	sol.
20	<i>Hedysarum arcticum</i> B. Fedtsch.	—	—	—	sp.
21	<i>Hieracium alpinum</i> L.	—	sol.	sol.	sol.
22	<i>Lagotis minor</i> (Willd.) Standl.	—	—	—	cop. <sub>2</sub>
23	<i>Luzula spicata</i> (L.) DC.	sol.	sol.	—	sol.
24	<i>Pachypleurum alpinum</i> Ldb.	—	sp.	sol.	—
25	<i>Pedicularis lapponica</i> L.	—	sol.	—	—
26	<i>P. oederi</i> Vahl.	—	—	sp.	—
27	<i>P. sudetica</i> Willd.	—	—	—	sp.
28	<i>Poa alpina</i> L.	sp.	sol.	sol.	sol.
29	<i>Polygonum bistorta</i> L.	cop. <sub>1</sub> —cop. <sub>2</sub>	sp.	sp.	—
30	<i>P. viviparum</i> L.	sp.	sp.	sol.	sol.
31	<i>Potentilla gelida</i> C.A. Mey	—	—	—	sp.
32	<i>Ranunculus borealis</i> Trautv.	—	—	—	sp.—cop. <sub>1</sub>
33	<i>Rhodiola rosea</i> L.	—	sp.	sol.	sol.
34	<i>Rubus arcticus</i> L.	sol.	—	—	—
35	<i>Rumex alpestris</i> Jacq.	—	sol.	—	—
36	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	sol.	—	sol.	—
37	<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	—	sp.	sp.—cop. <sub>1</sub>	—
38	<i>Solidago virgaurea</i> L.	sol.	sol.	—	—
39	<i>Stellaria peduncularis</i> Bge	sol.	—	—	—
40	<i>Tanacetum bipinnatum</i> (L.) Sch. Bip.	—	sol.	—	—
41	<i>Taraxacum nivale</i> Lange ex Kihlm.	—	sol.	—	—
42	<i>Trisetum spicatum</i> (L.) Richt.	sol.	—	—	sol.
43	<i>Trollius europaeus</i> L. var. <i>apertus</i> Perf.	—	sol.	sp.	sol.
44	<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link.	—	sp.	—	—
45	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. var. <i>misae</i> Sirj.	sp.	sol.	sol.	—
46	<i>Viola biflora</i> L.	—	sol.	cop. <sub>1</sub> —cop. <sub>2</sub>	sol.
	Всего видов	16	24	21	25

у некоторых видов – уже сформировавшихся в общих чертах цветков (Гаврилюк, 1966). Поэтому бутонизация и цветение у большинства растений проходят быстро и дружно. У некоторых видов (*Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus* var. *apertus*, *Viola biflora*) на пробных площадях отмечено одновременное цветение 60–70% особей.

**2. Смещение максимума цветения на вторую половину теплого периода года.** Пики цветения, определяемые максимальным числом одновременно цветущих видов, несколько колеблются от года к году и от сообщества к сообществу, но обычно приходятся на последнюю декаду июля или первую декаду августа. Таким образом, максимум цветения в сообществах криофильных лугов, вследствие позднего освобождения занятых ими местообитаний от снежного покрова, наступает значительно позже, чем в сообществах мезофильных лугов подгольцового и горнолесного пояса.

**3. Значительная вариабельность продолжительности и сроков прохождения фенологических фаз.** В разные годы, в зависимости от метеорологической обстановки как теплого, так и холодного периодов года, длительность и сроки наступления и окончания отдельных фенологических фаз чрезвычайно изменчивы. Жизнь растений криофильных лугов всецело зависит от режима накопления снега в зимнее время и таяния его в теплый период года. В годы, когда накапливается особенно мощная толща снега, таяние его задерживается, криофильные лужайки освобождаются от снега в середине или даже в конце июля. Это вызывает смещение начала сезона роста на более поздний срок и сокращение его продолжительности.

**4. Ускоренное прохождение растениями фенологических фаз.** В тех случаях, когда начало сезона роста сильно запаздывает, растения развиваются ускоренным темпом, отдельные фенологические фазы (бутонизация, цветение) проходят в более короткие сроки. Даже тогда, когда сезон роста сокращается до 50 дней, значительная часть растений успевает пройти весь генеративный цикл. Однако в годы с неблагоприятной метеорологической обстановкой полного созревания семян может не произойти.

**5. Одновременное прохождение разных фенологических фаз особями одного и того же вида растений.** По мере таяния снежника растения буквально следуют в своем развитии за его отступающим краем. Поэтому даже в пределах одного сообщества одновременно встречаются растения одного вида, находящиеся в разном фенологическом состоянии. Наблюдения показали, что, в то время как *Lagotis minor*, *Geranium albiflorum*, *Pedicularis oederi*, *Ranunculus borealis* и другие у края снежника представлены лишь этиолированными проростками, на некотором удалении от него растения этих же видов имеют зеленую листву

или даже начинают вступать в фазу бутонизации. Однако особи, позднее тронувшиеся в рост, проходят дальнейшие стадии развития ускоренным темпом и ко времени полного стаивания снежников выравниваются по уровню фенологического состояния с остальными.

В популяциях некоторых видов растений (*Geranium albiflorum*, *Sibbaldia procumbens*, *Stellaria peduncularis*) бутонизация и цветение проходят одновременно; в популяциях других (*Lagotis minor*, *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, *Pachypleurum alpinum*) бутонизация совпадает по времени и с цветением, и с плодоношением.

Успех прохождения генеративной фазы тем или иным видом определяется метеорологической обстановкой как предыдущего года, когда происходит закладка зачатков цветков в почках возобновления, так и текущего года, когда осуществляются разворачивание и окончательное формирование генеративных органов. В отдельные годы некоторые виды не цветут и не плодоносят; у ряда видов в связи с ранним наступлением осенних заморозков семена не успевают созреть.

## СМЕНА АСПЕКТОВ

В фенологической ритмике криофильных лугов можно выделить три аспекта – весенний, ранне- и среднелетний и позднелетне-осенний.

**Весенний аспект** – самый короткий (5–8 дней), наступает сразу же после стаивания снежника или какой-либо его части. Среднесуточные температуры воздуха и почвы еще низкие, возможны заморозки. На буром фоне прошлогодней листвы становятся заметными сережки *Salix reticulata*. Вскоре появляются невзрачные соцветия *Carex glacialis*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Anthoxanthum alpinum*, синевато-белые соцветия *Lagotis minor*.

**Ранне- и среднелетний аспект** (18–28 дней) приурочен к периоду наиболее высоких среднесуточных температур воздуха и почвы при отсутствии сколько-либо устойчивых заморозков. Для него характерно обилие цветущих растений, разнообразие их окраски. Особенно выделяются растения с яркой окраской цветков – розовой у *Polygonum bistorta*, белой у *Geranium albiflorum* и *Pachypleurum alpinum*, желтой у *Viola biflora*, *Pedicularis oederi*, *Trollius europaeus* var. *apertus*, голубоватой у *Phyllodoce coerulea*.

**Позднелетне-осенний аспект** (21–41 день) совпадает с периодом постепенного снижения среднесуточных температур, появления заморозков. Цветущих видов немного, это растения с невысоким обилием. Заметны желтые соцветия *Hieracium alpinum*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum bipinnatum*, лилово-фиолетовые *Saussurea alpina*. На фоне листвы теряются невзрачные соцветия *Deschamp-*

*sia glauca*, *Calamagrostis lapponica*, *Festuca ovina* ssp. *ruprechtii*.

С середины августа листва луговых трав сначала приобретает пеструю (пурпуровую, красную и желтую окраску), а затем, по мере отмирания, буреет и переходит в ветошь.

В разных ассоциациях каждый аспект характеризуется своим набором цветущих видов, своей преобладающей окраской и определенными сроками наступления и окончания. Эти сроки подвержены значительным изменениям в отдельные годы. Особенно варьирует длительность позднелетне-осеннего аспекта, так как его завершение определяется временем наступления устойчивых заморозков.

В момент массового цветения растений сообщества криофильных лугов хорошо различаются по преобладающей окраске доминирующих видов: в змеиногорецовом она розовая, в белоцветковогераниевом – белая, в двухцветковофиалковом – желтая и в лаготисовом – синеваато-белая.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Криофильные луга Полярного Урала лишь отдаленно, главным образом по характеру местообитаний, напоминают “снежные долинки” Альп (Favarger, 1956), хотя в их составе имеется несколько общих видов (*Sibbaldia procumbens*, *Gnaphalium supinum*, *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*). Наиболее близки они к аналогичным сообществам Приполярного и Северного Урала (Горчаковский, 1975), но отличаются от них по составу доминантов.

На Полярном Урале криофильные луга занимают небольшую площадь и распространены спорадически. Они чрезвычайно своеобразны с

экологической, флористической и фитоценологической точек зрения, содержат в своем составе много редких растений, включая эндемик *Epilobium uralense*. Однако эти сообщества подвергаются нарастающим антропогенным воздействиям, главным образом в связи с тем, что они служат излюбленными летними пастбищами и местом отдыха оленей, где эти животные спасаются от жары и кровососущих насекомых. Под влиянием неумеренного выпаса происходит полное разрушение криофильных луговых сообществ. Необходимо сохранить уникальный гено- и ценофонд криофильных лугов путем организации заказников, где выпас оленей был бы полностью исключен.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаврилюк В.А. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1966. С. 226–266.
- Горчаковский П.Л. Растительность хребта Сабли на Приполярном Урале // Растительность Крайнего Севера СССР и его освоение. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 97–127.
- Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Игошина К.Н. Растительность Урала // Растительность СССР и зарубежных стран. Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова. Сер. 3. Геоботаника, вып. 16. М.-Л., 1966. С. 83–229.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, 1963. 943 S.
- Favarger C. Flore et vegetation des Alpes. I. Etage alpin. Neuchâtel-Paris, 1956. 271 p.
- Larcher W. Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen // Ber. Deutsch. bot. Gesellschaft. 1983. Bd. 96. Ht. 1. S. 73–85.