

УДК 581.9(571.51)

**Л.В. Кривобоков, А.А. Зверев**

**L.V. Krivobokov, A.A. Zverev**

**КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОФЛОРЫ  
ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ КРИОЛИТОЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ  
(БАССЕЙН Р. НИЖНЯЯ ТУНГУСКА)**

**CLASSIFICATION OF PLANT COMMUNITY AND TRAITS OF COENOFLORA  
OF LARCH FORESTS OF MIDDLE SIBERIA PERMAFROST ZONE  
(NIZHNYAYA TUNGUSKA RIVER BASIN)**

Были выделены основные типы лиственничных лесов подзоны северной тайги Средней Сибири в окрестностях пос. Тура. Используя метод DCA-ординации были выявлены основные экологические факторы, формирующие разнообразие типов леса. Флористический состав и структура лесных сообществ были исследованы при помощи программы IBIS. Проведенные исследования показали, что бедный флористический состав, нивелирующее влияние пожаров и мерзлотные почвы являются основными факторами низкого альфа- и бета-разнообразия.

Изучение состава и структуры растительности имеет важнейшее значение для выявления разнообразия растительных сообществ и их территориальных комплексов как отдельных природных районов, так и крупных географических регионов, разработки научной методологии природно-экологического районирования, исследования динамики экосистем. Лиственничный биом занимает в Северной Евразии огромные пространства, где главными экологическими факторами формирования растительного покрова считаются резко континентальный климат и особый режим функционирования мерзлотных почв. До настоящего времени обобщающими ботанико-географическими исследованиями растительности бореальных лиственничных лесов охвачены в основном самые восточные регионы Евразии (Krestov et al., 2009). Цель данного исследования – выявить фитоценотическое и флористическое разнообразие лесной растительности Центральной Эвенкии, в среднем течении р. Нижняя Тунгуска, в районе пос. Тура. Для этого разработана система эколого-фитоценотической классификации, выполнена ординация типов леса на осях основных градиентов среды. Также выявлен состав флоры, в сравнительном плане проанализированы особенности ценофлор типов леса. В прошлом на территории Среднесибирского плоскогорья уже проводились отдельные флористические исследования (Водопьянова, 1984; Зуганова et al., 2009).

Район исследований расположен на Среднесибирском плоскогорье (64° с. ш., 100° в. д.). Рельеф исследуемой территории эрозионно-денудационный, низкогорный, с пологими склонами, высотные отметки 120–600 м над у. м. В геологическом строении преобладают траппы, составляющие фундамент почвообразования. Территория исследований находится в границах сплошной криолитозоны. В почвенном покрове преобладают подбуры и криоземы, формирующиеся на суглинистом элювии. Климат континентальный, умеренно влажный. Среднегодовая температура воздуха -8.9 °С, средняя температура января – -36 °С, июля – +16 °С, сумма температур воздуха за период с температурой выше 10 °С составляет 1000 °С, годовая амплитуда температур – 52 °С. Среднегодовая сумма осадков составляет около 370 мм, распределение их по сезонам года сравнительно равномерное, высота снежного покрова 50–60 см. Продолжительность вегетационного периода около 70–80 дней. Климатические показатели изменяются с увеличением абсолютной высоты, что связано с высотными инверсиями климата (Климатический атлас..., 1960; Средняя Сибирь, 1964).

Исследования флоры и растительности были проведены на базе стационара «Эвенкийский» Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Для характеристики растительности сделано 47 полных геоботанических описаний, расположенных по профилям от вершин локальных водоразделов к долинам рек. Классификация растительности выполнена в русле эколого-фитоценотического подхода (Сукачев, 1972). Обработка флористических и геоботанических данных проведена с использованием программы IBIS (Зверев, 2007). Экологические группы видов использованы согласно работе Пыхаловой с соавторами (2007), пояснo-зональные группы видов использованы согласно монографии Малышева и Пешковой (1984), биоморфологи-

ческие группы приведены по Серебрякову (1962). Индексы активности для видов, родов и семейств рассчитаны по работе Юрцева (1968). Названия сосудистых растений, мхов и лишайников приведены по работам Черепанова (1995), Игнатова с соавторами (Ignatov et al., 2006), «Список лишенофлоры...» (2010).

Согласно лесорастительному районированию (Коротков, 1994), территория исследований расположена в Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области. Район в среднем течении р. Нижняя Тунгуска входит в Ангаро-Тунгусскую лесорастительную провинцию, внутри нее в Нижне-Тунгусский округ. Растительность здесь представлена в основном северогаежными светлохвойными лесами из *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv., находящимися в разных стадиях восстановительных постпирогенных сукцессий. Межпожарный интервал оценивается в среднем в 200 лет (Цветков, 2004). Были выделены следующие типы леса.

**Лиственничник разнотравно-лишайниковый (Лрл).** Редкостойные сообщества на выходах коренных пород, на склонах различной крутизны и экспозиции, в пределах 150–250 м н.у.м. Древоустой разновозрастный, сомкнутостью 0,25–0,35 из *Larix dahurica*, высотой 7–15 м. Кустарниковый ярус с проективным покрытием 5–15 %, высотой 0,5–3 м, состоит из 7–11 видов, преобладают *Rosa acicularis* Lindl. или *Juniperus communis* L. Травяно-кустарничковый ярус, с проективным покрытием 10–15 % и высотой 5–20 см, слагают *Vaccinium vitis-idaea* L. и петрофитное разнотравье, в среднем 20–23 вида. Мохово-лишайниковый покров с проективным покрытием 35–45 % сложен в среднем 20 видами мхов и лишайников. Доминируют *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и лишайники рода *Cladonia* P. Browne. Характерными видами типа леса являются *Lonicera caerulea* L., *Ribes nigrum* L., *Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz., *Viola brachyceras* Turcz., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott., *Potentilla inquinans* Turcz., *Rubus matsumuranus* Levl. ex Vaniot, *Sorbus sibirica* Hedl., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub., *Ribes triste* Pall.

**Лиственничник грушанково-бруснично-зеленомошный (Лгбз).** Сомкнутые сообщества высоких надпойменных террас рек на легких суглинистых почвах (подбур оподзоленный), на высотах 120–140 м н.у.м. Древоустой двухъярусный, с *L. dahurica* в первом ярусе, высотой 10–20 м и *Betula pendula* Roth во втором, высотой 7–10 м, общей сомкнутостью 0,5–0,7. Возраст лиственницы 100–250 лет, березы в среднем – 50 лет. Подлесок слабо развит, 5–15 %, слагают его 7–10 видов, в том числе подрост, высота его 1–3 м, доминируют *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar или *Salix saposhnikovii* N. Bolschakov. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 35–45 %, высота первого подъяруса, сложенного брусникой и грушанкой, – 5–15 см, второго – из багульника и трав – 30–40 см. Мохово-лишайниковый покров расположен куртинами, 5–30 %, слагают его 2–5 видов, преобладают *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. Характерными видами являются *Pyrola rotundifolia* L., *Lonicera caerulea*, *Salix saposhnikovii*, *Sorbus sibirica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ribes triste*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Vicia cracca* L., *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtzev, *Rubus arcticus* L., *R. humilifolius* C. A. Meyer, *Betula pendula*.

**Лиственничник багульниково-зеленомошный (Лбз).** Лиственничники северных пологих склонов, на тяжелых суглинках (криозем грубогумусный) каменистых, с мерзлотой на глубине 30–40 см, 140–250 м абс. выс. Древоустой из лиственницы, возрастом 100–300 лет, высотой 6–13 м, сомкнутостью 0,2–0,3. Кустарниковый ярус 2–15 %, высотой 1–3 м, сложен в основном *Duschekia fruticosa*, в примеси 3–5 видов, в основном ив. В напочвенном покрове, имеющем проективное покрытие 20–35 % и состоящем из 10–20 видов, доминируют обычно *Ledum palustre* L. в первом подъярусе и *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* L., *Carex globularis* L. – во втором. Мохово-лишайниковый покров 100%, мощностью 10–15 см, сложен 10–16 видами, с доминированием *Pleurozium schreberi*, реже *Hylocomium splendens* или *Aulacomnium* sp., содоминируют *Cladonia rangiferina* L. (Web.), *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda. Характерные виды – *Salix saposhnikovii*, *Poa sergievskajae* Probat., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Carex vaginata* Tausch.

**Лиственничник бруснично-зеленомошный (Лбрз).** Лиственничники на световых пологих склонах, 160–220 м абс. выс. Почвы каменистые, тяжелосуглинистые криоземы и литоземы. В древоустой из лиственницы возрастом 100–200 лет, сомкнутостью 0,25–0,5 и высотой 8–18 м, почти всегда есть примесь *Betula pendula* и *Picea obovata* Ledeb. Кустарниковый ярус хорошо развит, 5–30 %, высота 1–3 м, слагают его обычно 5–7 видов, с доминированием, *Duschekia fruticosa* или *Spiraea media* Franz Schmidt, реже *Betula exilis* L. В напочвенном покрове 15–25 видов, доминирует брусника, образуя основной подъярус высотой 10–15 см, содоминируют *Pyrola rotundifolia* и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu. Мохово-лишайниковый покров сложен 8–15 видами, с проективным покрытием в среднем 50 %, доминируют чаще всего *Rhytidium rugosum* и *Pleurozium schreberi*. Характерные виды – *Pyrola rotundifolia*, *Lonicera caerulea*, *Juniperus communis*, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Spiraea media*, *Carex reventa* V. Krecz., *Cypripedium guttatum* Sw.

**Березняк голубично-бруснично-зеленомошный (Бгбз).** Сообщества из *Betula pubescens* Ehrh. всегда с примесью лиственницы, иногда ели, на вершинах сопок, 530–580 м абс. выс. Почвы – криоземы тяжело-суглинистые каменистые, с мерзлотой на глубине 30–45 см. Возраст березы обычно 30–70 лет, лиственницы – 100–200 лет, общая сомкнутость 0,3–0,5, высота 4–11 м. Подлесок из подроста и душекии, высотой 1–4 м, покрытием 10–40 %, слагают 4–7 видов. Травяно-кустарничковый ярус из 10–18 видов, 2-х ярусный, доминируют голубика (30–50 см) и брусника (5–15 см), в примеси *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm. и *Rubus arcticus*. Мохово-лишайниковый покров из 12–15 видов, с проективным покрытием 40–100 %. Доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, содоминируют виды рода *Cladonia*. Характерные виды – *Betula pubescens*, *Lycopodium annotinum* L., *Vaccinium myrtillus* L.

Результаты ДСА-ординации (рис. 1) показали ясные отличия типов леса по оси 1, которую можно интерпретировать как комплексный градиент увлажнения и континентальности климата, которые трансформируются под влиянием рельефа и абсолютной высоты. Ксерофильностью характеризуются **Лрл** на скальных выходах, а наиболее влажными являются **Бгбз** вершин сопок, они же являются и наименее континентальными за счет мощности снежного покрова и инверсий зимних температур. Ось 2 может быть интерпретирована как градиент летней теплообеспеченности. Самыми теплыми являются **Лрл**, затем располагаются сообщества надпойменных террас (**Лгбз**) и южных склонов (**Лбрз**), самые холодные – лиственничники северных склонов (**Лбз**), березняки занимают промежуточное положение.

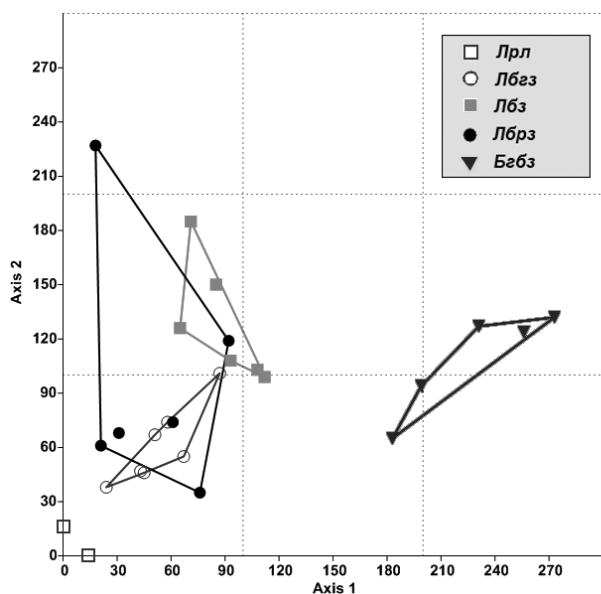


Рис. 1. Распределение типов леса на 1 и 2 осях ДСА-ординации.

Анализ флористического состава типов леса может дать важную информацию об их экологических и географических особенностях. Парциальная флора лесов окрестностей пос. Тура включает 132 вида из 87 родов и 40 семейств сосудистых растений. Многие семейства представлены одним родом (25–62,5 %) и одним (16–40 %) или двумя (10–25 %) видами. Такие соотношения характерны для флор, развивающихся в суровых экологических условиях (Толмачев, 1974). В семейственно-видовом спектре первые шесть семейств являются типичными для бореальных лесных флор (табл.): Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Cyperaceae, Salicaceae, Ranunculaceae. Ведущие по числу видов рода флоры – это *Carex*, *Salix*, *Betula*, *Poa*, *Viola*, *Saxifraga*. Взвешенные (с учетом активности таксонов) спектры показывают совершенно другие соотношения. В семейственно-видовом взвешенном спектре первые шесть семейств следующие: Ericaceae, Rosaceae, Poaceae, Betulaceae, Salicaceae, Pinaceae. В родо-видовом взвешенном спектре лидируют рода: *Vaccinium*, *Salix*, *Calamagrostis*, *Larix*, *Betula*, *Equisetum* и *Rosa*.

Взвешенные спектры показывают реальную фитоценотическую роль таксонов в изучаемых сообществах. Согласно взвешенным спектрам изучаемая флора является переходной от северотаежной к лесотундровой (Юрцев, 1966).

Для подтверждения экологических особенностей типов леса был проведен сравнительный анализ ценофлор типов по поясно-зональным (рис. 3), биоморфологическим (рис. 4) и экологическим группам (рис. 2). Наиболее информативным оказался анализ экологических групп по увлажнению. Схожими соотношениями отличаются **Лбз** и **Бгбз**, где около половины видов ценофлор составляют гигромезофиты и мезогигрофиты – самые влажные типы леса района исследований. Наиболее ксерофитным типом ожидаемо показал себя **Лрл**, где 15 % видов – ксерофиты и мезоксерофиты (такие как *Carex reventata* V. Krecz., *Potentilla inquinans* Turcz., *Campanula rotundifolia* L., *Thalictrum foetidum* L., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Saxifraga spinulosa* Adams), характерные для петрофитных условий, а основную часть флоры составляют мезофиты. Схожий спектр показывает **Лбрз**, встречающиеся на южных склонах. Промежуточным типом выступает **Лгбз** на легкосуглинистых аллювиальных отложениях.

Спектры поясно-зональных групп видов типов леса различаются незначительно. Виды темнохвойной и светлохвойной групп составляют более двух третей видов во всех типах. Однако, некоторые особен-

Таблица

Флористические спектры ценофлоры лиственничных лесов

Семейственно-видовой спектр				Родо-видовой спектр			
Невзвешенный спектр		Взвешенный спектр		Невзвешенный спектр		Взвешенный спектр	
Семейство	Число видов	Семейство	Вес семейства	Род	Число видов	Род	Вес рода
Poaceae	13	Ericaceae	325	<i>Carex</i>	9	<i>Vaccinium</i>	186
Asteraceae	12	Rosaceae	233	<i>Salix</i>	8	<i>Salix</i>	129
Rosaceae	11	Poaceae	231	<i>Betula</i>	5	<i>Calamagrostis</i>	99
Сурерaceae	9	Betulaceae	171	<i>Poa</i>	4	<i>Larix</i>	96
Salicaceae	8	Salicaceae	131	<i>Viola</i>	4	<i>Betula</i>	94
Ranunculaceae	8	Pinaceae	120	<i>Saxifraga</i>	4	<i>Equisetum, Rosa</i>	по 92

ности экологии типов леса могут быть выявлены по соотношению мало представленных групп. Некоторые лесостепные виды встречаются в наиболее теплых и ксерофитных **Лрл** и **Лбрз** (*Vicia nervata* Sipl., *Galium boreale* L., *Campanula glomerata* L., *Sedum telephium* L., *Tephrosia integrifolia* (L.) Holub, *Viola arenaria* DC.). **Бгбз**, как наименее континентальный тип леса, содержит виды пребореальной лесной группы (*Betula pubescens* Ehrh., *Sambucus sibirica* Nakai). Наиболее холодный **Лбз** и каменистый **Лрл** типы содержат монтанные, гипарктомонтанные и тундрово-высокогорные виды (*Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm., *Valeriana capitata* Pall. ex Link., *Carex vaginata* Tausch, *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, *Stellaria peduncularis* Bunge, *Trisetum agrostideum* (Laest.) Fries, *Potentilla stipularis* L.).

Все рассматриваемые типы леса сложены в основном растениями четырех биоморфологических групп, а именно деревьями, кустарниками, кустарничками и длиннокорневищными травами, которые вместе составляют 75–85 % спектров каждого типа. Несколько выделяются **Лрл** (лиственничники на скальных обнажениях). В этих сообществах увеличивается роль короткокорневищных и стержнекорневых трав (таких как *Potentilla inquinans* Turcz., *Campanula rotundifolia* L., *Thalictrum foetidum* L., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *Polemonium boreale* Adams, *Lychnis sibirica* L.), в то время как уменьшается вклад длиннокорневищных трав и кустарничков, а однолетники отсутствуют совсем.

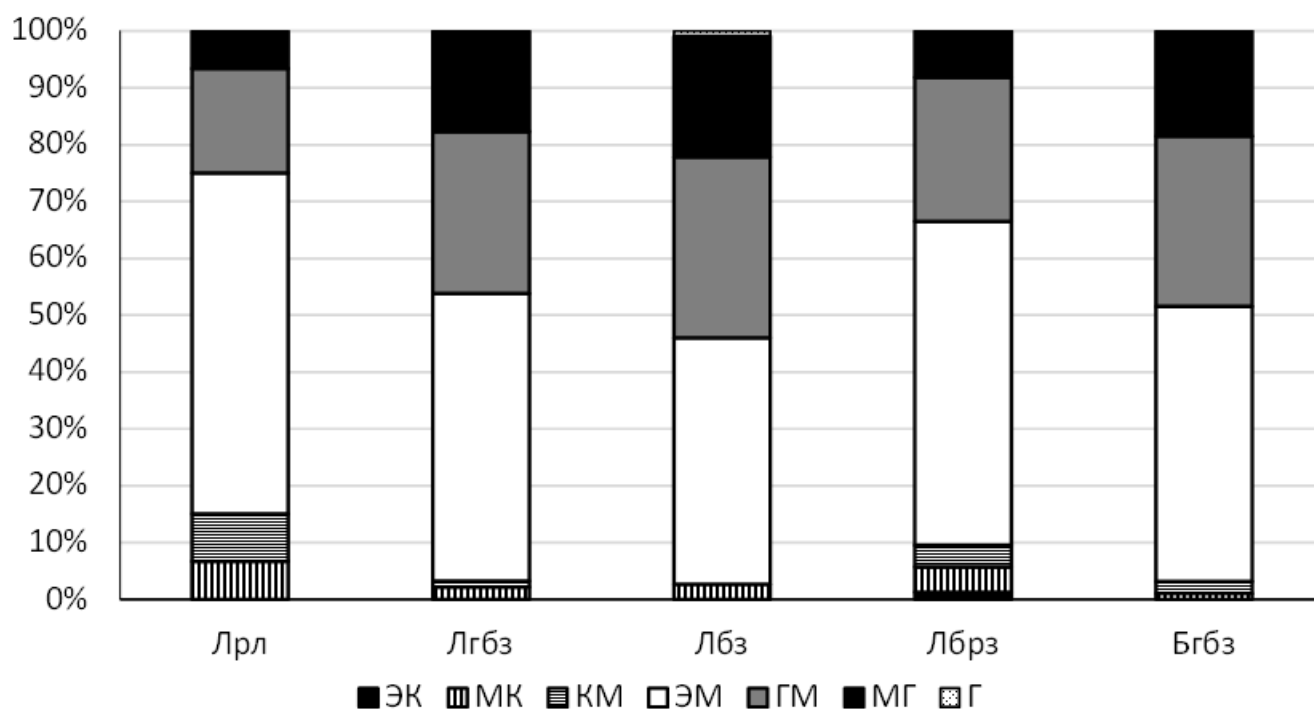


Рис. 2. Спектр экологических (по увлажнению) групп видов типов леса.



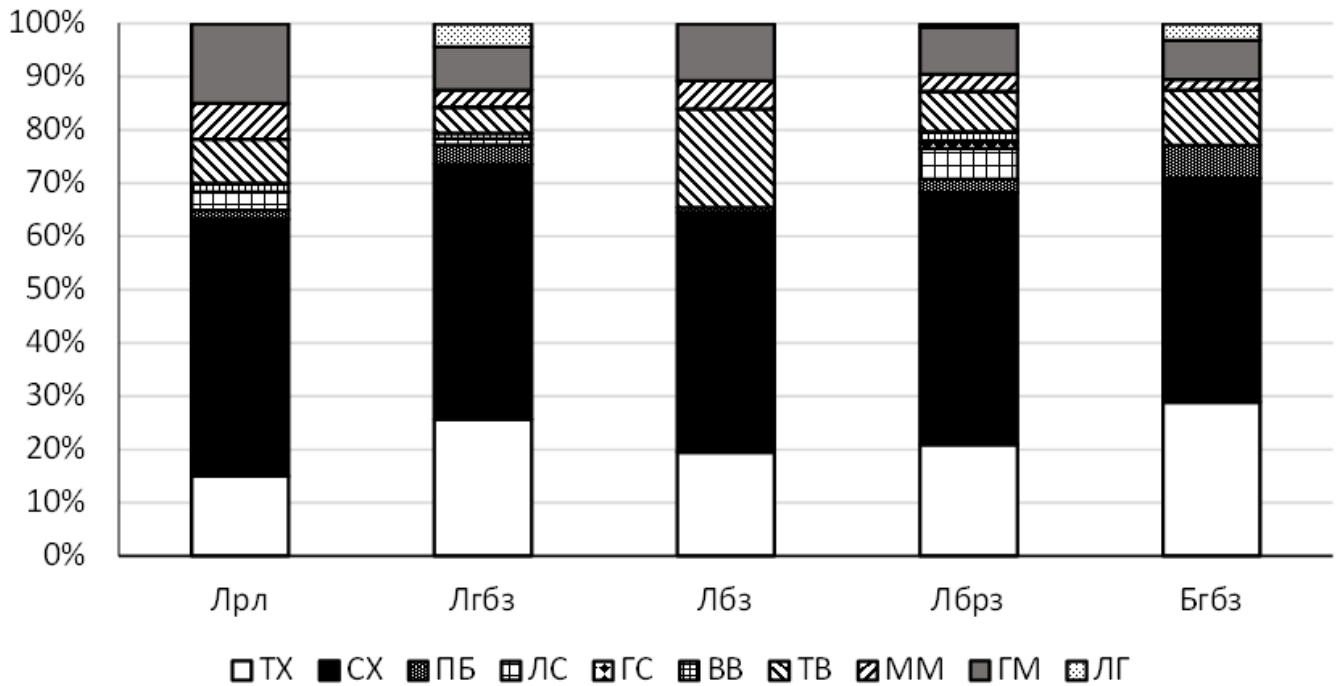


Рис. 3. Спектр поясно-зональных групп видов типов леса.

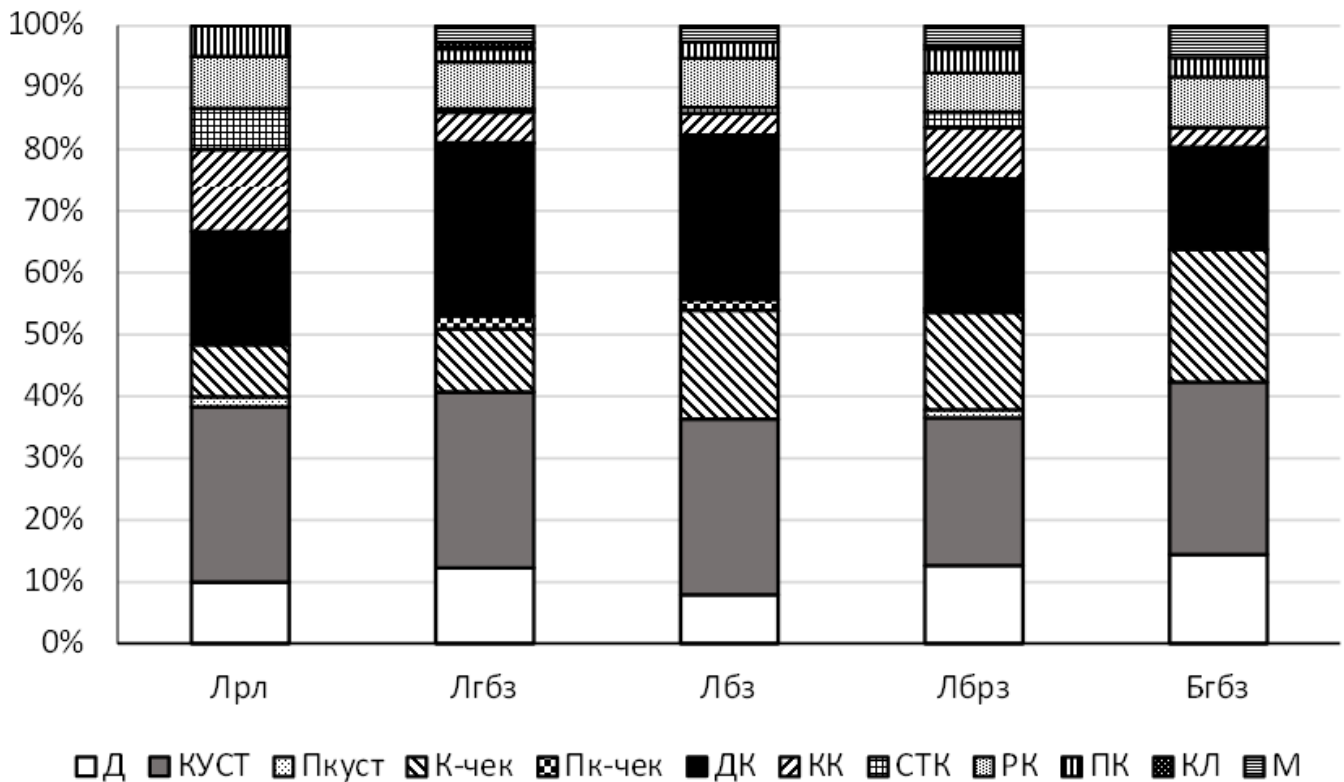


Рис. 4. Спектр биоморфологических групп видов типов леса.

На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы.

1. Проведенные исследования показали, что ценотическое разнообразие лесов Центральной Эвенкии зависит, главным образом, от мезо- и макроклиматических условий, трансформируемых рельефом. Пожары оказывают очень незначительное и кратковременное влияние на состав, более длительное – на структуру сообществ. Бедный флористический состав и нивелирующее влияние пожаров и мерзлоты в почвах являются факторами незначительного как альфа-, так и бета-разнообразия.

2. Все типы леса показали отчетливые экологические и флористические отличия. В районе исследования можно выделить два высотно-поясных комплекса (ВПК) растительности. Первый ВПК слагают лиственничники, встречающиеся в пределах 100–300 м абс. выс. Второй ВПК диагностируют березняки (*Бзбз*) вершин сопок на высотах 450–600 м абс. выс. Границей между ВПК является экотонная полоса в пределах 300–450 м абс. выс. Фактор континентальности, который включает в себя, в основном, годовое количество осадков и толщину снежного покрова, является ведущим в высотной дифференциации типов леса по ВПК. Флористические различия типов леса выражаются в особенностях экологических, поясно-зональных и биоморфологических спектров групп видов.

3. Сравнительный анализ количественных и взвешенных таксономических спектров ценофлор типов леса подзоны северной тайги Средней Сибири выявил семейства и рода, играющие наибольшую роль в сложении растительных сообществ. Представители семейств Ericaceae, Rosaceae, Poaceae, Betulaceae, Salicaceae и Pinaceae принимают основное участие в сложении лесных сообществ региона. Хотя семейства Asteraceae, Сурегасеae и Ranunculaceae представлены большим количеством видов, но активность их незначительна. Взвешенный родо-видовой спектр подтверждает показатели семейственно-видового. Род *Vaccinium* преобладает в спектре благодаря постоянному доминированию брусники и голубики во всех типах леса региона исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 14-04-01239 и № 13-04-01128).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Водопьянова Н.С.** Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. – Новосибирск: Наука, 1984. – 158 с.
- Зверев А.А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.
- Климатический Атлас СССР. Т. I. – М.: Гидрометеиздат, 1960. – 181 с.
- Коротков И.А.** Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под. ред. В.А. Алексеева и Р.А. Бердси. – Красноярск: Изд-во ИЛ СО РАН, 1994. – С. 29–47.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 264 с.
- Пыхалова Т.Д., Бойков Т.Г., Аненхонов О.А.** Флора хребта Улан-Бургасы (Восточное Прибайкалье). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. – 126 с.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Список лишенофлоры России. – СПб.: Наука, 2010. – 194 с.
- Средняя Сибирь / Под. ред. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1964. – 480 с.
- Сукачев В.Н.** Общие принципы и программа изучения типов леса / Избранные труды. Т. 1. – Л.: Наука, 1972. – С. 259–310.
- Толмачев А.И.** Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 244 с.
- Цветков П.А.** Пирофитность лиственницы Гмелина с позиции жизненных стратегий // Экология, 2004, № 4. – С. 259–265.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Юрцев Б.А.** Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. XIX. – М., Л.: Наука, 1966. – 93 с.
- Юрцев Б.А.** Флора Сунтар-Хаята. – Л.: Наука, 1968. – 236 с.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A.** Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa, 2006. – No 15. – P. 1–13.
- Krestov P., Ermakov N., Osipov S., Nakamura Y.** Classification and Phytogeography of Larch Forests of Northeast Asia // Folia Geobot. et Phytotax., 2009. – No. 44 (4) – P. 323–363.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Daimaru H., Matsuura Y.** Floristic Diversity and its Geographical Background in Central Siberia // Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests / A. Osawa, O.A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R. W. Wein (Eds.) Ecological Studies., 2009. – No. 209 – P. 17–39.

#### SUMMARY

The widespread types of larch forest of the Middle Siberia of Northern Boreal Subzone near the Tura settlement were singled out. Leading ecological factors forming diversity of forest types were examined by means of DCA-ordination. Floristic composition and structure of forest communities were studied using IBIS-software. The completed study showed that poor floristic composition, leveling influence of fire impact and soil permafrost are factors of insignificant both alpha-diversity and beta-diversity.