

УДК 581.55.02.002

ВИДОВОЕ И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ¹

© 2022 г. В. Ю. Нешатаев^а*, В. Ю. Нешатаева^б, Н. В. Синельникова^с, К. И. Скворцов^б

^аСанкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

^бБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

^сИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, д. 18, Магадан, 685000 Россия

*E-mail: vneshatayeva@binran.ru

Поступила в редакцию 01.04.2022 г.

После доработки 30.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Для исследования видового разнообразия сообществ пойменных лесов Северо-Востока РФ использовано 177 геоботанических описаний, выполненных на севере Корякского округа, северо-востоке Магаданской области и юге Чукотского АО. Цель работы – анализ видового и ценотического разнообразия пойменных лесов в зависимости от условий местообитания и положения в сукцессионных рядах. При геоботанической характеристике сообществ чозениевых (чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia*)), тополевых (тополь душистый (*Populus suaveolens*)), ивовых (ива удская (*Salix udensis*), ива Шверина (*S. schwerinii*)) и ольховых (ольха пушистая (*Alnus hirsuta*)) лесов использована эколого-фитоценотическая классификация. Ценотическое разнообразие пойменных лесов представлено 19 ассоциациями, объединенными в 5 серий. Приведена характеристика флористического состава и структуры сообществ пойменных лесов, рассчитаны индексы Шеннона и Пилеу, средние показатели видового богатства, проективного покрытия видов и сомкнутости ярусов. По сравнению с лесами п-ова Камчатка, пойменные леса Северо-Востока РФ характеризуются невысоким синтаксономическим разнообразием и представлены флористически обедненными сообществами. Обсуждается структура и динамика сообществ пойменных лесов. Вычислены показатели видового разнообразия и выравненности для каждого из изученных сообществ. Наименьшим значением индекса Шеннона характеризуется пионерный чозеник редкотравный, встречающийся на молодых галечниках; а наибольшим значением – тополевик травяно-зеленомошный, занимающий наиболее высокие уровни поймы. Остальные ассоциации показали промежуточные значения индекса Шеннона. Выявлена тенденция к увеличению видового разнообразия в ходе аллювиальной сукцессии. Полученные данные позволяют предположить, что в ходе сукцессионных смен, связанных с уменьшением поемности и аллювиальности местообитаний, наблюдается увеличение видового разнообразия сообществ.

Ключевые слова: видовое разнообразие, видовое богатство, выравненность, чозения, тополь душистый, ива удская, ива Шверина, ольха пушистая, Северо-Восток РФ.

DOI: 10.31857/S0024114822060079

Пойменные леса Северо-Востока имеют большое природоохранное, берегозащитное, водоохранное и нерестовое значение. Для местного населения они являются важным источником деловой и дровяной древесины, а также сопутствующих растительных ресурсов. Распространение пойменных лесов в северотаежных и лесотундровых районах Северо-Востока РФ обусловлено более теплым микроклиматом в пределах пойм и

надпойменных террас, а также существованием подрусловых таликов в долинах непромерзающих рек, благодаря которым создаются особо благоприятные, “оазисные” условия, способствующие развитию древесной растительности (Клюкин, 1970). На Северо-Востоке тополевые (тополь душистый) и чозениевые (чозения толокнянколистная) леса распространены по подрусловым таликам пойм в зоне многолетней мерзлоты. В поймах горных рек Охотии и Колымского нагорья пойменные леса занимают узкие полосы вдоль русел. В различных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока описаны различные типы пойменных лесов: тополевик хвощово-сви-

¹ Работа выполнена в рамках плановой темы БИН РАН № 121032500047-1 “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”. Полевые исследования поддержаны РФФИ: проект № 19-05-00805-а.

диновый, тополевик хвощовый (Тюлина, 1959), *Populus suaveolens* forests (Krestov, 2003), чозенник с тополем разнотравно-хвощовый (Москалюк, 1988), кустарниково-разнотравно-злаковые лиственнично-чозениевые леса (Полежаев, 2005), чозениево-тополевые леса с примесью лиственницы и белой березы вейниково-грушанково-хвощовые (Гаращенко, 1993), кустарниково-разнотравно-злаковые лиственнично-чозениевые леса (Котляров, 1971), тополевик свидиново-грушанковый (Осипов, 2002). Лесоводственные характеристики тополевых и чозениевых насаждений, их состав и условия местопроизрастания достаточно хорошо изучены на юге Дальнего Востока (Зархина, 1969а, б, 1986).

Чозениевые леса являются характерным компонентом растительного покрова региона, они широко распространены в поймах рек Дальнего Востока и Якутии (Шелудякова, 1943; Тюлина, 1959; Котляров, 1971; Miyawaki, 1988; Осипов, 2002; Krestov, 2003; Qian et al., 2003; Исаев, Кузнецова, 2010). Леса занимают острова низкого и среднего уровня (0.7–1.2 м), отмечены преимущественно на галечных аллювиях. В восточных районах Якутии чозениевые леса описаны на молодых галечно-песчаных отложениях поймы р. Неры (Бурцева, Дестякина, 1998). На востоке Якутии (Восточное Верхоянье, бассейн р. Хандыги) чозениевые и тополевые леса приурочены к укрытым от холодных ветров пойменным островам в верховьях и среднем течении горных рек (Куваев, 1956). Встречаются такие сообщества довольно редко, и некоторые исследователи (Яровой, 1939; Шелудякова, 1943) указывают на их реликтовый характер. Здесь отмечены чозениево-тополевые роши на молодых песчаных и песчано-галечных аллювиях и сомкнутые чозениево-тополевые разнотравно-вейниковые леса с подлеском из ольхи кустарниковой (*Alnus fruticosa*). На западном побережье Камчатки тополевые и чозениевые леса имеют ограниченное распространение (Тюлина, 2001). Травостой пойменных лесов Центральной и Восточной Камчатки образован видами камчатского крупнотравья (лабазник камчатский (*Filipendula camtchatica*), крестовник коноплеволистный (*Senecio cannabifolius*), борщевик шерстистый (*Heracleum dulce*)) и крапива плосколистная (*Urtica platyphylla*); тополевики и ивняки вейниковые (вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*)) встречаются довольно редко (Нешатаева, 2009). Тополевики и ивняки крупнотравные распространены также в поймах горных рек Сахалина (Кабанов, 1940).

Леса из ивы Шверина многочисленны на Дальнем Востоке. На юге Дальнего Востока они формируют основу пойменной лесной растительности Амура (Ахтямов, 2001). Ивняки занимают острова низкого и среднего уровня (0.7–1.2 м), отмечены на суглинистых аллювиях в тыловых

частях островов и по старичным понижениям. В Охотии леса из ивы Шверина менее распространены, в поймах крупных рек бассейна р. Тауй отмечены полидоминантные разнотравно-злаковые ивняки (Полежаев, 2005).

В пойменных лесах Магаданской обл. с использованием флористической классификации выделены ассоциации *Salicetum schwerinii* Sinelnikova 1995, *Elymo-Chosenietum arbutifoliae* Sinelnikova 1995 и *Chosenio-Populetum suaveolentis* Sinelnikova 1995, отнесенные к союзу *Chosenion arbutifoliae* Sinelnikova 1995 и порядку *Populetalia laurifolia-suaveolentis* Mirkin et al. 1986 класса *Salicetea purpurea* Moog 1958. Пойменные лиственничники отнесены к ассоциации *Equiseteto-Laricetum cajanderi* Sinelnikova 1995 и союзу *Rosovicularis-Laricetum cajanderi* Sinelnikova 2016 класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss et Vlieger 1939. (Синельникова, 1995, 2016).

Показатели разнообразия растительности являются ее фундаментальными характеристиками. Различают α -разнообразии (разнообразии видов в пределах фитоценоза) и β -разнообразии (разнообразии растительных сообществ) (Розенберг, 2010). Мерой β -разнообразия является количество типов сообществ (низших единиц классификации растительности). В геоботанике наибольшее распространение для оценки α -разнообразия получили видовое богатство (число видов на ПП) и показатели выравненности: индекс Шеннона (H) и индекс Пиелу (E) — отношение индекса Шеннона к его теоретически возможному максимальному значению (Pielou, 1975; Левич, 1980; Василевич, 2009, 2015, 2017, 2018; Розенберг, 2010; Василевич, Кессель, 2017).

Цель настоящей работы — проанализировать видовое и ценогическое разнообразие пойменных лесов Северной Корьякии и сопредельных районов северо-востока Магаданской обл. и юга Чукотского АО, выявить их связь с условиями местообитания и положением сообществ в сукцессионных рядах. В задачи настоящего исследования входили геоботаническая характеристика пойменных лесов севера Корьякского округа, определение количественных показателей видового и ценогического разнообразия и их анализ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Природные условия районов исследований. Исследования проведены в долинах рек Колымы, Омолон и Олой (Тенькинский и Среднеканский р-ны Магаданской обл. и Билибинский р-н Чукотского АО), в среднем течении р. Анадырь (Анадырский р-н Чукотского АО) и на севере Корьякского округа — в долинах рек Пенжинны, Белой, Ичигинновья, Тыклавая, Каталянайвая, Евъинновья, Вывенки, Ветвей, Тылгавая,



Рис. 1. Район исследований.

Пылговаям (Пенжинский и Олюторский р-ны Камчатского края) (рис. 1).

Для долины р. Колымы и ее притоков характерен континентальный климат с суровой продолжительной (220 дней) зимой; средняя температура января достигает -38.3°C , июля $+15.1^{\circ}\text{C}$. Среднее течение р. Анадырь находится в области умеренно-континентального климата; средняя температура января составляет -32°C , июля $+14^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков -307 мм, продолжительность безморозного периода $-90-95$ дней. Долина р. Пенжины изолирована от влияния Берингова моря; здесь климат континентальный, с продолжительной холодной зимой и коротким теплым летом. Средняя температура февраля составляет -25°C , июля $+13, +14^{\circ}\text{C}$. Vegetационный период $-100-110$ дней. Сумма активных температур $-800-900^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков -250 мм. В среднем течении р. Пенжины (пос. Аян-ка и Слаутное) климат более суровый, чем в ее низовьях (пос. Каменское и Манилы), находящихся под влиянием Охотского моря. Повсеместно распространена многолетняя мерзлота.

В межгорной депрессии Парапольский Дол, расположенной между Корякским нагорьем и Пенжинским хребтом, климат умеренно-континентальный. Средняя температура февраля равна $-17, -20^{\circ}\text{C}$, июля $+11, +13^{\circ}\text{C}$. Сумма активных температур $-650-750^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков -300 мм. В бассейне р. Вывенки климат континентальный, зима продолжительная (230 дней). Средняя температура января составляет -22°C ;

июля $+10, +12^{\circ}\text{C}$. Vegetационный период $-около$ 100 дней. Годовая сумма осадков $-500-600$ мм (Кондратюк, 1974).

По геоботаническому районированию (Нешатаева и др., 2020) районы исследований относятся к Корякской горной провинции Берингийской лесотундровой области и Колымской горной провинции подобласти Светлохвойных лесов Евразийской таежной области. Зональная растительность представлена стланиковыми и кустарниковыми сообществами, образованными кедровым стлаником (*Pinus pumila*), ольховником кустарниковым (*Alnus fruticosa*) и березкой Миддендорфа (*Betula middendorffii*). Лесная растительность встречается в долинах крупных рек и представлена пойменными тополевыми (тополем душистым), чозенниками (чозенией толокнянколистной и ивняками (ивой удской, ивой Шверина), реже ольшаниками из ольхи пушистой. На юго-востоке Корякского нагорья в приморских районах до высот $100-250$ м над ур. моря встречаются каменноберезовые рощи (береза Эрмана (*Betula ertmanii*)). На высоких надпойменных террасах распространены ерниковые тундры, образованные березкой тощей (*Betula exilis*) и кустарничками. В переувлажненных депрессиях развиты осоково-пушицевые (осока траурная (*Carex lugens*), осока шаровидная (*C. globularis* L.), пушица влагалитная (*Eriophorum vaginatum* L.)), кочкарники с участием морошки (*Rubus chamaemorus* L.), подбела обыкновенного (*Andromeda polifolia* L.), клюквы мелкоплодной (*Oxycoccus microcarpus*) и мхи (сфагнум ленский (*Sphagnum lenense*), сфагнум

Руссова (*S. russowii*), аулакомниум болотный (*Aulacomnium palustre*), дикранум удлинённый (*Dicranum elongatum*). В горах до 400–500 м преобладают сообщества кедрового стланика в сочетании с кустарничковыми (голубикой обыкновенной (*Vaccinium uliginosum* L.), брусничкой обыкновенной (*V. vitis-idaea* L.)), багульником стелющимся (*Ledum decumbens*), водяникой черной (*Empetrum nigrum* L.) и ягельными (кладонией лесной (*Cladonia arbuscula*), кладонией оленьей (*C. gan-giferina* L.), кладонией звездчатой (*C. Stellaris*) и др.) тундрами. На высотах 500 м и выше, на крутых склонах, вершинах и гребнях хребтов, преобладают каменистые осыпи и россыпи с разреженными группировками петрофитов и пятнами накипных эпилитных лишайников.

Методы полевых исследований. Использовали детально-маршрутные методы с закладкой пробных площадей (ПП) размерами 20 × 20 м. В поймах рек на севере Корякского округа было заложено 30 ПП, на северо-востоке Магаданской обл. и юге Чукотского АО – 147 ПП. Таксацию древостоев проводили глазомерно-инструментальным методом. Применяли оптический высотомер, возрастной бур Пресслера и рулетку. На каждой ПП выявляли полный видовой состав сосудистых растений, мохообразных и лишайников; определяли проективное покрытие для каждого вида и яруса, сомкнутость древостоя, среднюю и максимальную высоту и диаметр деревьев по элементам леса, высоту и сомкнутость подроста и подлеска. На каждой ПП закладывали 5–10 почвенных прикопок глубиной 0.3 м и почвенный разрез глубиной 0.7–1.5 м, выполняли описание почвенного профиля. Определяли мощность и характер генетических почвенных горизонтов и их характеристики, в т.ч. мощность свежего наилка, являющегося показателем аллювиальности.

Поймы крупных рек включают несколько уровней: низкая пойма (высота 0.5–1.2 м над уровнем воды в межень), средняя пойма (1.2–2.5 м), высокая пойма (2.5–3.5 м). Для каждой ПП устанавливали превышение уровня пойменной террасы над уровнем воды в реке в межень (далее – уровень террасы). Этот показатель косвенно характеризует поемность – длительность затопления во время половодья. Косвенным показателем уменьшения поемности и аллювиальности также является развитие кустарничкового и мохового ярусов.

Эколого-фитоценологическая классификация пойменных лесов Северной Корякии и Камчатки разработана нами ранее (Нешатаева, 2009; Нешатаева и др., 2017, 2018). Принципы классификации лесной растительности В.Н. Сукачёва (1951) приняты в качестве национального стандарта РФ (ГОСТ 18486-87, Лесоустроительная ..., 2018). Основной единицей классификации является *тип лесорастительных условий* (ЛРУ), который выде-

ляется по почвенно-гидрологическим и высотнопоясным условиям, индикаторами которых являются доминанты и экологические группы растений. В системе фитоценологической номенклатуры типу ЛРУ соответствует *цикл ассоциаций*, а его подчиненным синтаксонам – *серия ассоциаций* (Нешатаев, 2001). Согласно В.Н. Сукачёву (1945) и его последователям (Гельтман, 1982 и др.), для каждого типа леса может быть выделена одна или несколько ассоциаций (или субассоциаций), отражающих варьирование фитоценозов в пределах типа леса, обусловленное возрастными изменениями сомкнутости и продуктивности древостоя, вариациями эдафических условий, освещенности и др. Классификацию ЛРУ проводили путем упорядочивания геоботанических описаний ПП по степени увлажнения, поемности и аллювиальности местообитаний. Затем описания группировали в фитоценологических таблицах по сходству ЛРУ и индицирующих их видов растений и выделяли серии ассоциаций. В пределах серий выделяли ассоциации с учетом преобладающих видов древесного яруса. Латинские названия синтаксонов даны в соответствии с Проектом Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев, 2001). Номенклатура видов сосудистых растений приведена по работе (Сосудистые ..., 1985–1996), мохообразных – (Ignatov et al., 2006), лишайников – (Andreev et al., 1996). Методическое руководство “Классификация и диагностика почв России” (2004) послужило источником для номенклатуры почв. При характеристике синтаксонов использовали средние арифметические и их стандартные ошибки, равные корню квадратному из частного от деления дисперсии на количество ПП, отнесенных к данному синтаксону.

Методы оценки видового разнообразия. Разнообразии сообществ пойменных лесов оценивали по следующим показателям: 1) число видов, встреченных в каждом ярусе, в составе внеярусной растительности (эпифиты) и в целом для всего сообщества; 2) индекс Шеннона, рассчитанный для древостоя и подроста, подлеска, травяно-кустарничкового (ТКЯ) и мохово-лишайничкового (МЛЯ) ярусов, сумма индексов Шеннона для всех ярусов;

$H = - \sum p_i^* \log_2 p_i$, $i = 1 \dots N$, где p_i – вероятность i -ого события из полной группы событий, когда $\sum p_i = 1$, в геоботанике соответствует проективному покрытию или сомкнутости крон по ярусам, выраженным в долях от 1;

3) индекс выравненности Пиелу (Pielou, 1975), рассчитанный для каждого яруса и в целом для всего сообщества. Индекс выравненности E рассчитан по формуле:

$E = H/H_{\max}$, где H_{\max} – теоретически возможное максимальное значение H -функции, наблюдаемое при одинаковом проективном покрытии

всех N видов, встречаемых в сообществе, и в общем проективном покрытии, равном 100%:

$$H_{\max} = -N(1/N)(\log_2 1/N) = -(\log_2 1 - \log_2 N) = \\ = -(0 - \log_2 N) = \log_2 N.$$

Следует отметить, что в одновидовых ярусах ($N = 1$) или при их отсутствии ($N = 0$) в формуле выравнивания возникает деление на 0 ($\log_2 1 = 0$) или на пустое множество ($\log_2 0 \in \emptyset$). В этом случае индекс выравнивания мы рассматриваем как предел, к которому стремится H/H_{\max} при условии, что он лежит в области значений от 0 до 1. Поэтому:

$$\text{при } N \rightarrow 1; \log_2 N \rightarrow 0; E \rightarrow \infty \text{ и } 0 < E < 1 \Rightarrow \lim E = 1;$$

$$\text{при } N \rightarrow 0; \log_2 N \rightarrow -\infty; E \rightarrow -1 \text{ и } 0 < E < 1 \Rightarrow \lim E = 0.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в изученных сообществах пойменных лесов на 177 ПП отмечено 205 видов (не считая эпифитов), из них деревьев – 14, кустарников – 23, кустарничков – 3, трав – 118, эпигейных мохообразных – 36, эпигейных лишайников – 3. На пробной площади (400 м²) встречается от 4 до 43 видов, среднее число видов на ПП – 11. Распределение числа видов и индексов Шеннона и Пиелу по сериям ассоциаций приведены в таблице 1.

Анализ структуры древостоев и видового состава сообществ, отражающих условия местообитания, позволил выявить ценотическое разнообразие пойменных лесов районов исследований, представленное 6 формациями и 19 ассоциациями. Из них 15 ассоциаций были описаны ранее (Тихомиров, 1935; Воробьев, 1937; Колесников, 1937; Биркенгоф, 1938; Васильев, 1956; Балмасова, Нешатаева, 1994; Нешатаева, 2009; Нешатаева и др., 2002, 2017, 2018), четыре ассоциации выделены по материалам исследований 2021 г. Ассоциации объединены в 5 серий, в зависимости от условий местообитания и динамического статуса сообществ.

Ниже приведена краткая характеристика серий ассоциаций, расположенных в порядке продвинутой сукцессии в ходе аллювиальной сукцессии, обусловленной понижением базиса эрозии и, соответственно, уровня воды в реке и грунтовых вод по отношению к поверхности, на которой расположено сообщество. Сомкнутость ярусов, суммы проективных покрытий травяно-кустарничкового (ТКЯ) и мохово-лишайникового (МЛЯ) ярусов, число видов по ярусам и их сумма, а также индексы Шеннона и Пиелу для каждой серии ассоциаций приведены в таблице 1. При геоботанической характеристике серий ассоциаций

константными мы считали виды, встречаемые в сообществах данной серии на 50% и более ПП.

Серия ассоциаций *Oligoherbosa* – редкотравная (20 ПП). Включает три корреспондирующие ассоциации: *Salicetum schwerinii oligoherbosum* – ивняк из ивы Шверина редкотравный, *Chosenietum oligoherbosum* – чозенник редкотравный, *Populetum suaveolentis* – тополевик редкотравный. Сообщества описаны на участках со свежими песчано-галечными наносами, не успевающими зарастать в силу периодического поступления свежего аллювия. Средний уровень террасы – 1.6 ± 0.1 м (0.6–2.5). Почвы аллювиальные слоистые с фрагментами дерново-аллювиальных грунтово-глеевые сильно- и среднескелетные. Древостой разного возраста, высотой 10.8 ± 1.2 м (3–24). Здесь и далее для высоты древостоя и уровня террасы даны средние значения \pm стандартная ошибка и размах варьирования. В подлеске константных видов нет. ТКЯ редкий, с покрытием 0.2–20%, константны злаки: вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*) и пырейник длинноколосый (*Elymus macrourus*). Всего на 20 ПП отмечено 55 видов (здесь и далее – без учета ствольных эпифитов). В сообществах серии отмечено от 5 до 11 видов на ПП.

Серия ассоциаций *Calamagrostidosa purpureae* – вейниковая (95 ПП). Включает шесть ассоциаций: *Alnetum hirsutae calamagrostidosum* – ольшаник вейниковый, *Salicetum udensis calamagrostidosum* – удскоивняк вейниковый, *Salicetum schwerinii calamagrostidosum* – швериноивняк вейниковый, *Laricetum cajanderi calamagrostidosum* – лиственничник вейниковый, *Populetum suaveolentis calamagrostidosum* – тополевик вейниковый и *Chosenietum calamagrostidosum* – чозенник вейниковый. Сообщества вейниковой серии занимают средние и высокие уровни террас с превышением 2.1 ± 0.1 м (0.8–4.0 м). Почвы дерново-аллювиальные грунтово-глеевые сильно- и среднескелетные. Древостой разновозрастный, высотой 17.8 ± 0.6 м (5–27 м), в подлеске константна смородина печальная (*Ribes triste*). Сомкнутость подлеска менее 50%. ТКЯ высотой около 1 м, его общее проективное покрытие от 30 до 90%, доминирует вейник пурпурный. Мхи встречаются на 35% ПП, их среднее покрытие менее 2%. На 95 ПП отмечено 155 видов растений. В сообществах серии зафиксировано от 4 до 40 видов на ПП, в среднем 11 видов. Наибольшее число видов (15–40) отмечено для чозенника вейникового, обогащенного видами высокотравья: недоспелкой копьевидной (*Cacalia hastata* L.), волжанкой двудомной (*Aruncus dioicus*). Наряду с этими эуτροφными видами в сообществах встречаются также олиготрофные кустарнички: водяника черная (*Empetrum nigrum* L.), голубика обыкновенная, брусника обыкновенная, заселяющие отложения крупнопесчаного аллювия прошлых лет.

Таблица 1. Показатели разнообразия пойменных лесов севера Корякского округа и северо-востока Магаданской области

| Показатели | Серия ассоциаций | | | | | | | | | |
|------------------------------------|----------------------|------|--------------------------|------|--------------------------|------|--------------------------------|------|----------------------------|-----|
| | <i>Oligo-herbosa</i> | | <i>Calamagros-tidosa</i> | | <i>Fruticoso-Herbosa</i> | | <i>Calamagrostidoso-Alnosa</i> | | <i>Herboso-Hylocomiosa</i> | |
| | Количество ПП | | | | | | | | | |
| | 20 | | 95 | | 49 | | 8 | | 5 | |
| | М | SE | М | SE | М | SE | М | SE | М | SE |
| Сомкнутость древесного яруса, % | 60 | 3.4 | 59.2 | 1.6 | 58 | 2 | 54 | 4 | 46 | 7.2 |
| Количество видов ДЯ | 2.9 | 0.2 | 2.5 | 0.1 | 2.5 | 0.1 | 2.5 | 0.3 | 2.2 | 0.4 |
| Индекс Шеннона ДЯ | 1.1 | 0.1 | 0.9 | 0.01 | 0.9 | 0.05 | 0.9 | 0.1 | 0.7 | 0.2 |
| Индекс Пилу ДЯ | 0.8 | 0.01 | 0.8 | 0.01 | 0.7 | 0.03 | 0.7 | 0.1 | 0.6 | 0.1 |
| Сумма сомкнутости крон подлеска, % | 0.7 | 0.5 | 12.9 | 1.4 | 12 | 2 | 73 | 4.4 | 19 | 8.2 |
| Количество видов подлеска | 0.7 | 0.2 | 2.2 | 0.2 | 2.2 | 0.3 | 3.5 | 0.4 | 3.8 | 0.9 |
| Индекс Шеннона для подлеска | 0 | 0.01 | 0.4 | 0.01 | 0.3 | 0.1 | 0.8 | 0.1 | 0.4 | 0.2 |
| Индекс Пилу для подлеска | 0.3 | 0.1 | 0.5 | 0.01 | 0.4 | 0.1 | 0.5 | 0.1 | 0.2 | 0.2 |
| Сумма покрытий видов ТЯ, % | 14 | 1.6 | 58.5 | 1.6 | 42 | 2.5 | 50 | 6.9 | 26 | 8.9 |
| Количество видов ТЯ | 3.2 | 0.3 | 5.4 | 0.4 | 6.2 | 0.8 | 4.5 | 1.3 | 8.6 | 2.4 |
| Индекс Шеннона ТЯ | 0.5 | 0.01 | 1 | 0.01 | 1.0 | 0.1 | 0.9 | 0.2 | 0.9 | 0.2 |
| Индекс Пилу ТЯ | 0.4 | 0.1 | 0.6 | 0.01 | 0.6 | 0.03 | 0.6 | 0.1 | 0.3 | 0.1 |
| Сумма покрытий видов МЯ, % | 0.5 | 0.5 | 1.4 | 0.5 | 3.1 | 1.2 | 0.9 | 0.5 | 46 | 7.1 |
| Количество видов МЯ | 0.2 | 0.1 | 1.2 | 0.2 | 1.2 | 0.3 | 1.3 | 0.6 | 5.6 | 1.1 |
| Индекс Шеннона МЯ | 0 | 0.01 | 0.1 | 0.01 | 0.1 | 0.04 | 0.1 | 0.01 | 1.2 | 0.2 |
| Индекс Пилу МЯ | 0 | 0.01 | 0.1 | 0.01 | 0.1 | 0.03 | 0 | 0.01 | 0.5 | 0.1 |
| Количество видов всех ярусов | 6.9 | 0.4 | 11.3 | 0.7 | 12 | 1.2 | 12 | 2.1 | 20 | 3.8 |
| Сумма индексов Шеннона | 1.6 | 0.1 | 2.4 | 0.1 | 2.5 | 0.1 | 2.6 | 0.2 | 3.2 | 0.4 |
| Средний индекс Пилу по всем ярусам | 0.4 | 0.01 | 0.5 | 0.01 | 0.5 | 0.02 | 0.5 | 0.1 | 0.4 | 0.1 |
| Уровень террасы | 1.6 | 0.1 | 2.1 | 0.1 | 1.9 | 0.01 | 2.6 | 0.01 | 3.3 | 0.3 |

Примечание. М – среднее значение, SE – стандартная ошибка.

Серия ассоциаций *Fruticoso-Herbosa* – кустарниково-травяная (49 ПП). Включает пять ассоциаций: *Salicetum udensis fruticoso-herbosum* – удскоивняк кустарниково-травяной, *Salicetum schwerinii fruticoso-herbosum* – швериноивняк кустарниково-травяной, *Laricetum cajanderi fruticoso-herbosum* – лиственничник кустарниково-травяной, *Populetum*

suaveolentis fruticoso-herbosum – тополевик кустарниково-травяной и *Chosenietum fruticoso-herbosum* – чозенник кустарниково-травяной. Уровень террасы – 1.9 ± 0.1 м (0.8–3.2). Почва дерново-аллювиальная песчано-галечная или супесчано-галечная грунтово-глеевая сильноскелетная. Возраст и состав древесного яруса (ДЯ) сильно варьирует, его

высота — 14.3 ± 1.0 м (4–26 м). Подлесок (сомкнутость менее 50%) образован низкими кустарниками (высотой 0.6–1.2 м). Часто встречаются смородина печальная (*Ribes triste*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*). В полидоминантном ТКЯ единственный константный вид — вейник пурпурный, его среднее покрытие 12%, оно варьирует от 1 до 25%, но он не является доминантом в сообществах серии. С покрытием до 20–30% встречаются недоспелка копьевидная, иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium* L.), пырейник смешиваемый (*Elymus confusus*), пырейник длинноколосый, хвощ луговой (*Equisetum pratense*), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.). Мхи произрастают на валеже и приствольных повышениях с покрытием менее 1%. Общее число видов, встреченных на 49 ПП, — 138. Число видов на ПП варьирует от 4 до 43, среднее — 12. Наибольшее число видов (39 и 43) отмечено в чозенниках с обильной недоспелкой копьевидной, индицирующей наиболее богатые почвы лесных пойм в районах исследований. Здесь, как и в чозеннике вейниковом с недоспелкой копьевидной, наряду с эутрофными видами встречаются олиготрофные кустарнички, заселяющие отложения крупнопесчаного аллювия прошлых лет.

Серия ассоциаций *Alnosa fruticosae* — ольховниковая (8 ПП). Включает две ассоциации: *Populetum suaveolentis calamagrostidoso-alnosa fruticosae* — тополевик вейниково-ольховниковый и *Chosenietum alnosa fruticosae* — чозенник ольховниковый. Сообщества серии занимают более высокие уровни, чем сообщества серии *Calamagrostidosae*, они приурочены к пойменным террасам, расположенным на высоте 2.6 ± 0.01 м (2.5–2.7 м) над уровнем воды в межень. Почвы дерново-аллювиальные грунтово-глеевые сильно- и средне-скелетные. Высота ДЯ — 21 ± 0.7 м (20–24 м), возраст — 60–75 лет. Сомкнутость подлеска более 50%; в нем преобладает ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*) высотой 2.5–3.5 м; константны смородина печальная, шиповник иглистый. В ТКЯ доминирует вейник пурпурный, константна княженика обыкновенная (*Rubus arcticus* L.). Покрытие мхов менее 2%. Всего на 8 ПП встречено 37 видов. Число видов на ПП варьирует от 6 до 21, среднее — 12.

Серия ассоциаций *Herboso-Hylocomiosa* — травяно-зеленомошная (5 ПП). Представлена тремя ассоциациями: *Salicetum schwerinii herboso-hylocomiosum* — шверинойвняк травяно-зеленомошный, *Populetum suaveolentis herboso-hylocomiosum* — тополевик травяно-зеленомошный, *Chosenietum herboso-hylocomiosum* — чозенник травяно-зеленомошный. Уровень террасы — 3.3 ± 0.3 м (3.2–3.6 м). Местобитания краткопойменные, слабо аллювиальные. Почва — подбур грубогумусированный на песчано-галечных аллювиальных отложениях, сильноскелетный. Описания выполнены в верховьях рек, на

границе с горными тундрами и лиственничными редколесьями. Возраст древостоев — более 50 лет. Высота ивняков — 3–4 м, тополевику — до 15 м, чозенников — 7 м. В континентальных районах Колымского нагорья, верхнем и среднем течении р. Пенжины для сообществ серии характерно присутствие в древостое лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*). Подлесок редкий или средней сомкнутости (менее 20%), константны курильский чай (*Potentilla fruticosa* L.) и ива мохнатая (*Salix lanata* L.). ТКЯ злаково-разнотравный, константны вейник краснеющий (*Calamagrostis purpurascens*), мятлик арктический (*Poa arctica*), княженика обыкновенная, голубика обыкновенная; доминируют вейник пурпурный, волоснец аянский (*Elymus ajanensis*), грушанка мясо-красная (*Pyrola incarnate*). Характерен развитый МЛЯ, его среднее покрытие 43% (варьирует от 15 до 60%); константны бореальные и субарктические виды мхов: аулакомниум вздутый (*Aulacomnium turgidum*), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberii*), поля поникшая (*Pohlia nutans*), саниония крючковатая (*Sanionia uncinata*). В качестве доминанта отмечен плевроциум Шребера, иногда обильен гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*). На 5 ПП отмечено 55 видов. Число видов на ПП варьирует от 10 до 26, среднее — 20 видов.

Серии ассоциаций пойменных лесов расположены в порядке уменьшения поемности и аллювиальности: 1 — редкотравная; 2 — вейниковая; 3 — кустарниково-травяная; 4 — ольховниковая; 5 — травяно-зеленомошная. В этом ряду наблюдается последовательное изменение структуры фитоценозов от редкотравных молодняков на свежих аллювиях к лесам вейниковой серии и далее к серии кустарниково-травяной и ольховниковой (рис. 2). В последнем звене этого ряда, по мере выхода сообщества из поемного режима, находятся наиболее сукцессионно-продвинутые леса травяно-зеленомошной серии с развитыми кустарниковым, травяным и моховым ярусами, нередко с участием лиственницы Каяндера или кедрового стланика (рис. 2). По составу и структуре они приближаются к северотаежным белоберезовым и лиственничным лесам Северо-Востока, а в Берингийской лесотундровой области — к ерниковым тундрам и кедровым стланикам.

В рассматриваемом эколого-динамическом ряду сообществ происходит увеличение видового богатства и разнообразия от редкотравной серии к травяно-зеленомошной, что проявляется в увеличении числа видов во всех ярусах (рис. 3, табл. 1) и в увеличении значения индекса Шеннона (рис. 4, табл. 1). При этом максимальное разнообразие ТКЯ наблюдается в кустарниково-травяной серии; а в более продвинутых в сукцессионном ряду ольховниковой и травяно-зеленомошной сериях оно ниже (рис. 5). Таким образом, увеличение разнообразия идет за счет формиро-



Рис. 2. Изменение ценотической структуры пойменных лесов в ряду уменьшения поемности и аллювиальности, отрезки с точкой – стандартная ошибка. Условные обозначения: ярусы: ДЯ – древесный, КЯ – кустарниковый, ТЯ – травяно-кустарниковый, МЯ – мохово-лишайниковый; серии ассоциаций: РДТ – редкотравная; В – веииковая; КТР – кустарниково-травяная; ОЛ – ольховниковая; МХ – травяно-зеленомошная.

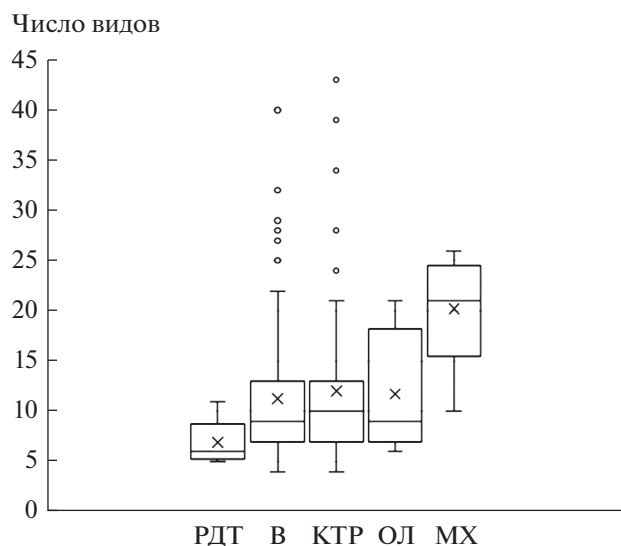


Рис. 3. Изменение числа видов в сообществах пойменных лесов в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения: крестик посередине прямоугольника – среднее арифметическое, линия чуть выше или ниже крестика – медиана, нижняя и верхняя грани прямоугольника соответствуют первому и третьему квартилю, расстояние между 1-м и 3-м квартилем – межквартильный размах, горизонтальные черточки на конце “усов” – максимальное и минимальное значения (без учета выбросов), отдельные точки – выбросы, т.е. значения, выходящие за пределы 1.5 межквартильных значений размаха от ближайшего квартиля; обозначения серий ассоциаций те же, что на рис. 2.

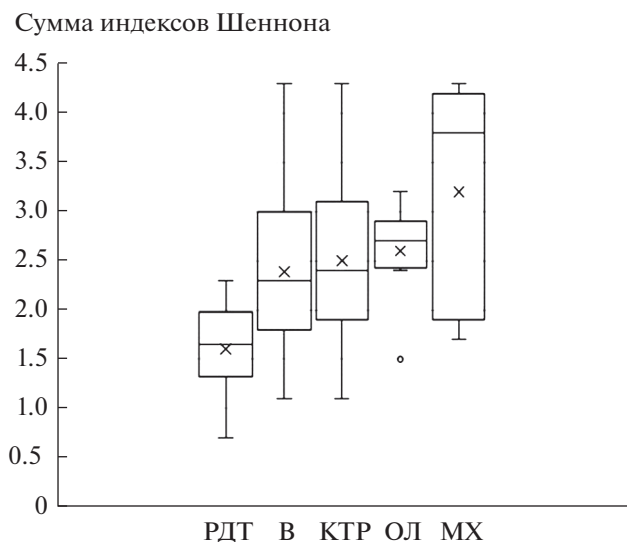


Рис. 4. Изменение суммы индексов Шеннона по всем ярусам в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения те же, что на рис. 2, 3.

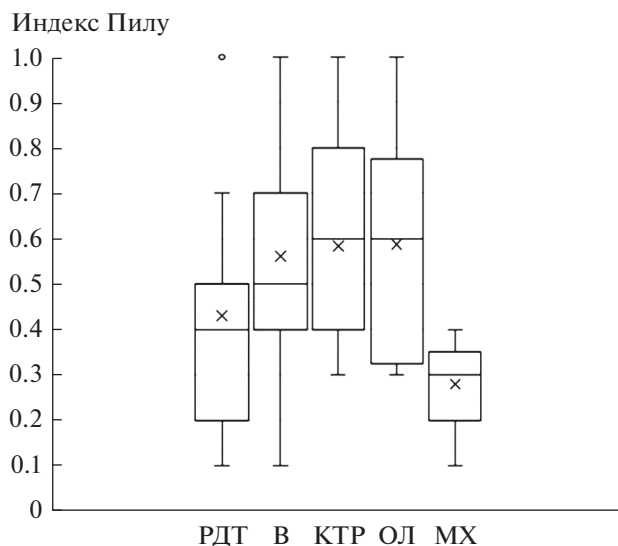


Рис. 6. Изменение индекса Пиелу для ТКЯ пойменных лесов в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения те же, что на рис. 2, 3.

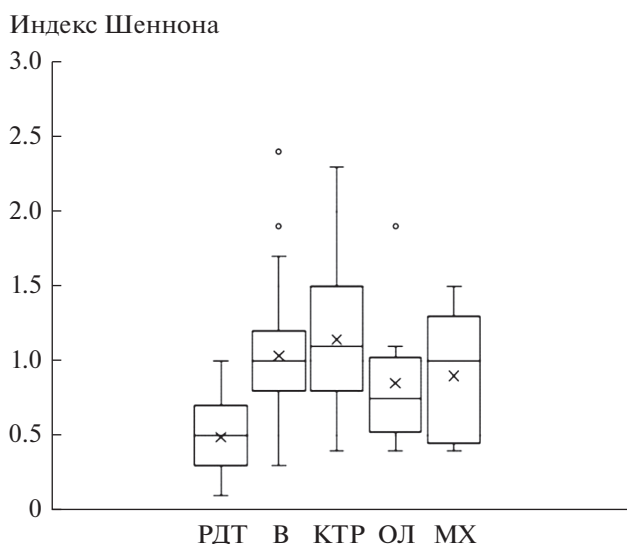


Рис. 5. Изменение индекса Шеннона для ТКЯ в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения серий ассоциаций те же, что на рис. 2, 3.

вания мохового и кустарникового ярусов (рис. 2) и увеличения их видового богатства (табл. 1).

Индекс Пиелу (E), рассчитанный как средний по ярусам, незначительно меняется в ходе аллювиальной сукцессии, принимая значения от 0.4 до 0.5 (табл. 1). В то же время неожиданным оказалось низкое значение этого индекса для ТКЯ травяно-моховой серии, по сравнению с индексами, рассчитанными для ТКЯ других серий (рис. 6). Это можно объяснить, во-первых, невысоким суммар-

ным покрытием видов ТКЯ и, во-вторых, наличием в нем хорошо выраженных доминантов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пойменные леса севера Корякского округа, северо-востока Магаданской обл. и юга Чукотского АО находятся близ северного предела распространения. Несмотря на сравнительно невысокое видовое богатство, они увеличивают общее разнообразие растительного покрова Северо-Востока РФ. На основе табличного анализа 177 геоботанических описаний приведена геоботаническая характеристика пойменных лесов, образованных чозенией, тополем душистым, ольхой пушистой, ивами удской и Шверина, лиственницей Каяндера, распространенных в долинах рек севера Корякского округа, северо-востока Магаданской области и юга Чукотского АО. На пробных площадях всего отмечено 205 видов растений, в том числе сосудистых 166 видов, мохообразных — 36, лишайников — 3. Сообщества пойменных лесов отнесены к шести формациям и 19 ассоциациям, объединенным в 5 серий. Серии расположены в эколого-динамическом ряду по степени ослабления поемного и аллювиального режимов: редкотравная (3 ассоциации) →вейниковая (6 ассоциаций) → кустарников-травяная (5 ассоциаций) → ольховниковая (2 ассоциации) → травяно-зеленомошная (3 ассоциации).

Ивняки из древовидных ив удской и Шверина, чозенники и тополевики встречаются в поймах рек на всей территории исследований. Ивняки образованы пионерными древесными породами, встречаются на низких участках прирусловой

поймы, подвержены регулярному длительному затоплению во время паводков. Чозенники приурочены к молодым галечникам, перекрытым тонким слоем песчаного аллювия; почвы под ними примитивные, маломощные. Чозениевые древостои с участием тополя душистого (до 2 единиц) приурочены к участкам пойм, подверженным кратковременному затоплению. Сукцессионная динамика идет по пути постепенного отмирания чозении и увеличения доли тополя в древостое. Тополевники встречаются на участках высокой поймы, вышедших из-под влияния регулярного затопления. Для них характерны аллювиальные дерновые почвы и дерново-подбуры (мощность почвенного профиля 35–55 см) на галечниках или песчано-галечных аллювиальных отложениях. По мере выхода сообществ из поемного режима формируются леса травяно-зеленомошной серии с развитыми кустарниковым, травяным и моховым ярусами; в континентальных районах с участием лиственницы, в приморских — кедрового стланика. Выражена меридиональная дифференциация пойменных лесов: пойменные лиственничники, а также тополевые, чозениевые и ивовые леса с участием в древостое лиственницы Каяндера распространены в континентальных районах Магаданской обл. и юга Чукотского АО, а на севере Корякского округа встречаются только в бассейне р. Пенжины, в ее верхнем течении. Ольховые леса из ольхи пушистой отсутствуют в континентальных районах севера Корякии и Магаданской обл., встречаясь лишь на Охотском побережье и в восточной части Корякского округа, испытывающей влияние Берингова моря. Ольховые леса приурочены к притеррасной пойме с мелкодисперсным аллювием.

Вычислены показатели видового разнообразия и выравненности для каждого из изученных сообществ. Наименьшим значением индекса Шеннона характеризуется пионерный чозенник редкотравный, встречающийся на молодых галечниках; а наибольшим значением этого индекса — тополевник травяно-зеленомошный, занимающий наиболее высокие уровни поймы. Остальные ассоциации показали промежуточные значения индекса Шеннона. Выявлена тенденция к увеличению показателей видового разнообразия в ходе аллювиальной сукцессии. Полученные данные позволяют предположить, что при уменьшении поемности и аллювиальности увеличивается видовое разнообразие сообществ.

Сообщества пойменных лесов имеют большое водоохранное и противоэрозионное значение, закрепляя берега нерестовых рек, создавая необходимые условия для поддержания численности лососевых рыб. Пойменные леса используются местным населением как источник древесины и недревесного сырья и нуждаются в охране.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахтямов М.Х.* Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2001. 138 с.
- Балмасова М.А., Нешатаева В.Ю.* Пойменные леса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Тр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. 1994. Вып. 16. С. 77–80.
- Биркенгоф А.Л.* Леса центральной части полуострова Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1938. № 6. 220 с.
- Бурцева Е.И., Десякина Л.И.* Геоботаническая карта долины р. Неры // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв. Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО. Т. 1. СПб., 1998. С. 231–232.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие в еловых лесах Европейской России // Ботанический журнал. 2015. Т. 100. № 12. С. 1249–1259. <https://doi.org/10.1134/S0006813615120017>
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие растительности // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16. № 4. С. 509–517.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие травяного яруса широколиственных лесов Северо-Запада Европейской России // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 8. С. 955–967.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие сообществ черноольховых лесов Северо-Запада Европейской России // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 7. С. 889–900. <https://doi.org/10.1134/S000681361707002X>
- Василевич В.И., Кессель Д.С.* Видовое разнообразие сообществ березовых и сероольховых лесов Северо-Запада России // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 5. С. 585–597. <https://doi.org/10.1134/S0006813617050015>
- Васильев В.Н.* Растительность Анадырского края. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1956. 218 с.
- Воробьев Д.П.* Растительность южной части побережья Охотского моря // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботан. 1937. Т. 2. С. 19–102.
- Гаращенко А.В.* Флора и растительность Верхнечарской котловины. Новосибирск: Наука, 1993. 280 с.
- Гельтман В.С.* Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1982. 326 с.
- ГОСТ 18486-87. Лесоводство. Термины и определения. Утвержден и введен в действие Постановлением Государственного Комитета СССР по стандартам от 10 декабря 1987 г. № 4445.
- Зархина Е.С.* Тополевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность, 1969а. С. 188–196.
- Зархина Е.С.* Чозениевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность, 1969б. С. 196–198.
- Зархина Е.С.* Фациальная структура дальневосточных тополеволиственных // Проблемы рационального лесопользования на Дальнем Востоке. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1986. С. 31–40.

- Исаев А.П., Кузнецова Л.В.* Растительность // Биоразнообразие ландшафтов Токинской котловины и хребта Токинский Становик. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. С. 142–189.
- Кабанов Н.Е.* Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток: Горно-таежная станция АН СССР, 1940.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Клюкин Н.К.* Климат // Север Дальнего Востока. Москва: Наука, 1970. С. 101–132.
- Колесников Б.П.* Чозения и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботан. 1937. Т. 2. С. 703–800.
- Кондратьев В.И.* Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат, 1974. 204 с.
- Котляров И.И.* Краткая характеристика лиственничников юга Магаданской области // Биологические проблемы Севера. Вып. 42. Магадан, 1971. С. 188–197.
- Куваев В.Б.* Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 1956. Т. 2. С. 132–186.
- Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: МГУ, 1980. 181 с.
- Лесостроительная инструкция. Утверждена приказом Минприроды России от 29 марта 2018 г. № 122. 42 с.
- Москалюк Т.А.* Структура и продуктивность лесов Северного Охотоморья. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 144 с.
- Нешатаев В.Ю.* Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д., Егоров А.А.* Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб, 2002. 164 с.
- Нешатаева В.Ю.* Растительность полуострова Камчатка. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 537 с.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кириченко В.Е.* Растительный покров территории Северной Корякии (Камчатский край) и ее геоботаническое районирование // Вестник СПбУ. Науки о Земле. 2020. Т. 65. № 2. С. 1–32.
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кораблев А.П., Катыгин П.Н.* Пойменные леса Пенжинского района Камчатского края // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 10. С. 1212–1239.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Откидач М.С.* Пойменные леса Паропольского участка Корякского заповедника (Пенжинский р-н Камчатского края) // Тр. Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. 2017. Вып. 5. С. 82–95.
- Осинов С.В.* Растительный покров таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 378 с.
- Полежаев А.Н.* Растительный покров побережья Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 644–666.
- Розенберг Г.С.* Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер // Самарская Лука. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.
- Синельникова Н.В.* Эколого-флористическая классификация пойменных лесов Магаданской области // Сибирский экологический журнал. 1995. № 4. С. 383–389.
- Синельникова Н.В.* Таежные лиственничные леса союза *Roso acicularis-Laricion cajanderi* all. пов. на северо-востоке России // Растительность России. 2016. № 28. С. 125–138.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л.; СПб.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Сукачев В.Н.* Типы лесов и типы лесорастительных условий. М.: Гослестехиздат, 1945. 37 с.
- Сукачев В.Н.* Основные принципы лесной типологии // Тр. Совещания по лесной типологии. М.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 7–19.
- Тихомиров Б.А.* Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. 1935. Т. 1. С. 85–112.
- Тюлина Л.Н.* Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с.
- Тюлина Л.Н.* Растительность западного побережья Камчатки // Тр. КИЭП ДВО РАН. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский, 2001. 302 с.
- Шелудякова В.А.* Чозения в Якутской АССР // Ботанический журнал. 1943. Т. 28. № 1. С. 30–34.
- Яровой М.И.* Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта // Советская ботаника. 1939. № 1. С. 21–40.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I.* Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. V. 99. № 2. P. 137–169.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. № 15. P. 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Krestov P.V.* Forest Vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East). Forest vegetation of Northeast Asia. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 2003. P. 93–180.
- Miyawaki A.* A general survey of Japanese vegetation // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Stiftung Rubel. Zurich, 1988. № 98. P. 74–99.
- Pielou E.C.* Ecological Diversity. N.Y.: Gordon & Breach Sci. Publ., 1975. 165 p.
- Qian H., Krestov P.V., Fu P., Wang Q., Song J.-S., Chourmouzis C.* Phytogeography of the Far East Asia. Forest vegetation of Northeast Asia. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2003. P. 51–91.

Species and Coenotic Diversity of the Floodplain Forests' Communities in the North-East of Russia

V. Yu. Neshatayev¹ *, V. Yu. Neshatayeva², N. V. Sinelnikova³, and K. I. Skvortsov²

¹Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy In. 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

²Komarov Botanical Institute of the RAS, Professor Popov st. 2, Saint Petersburg, 197376 Russia

³Federal State Institution of Science Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the RAS, Portovaya st. 18, Magadan, 685000 Russia

*E-mail: vneshatayeva@binran.ru

In order to study the species diversity of the floodplain forests' communities in the North-East of the Russian Federation, 177 geobotanical descriptions were used, made in the north of the Koryak district, the north-east of the Magadan region and the south of the Chukotka Autonomous Okrug. The work aims at analysing the species and coenotic diversity of the floodplain forests depending on the habitat conditions and their position in the successional series. Geobotanical characteristics of communities in chosenia (*Chosenia arbutifolia*), poplar (Mongolian poplar (*Populus suaveolens*)), willow (*Salix udensis*, narrow-leaf willow (*S. schwerinii*)) and alder (grey alder (*Alnus hirsuta*)) forests was performed using an ecological-phytocenotic classification. The coenotic diversity of floodplain forests is represented by 19 associations, grouped into 5 series. The characteristics of the floristic composition and structure of the floodplain forests' communities were given, the Shannon and Pielou indices were calculated, as well as the average indicators of species richness, projective coverage of species and density of layers. Compared to the forests of the Kamchatka Peninsula, the floodplain forests of the Russia's North-East were characterised by low syntaxonomic diversity and represented by floristically depleted communities; the structure and dynamics of floodplain forests' communities are being discussed. The indicators of species diversity and uniformity were calculated for each of the studied communities. The lowest value of the Shannon index was characteristic for the pioneer chosenia communities with sparse grass cover, found on recent pebble beds; and the highest value was found in green-moss-grassy poplar forests, which occupied the highest elevations of the floodplain. The rest of the associations showed intermediate values of the Shannon index. A trend towards an increase in species diversity over the course of alluvial succession was revealed. The obtained data suggest that over the course of succession changes associated with moving further from the floodplain and alluvial habitats, an increase in the species diversity of communities can be observed.

Keywords: species diversity, species richness, uniformity, chosenia, Mongolian poplar, *Salix udensis*, narrow-leaf willow, grey alder, Russia's North-East.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the Komarov Botanical Institute of the RAS № 121032500047-1 "Vegetation of the European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, organisation principles". The field studies were supported by the RFBR: project № 19-05-00805-a.

REFERENCES

- Akhtyamov M.K., *Tsenotaksonomiya priruslovykh ivovykh, ivovo-topolevykh i uremnykh lesov poimy reki Amur* (Cenotaxonomy of near-channel willow, willow-poplar and urema forests of the floodplain of the Amur River), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, 138 p.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I., Checklist of lichens and lichenicocous fungi of the Russian Arctic, *The Bryologist*, 1996, Vol. 99, No. 2, pp. 137–169.
- Balmasova M.A., Neshataeva V.Y., Poimennye lesa (Floodplain forest), *Rastitel'nost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka)*, Tr. Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN, 1994, Vol. 16, pp. 77–80.
- Birkengof A.L., *Lesa tsentral'noi chasti poluostrova Kamchatki* (Forests of the central part of the Kamchatka Peninsula), Moscow, Leningrad: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1938, 220 p.
- Bortseva E.I., Destyakina L.I., Geobotanicheskaya karta doliny r. Nery (Geobotanical map of the Nera river valley), *Problemy botaniki na rubezhe XX–XXI vv.* (Challenges of botany at the turn of the XX–XXI centuries), Saint Petersburg, Proc. of II(X) of Russian Botanical Society Meeting, Saint Petersburg, Vol. 1, pp. 231–232.
- Garashchenko A.V., *Flora i rastitel'nost' Verkhnecharskoi kotloviny (Severnoe Zabaikal'e)* (Flora and vegetation of the Verkhnecharskaya basin (Northern Transbaikalia)), Novosibirsk: VO "Nauka". Sibirskaya izdatel'skaya firma, 1993, 280 p.
- Gel'tman V.S., *Geograficheskii i tipologicheskii analiz lesnoi rastitel'nosti Belorussii* (Geographical and typological analysis of forest vegetation in Belarus), Minsk: Nauka i tekhnika, 1982, 326 p.
- GOST 18486–87.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al., Checklist of mosses of East Europe and North Asia, *Arctoa*, 2006, No. 15, pp. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
- Isaev A.P., Kuznetsova L.V., Rastitel'nost' (Vegetation), In: *Bioraznoobrazie landshaftov Tokinskoi kotloviny i khrebt Tokinskii Stanovik* (Biodiversity of the landscapes of the Tokinskaya basin and the Tokinsky Stanovik range), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2010, pp. 142–189.

- Kabanov N.E., *Lesnaya rastitel'nost' Sovetskogo Sakhalina* (Forest vegetation of Soviet Sakhalin), Vladivostok: Gornotaezhnaya stantsiya AN SSSR, 1940, 210 p.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Klyukin N.K., *Klimat* (Climate), In: *Sever Dal'nego Vostoka* (North of the Far East), Moscow: Nauka, 1970, pp. 101–132.
- Kolesnikov B.P., *Chozeniya i ee tsenozy na Dal'nem Vostoke* (Chosenia and its cenoses in the Far East), *Tr. Dal'nevost. fil. AN SSSR. Ser. Botan.*, 1937, Vol. 2, pp. 703–800.
- Kondratyuk V.I., *Klimat Kamchatki* (Climate of Kamchatka), Moscow: Gidrometeoizdat, 1974, 204 p.
- Kotlyarov I.I., *Kratkaya kharakteristika listvennichnikov yuga Magadanskoi oblasti* (Brief description of larch forests in the south of the Magadan region), *Biologicheskie problemy Severa*, 1971, Vol. 42, pp. 188–197.
- Krestov P.V., *Forest Vegetation of Easternmost Russia* (Russian Far East). In: *Forest vegetation of Northeast Asia*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003, pp. 93–180.
- Kuvaev V.B., *Rastitel'nost' Vostochnogo Verkhoyan'ya* (Vegetation of Eastern Verkhoyansk), In: *Rastitel'nost' Krainego Severa i ee osvoenie* (Vegetation of the Far North and its opening), 1956, Vol. 2, pp. 132–186.
- Lesoustroitel'naya instruktsiya* (Forest management instruction), No. 122, 42 p.
- Levich A.P., *Struktura ekologicheskikh soobshchestv* (Structure of ecological communities), Moscow: MGU, 1980, 181 p.
- Miyawaki A., *A general survey of Japanese vegetation*, *Veroff. Geobot.*, Inst. ETH. Stiftung Rubel. Zurich, 1988, No. 98, pp. 74–99.
- Moskalyuk T.A., *Struktura i produktivnost' lesov Severnogo Okhotomor'ya* (Structure and productivity of forests in northern Okhotsk sea region), Vladivostok: Izd-vo DVO AN SSSR, 1988, 144 p.
- Neshataev V.Y., Potokin A.F., Tomaeva I.F., Dobrysh A.A., Chernyad'eva I.V., Potemkin A.D., Egorov A.A., *Rastitel'nost', flora i pochvy Verkhne-Tazovskogo gosudarstvennogo zapovednika* (Vegetation, flora and soils of Verkhne-Tazovsky State Reserve), Saint Petersburg, 2002, 164 p.
- Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Kirichenko V.E., *Rastitel'nyi pokrov territorii Severnoi Koryakii* (Kamchatskii krai) i ee geobotanicheskoe raionirovanie (Vegetation cover of the North of the Koryak Region (Kamchatsky Krai) and its geobotanical subdivision), *Vestnik SPbU. Nauki o Zemle*, 2020, Vol. 65, No. 2, pp. 1–32.
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Korablev A.P., P.N. K., *Poimennye lesa Penzhinskogo raiona Kamchatskogo kraja* (Floodplain forests of the Penzhinskii district, Kamchatka territory), *Botanicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 103, No. 10, pp. 1212–1239.
- Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Otkidach M.S., *Poimennye lesa Parapol'skogo uchastka Koryakskogo zapovednika* (Penzhinskii r-n Kamchatskogo kraja) (Floodplain forests of the Parapolsky section of the Koryaksky Reserve (Penzhinsky district of the Kamchatka Territory)), *Tr. Kronotskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika*, 2017, Vol. 5, No. 82–95.
- Neshataeva V.Y., *Rastitel'nost' poluostrova Kamchatka* (Vegetation of the Kamchatka Peninsula), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 537 p.
- Neshatayev V.Y., *Proekt Vserossiiskogo kodeksa fitotsenologicheskoi nomenklatury* (The project of the All-Russian Code of phytosociological nomenclature), *Rastitel'nost' Rossii*, 2001, No. 1, pp. 62–70.
- Osipov S.V., *Rastitel'nyi pokrov taehzno-gol'tsovykh landshaftov Bureinskogo nagor'ya* (Vegetation cover of taiga-bald peak landscapes of the Bureya Highlands), Vladivostok: Dal'nauka, 2002, 425 p.
- Pielou E.C., *Ecological Diversity*, N.Y.: Gordon & Breach Sci. Publ., 1975, 165 p.
- Polezhaev A.N., *Rastitel'nyi pokrov poberezh'ya Tauiskoi guby* (Vegetation cover of the coast of the Tauiskaya Bay), In: *Biologicheskoe raznoobrazie Tauiskoi guby Okhotskogo morya* (Biological diversity of the Tauiskaya Bay of the Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, pp. 644–666.
- Qian H., Krestov P.V., Fu P., Wang Q., Song J.-S., Chourmouzis C., *Phytogeography of the Far East Asia*, In: *Forest vegetation of Northeast Asia*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003, pp. 51–91.
- Rozenberg G.S., *Informatsionnyi indeks i raznoobrazie: Bol'tsman, Kotel'nikov, Shennon, Uiver...* (Information index and diversity: Boltzmann, Kotelnikov, Shannon, Weaver...), *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii*, 2010, Vol. 19, No. 2, pp. 4–25.
- Sheludyakova V.A., *Chozeniya v Yakutskoi ASSR* (Chosenia in the Yakut ASSR), *Botanicheskii zhurnal*, 1943, Vol. 28, No. 1, pp. 30–34.
- Sinel'nikova N.V., *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya poimennykh lesov Magadanskoi oblasti* (Ecological and floristic classification of floodplain forests of the Magadan region), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 1995, No. 4, pp. 383–389.
- Sinel'nikova N.V., *Taezhnye listvennichnye lesa soyuza Roso acicularis-Laricion cajanderi all. nov. na severo-vostoke Rossii* (Boreal larch forests of the alliance Roso acicularis-Laricion cajanderi All. Nov. in the north-east of Russia), *Rastitel'nost' Rossii*, 2016, No. 28, pp. 125–138.
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* (Vascular plants of the Soviet Far East), Saint Petersburg: Nauka, 1985–1996, Vol. 1–8.
- Sukachev V.N., *Osnovnye printsipy lesnoi tipologii* (Basic principles of forest typology), In: *Tr. Soveshchaniya po lesnoi tipologii* (Proceedings of the Meeting on forest typology), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1951, pp. 7–19.
- Sukachev V.N., *Tipy lesov i tipy lesorastitel'nykh uslovii* (Types of forests and types of forest sites), Moscow: Goslestekhizdat, 1945, 37 p.
- Tikhomirov B.A., *Kratkii ocherk dolinnoi rastitel'nosti Penzhinskogo raiona* (A brief outline of the valley vegetation of the Penzhinsky region), *Tr. Dal'nevost. fil. AN SSSR*, 1935, Vol. 1, pp. 85–112.
- Tyulina L.N., *Lesnaya rastitel'nost' srednego i nizhnego techeniya r. Yudomy i nizov'ev r. Mai* (Forest vegetation of the middle and lower reaches of the river Yudoma and lower reaches of the river Mai), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1959, 222 p.
- Tyulina L.N., *Rastitel'nost' zapadnogo poberezh'ya Kamchatki* (Vegetation of the western coast of Kamchatka), *Tr.*

- KIEP DVO RAN*, Petropavlovsk-Kamchatskii, 2001, Vol. 2, 302 p.
- Vasil'ev V.N., *Rastitel'nost' Anadyrskogo kraya* (Vegetation of the Anadyr Territory), Moscow, Leningrad: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1956, 218 p.
- Vasilevich V.I., Kessel' D.S., Vidovoe raznoobrazie soobshchestv berezovykh i serool'khovykh lesov Severo-Zapada Rossii (Species diversity of birch and grey alder forest communities of Northwest Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 5, pp. 585–597.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617050015>
- Vasilevich V.I., Species diversity of plants, *Contemporary Problems of Ecology*, 2009, Vol. 2, No. 4, pp. 297–303.
- Vasilevich V.I., Vidovoe raznoobrazie soobshchestv chernool'khovykh lesov Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii (Species diversity of black alder communities in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 7, pp. 889–900.
<https://doi.org/10.1134/S000681361707002X>
- Vasilevich V.I., Vidovoe raznoobrazie travyanogo yarusy shirokolistvennykh lesov Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii (Species diversity in herb layer of nemoral forests in north-western European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 103, No. 8, pp. 955–967.
- Vasilevich V.I., Vidovoe raznoobrazie v elovykh lesakh Evropeiskoi Rossii (Species diversity of spruce forests in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2015, Vol. 100, No. 12, pp. 1249–1259.
<https://doi.org/10.1134/S0006813615120017>
- Vorob'ev D.P., Rastitel'nost' yuzhnoi chasti poberezh'ya Okhotskogo morya (Vegetation of the southern part of the coast of the Sea of Okhotsk), *Tr. Dal'nevost. fil. AN SSSR. Ser. Botan.*, 1937, Vol. 2, pp. 19–102.
- Yarvoi M.I., Rastitel'nost' basseina r. Yany i Verkhoyanskogo khrebta (Vegetation of the basin of the Yana River and the Verkhoyansk Range), *Sovetskaya botanika*, 1939, No. 1, pp. 21–40.
- Zarkhina E.S., Chozenievye lesa (Chosenia forests), In: *Lesy Dal'nego Vostoka* (Forests of the Far East), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1969, pp. 196–198.
- Zarkhina E.S., Fatsial'naya struktura dal'nevostochnykh topolevnikov (Facies structure of Far Eastern poplar forests), In: *Problemy ratsional'nogo lesopol'zovaniya na Dal'nem Vostoke* (Problems of rational forest management in the Far East), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 1986, pp. 31–40.
- Zarkhina E.S., Topolevye lesa (Poplar forests), In: *Lesy Dal'nego Vostoka* (Forests of the Far East), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1969a, pp. 188–196