

УДК 581.526.2

DOI 10.25587/2222-5404-2024-21-1-12-23

Эколого-флористическая характеристика лесных сообществ с участием *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn в условиях Центральной Якутии

А. А. Никифорова

Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, г. Якутск, Россия

✉ aanikif@mail.ru

Аннотация. *Pyrola incarnata* – типичный бореальный вид, который широко распространен в таежной зоне. В Центральной Якутии часто выступает как содоминант в травяно-кустарничковом ярусе лиственничных лесов. По результатам анализа геоботанических описаний, сделанных по методу Браун-Бланке, все фитоценозы с участием *P. incarnata* нами разделены на 4 ассоциации (асс. *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*, асс. *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*, асс. *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi* и асс. *Ledo palustris*–*Laricetum cajanderi*), которые относятся к классу хвойных лесов *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 [1]. В статье приведены данные по анализу экологических параметров и флористического анализа лесных сообществ с участием *Pyrola incarnata*. Выявлены ведущие семейства и сопутствующие виды, которые участвуют в сложении фитоценоза вместе с *P. incarnata*, зависимость состояния *P. incarnata* от флористического состава фитоценозов. Оценка экологических предпочтений *P. incarnata* осуществлена в соответствии с методом экологических шкал факторов увлажнения и богатства-засоленности. В результате анализа описаний нами установлено, что данный вид характеризуется широким варьированием устойчивости по условиям увлажнения, выбирает для произрастания участки от сухолугового до сырлугового типа увлажнения (ступени шкалы от 59,2 до 68,3), а по фактору богатства-засоленности предпочитает довольно богатые почвы (ступень от 8,2 до 11,5). При этом фитоценозы асс. *Ledo palustris*–*Laricetum cajanderi*, *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi* и *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*, четко распределились по градиентам богатства-засоленности и увлажнения, а сообщества асс. *Aquilegio parviflorae* – *Laricetum cajanderi* больше тяготеют к сухолуговым условиям и расположились полностью поверх показателей сообществ ассоциации *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*, частично наложившись на область показателей ассоциации *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*, при этом не касались области более влажных условий зоны распространения фитоценозов ассоциации *Ledo palustris*–*Laricetum cajanderi*.

Ключевые слова: *Pyrola incarnata*, ценопопуляция, бореальный вид, фитоценоз, ассоциация, местопроизрастания, экологическое пространство, толерантность, ступени увлажнения, ступени богатства-засоленности.

Для цитирования: Никифорова А. А. Эколого-флористическая характеристика лесных сообществ с участием *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn в условиях Центральной Якутии. Вестник СВФУ. 2024, Т. 21, №1. С. 12–23. DOI: 10.25587/2222-5404-2024-21-1-12-23

Ecological and floristic characteristics of forest communities with *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn in the conditions of Central Yakutia

A. A. Nikiforova

M.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russia

✉ aanikif@mail.ru

Abstract. *Pyrola incarnata* is a typical boreal species that is widespread in the taiga zone. In Central Yakutia, it often acts as a co-dominant in the herbaceous-shrub layer of larch forests. Based on the results of analysis of geobotanical descriptions according to the Brown-Blanke method, all phytocenoses with the participation of *P. incarnata* were divided into 4 associations (acc. *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*, acc. *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*, acc. *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi* and acc. *Ledo palustris*–*Laricetum cajanderi*), which belong to the class of coniferous forests *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 [1]. The article presents data on the analysis of environmental parameters and floristic analysis of forest communities with the participation of *Pyrola incarnata*. The leading families and related species involved in the formation of phytocenoses together with *P. incarnata*, the dependence of the state of *P. incarnata* on the floral composition of phytocenoses were identified. The identification of the ecological preferences of *P. incarnata* was carried out according to the method of environmental humidity indicators and richness factors-salinity. As a result of the studies conducted in the conditions of Central Yakutia, we have found out that the species is characterised by a relatively wide range of tolerance in terms of the moisture factor. It prefers growth sites from dry meadows to raw meadows type of moisture, stages from 59.2 to 68.3, and in terms of the richness-salinity prefers rather rich soils, stages from 8.2 to 11.5. At the same time, the phytocenoses of assoc. *Ledo palustris*–*Laricetum cajanderi*, *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi* and *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris* were clearly distributed along the gradients of richness-salinity and moisture, and the communities of assoc. *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi* tends towards dry meadow conditions and is located completely on top of the indicators of the communities of the association *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*, and partially overlapping the area. The indicators of the *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi* assoc. did not affect the area of wetter conditions, the zone of distribution of the phytocenoses of the *Ledo palustris* – *Laricetum cajanderi* assoc..

Keywords. *Pyrola incarnata*, coenopopulation, boreal species, phytocenoses, association, habitats, ecological space, tolerance, stages of moisture, stages of richness-salinity.

For citation: Nikiforova A. A. Ecological and floristic characteristics of forest communities with *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn in the conditions of Central Yakutia. Vestnik of NEFU. 2024, Vol. 21, No. 1. Pp. 12–23. DOI: 10.25587/2222-5404-2024-21-1-12-23

Введение

В современных условиях глобального изменения климата одной из актуальных проблем являются изучение его воздействия на природные и антропогенные экосистемы и на их структурные единицы.

Климатический фактор отражается в следующих изменениях состояния лесов: смещение границ на более северные широты и в горных системах – на альпийский пояс; увеличение вегетационного периода; повышение лесопожарной опасности; усыхание древостоя на южной границе, и это не полный список изменений [2–4]. В связи с этим выявление экологических механизмов устойчивости ценопопуляций и изучение экологического статуса типичных бореальных видов по отношению к основным факторам среды является весьма актуальным.

Pyrola incarnata (DC.) Freyn (син.: *Pyrola asarifolia* ssp. *incarnata* (DC.) A.E. Murray; (DC.) Haber & Takah.; *Pyrola rotundifolia* ssp. *rotundifolia* var. *incarnata* (DC.) A.P. Khokhr.; *Pyrola rotundifolia* var. *incarnata* DC.) относится к подсемейству *Pyroloideae* семейства *Pyrolaceae* Dumort из порядка *Ericales*.

P. incarnata – многолетний полукустарничек, проявляет себя как типичный циркумполярный бореальный вид с очень широким ареалом по всему северному полушарию. Вид обладает широким диапазоном устойчивости к воздействию негативных факторов абиотической среды.

Лесистость данной территории неравномерная и колеблется от 30 до 80%. По описанию П. А. Тимофеева с соавторами [5] и других авторов [6–8], «Лено-Амгинский среднетаежный округ, характеризуется резкой континентальностью и засушливостью климата. Лесной покров сложен из лиственницы, которая на большей части территории образует чистые насаждения. Участие ели сибирской в лесном покрове незначительно, она образует насаждения по речным долинам (интразональные сообщества). Особенностью растительного покрова округа являются своеобразные лесостепные комплексы на широких надпоймах – степные и лугово-степные ценозы прерываются небольшими по площади березовыми колками – чаранами».

Всего в районе исследования за период с 2005 по 2009 гг. было составлено 86 описаний фитоценозов по методу Браун-Бланке [9]. Названия растений приведены по С. К. Черепанову [10]. Количество видов, входящих в состав одного описания, колебалось от 11 до 28 видов. Здесь следует отметить, что наибольшим видовым разнообразием отличаются сообщества антропогенно-нарушенных комплексов. Описания были сделаны в Усть-Алданском, Мегино-Кангаласском, Чурапчинском и Таттинском районах. Мохово-лишайниковый ярус во всех фитоценозах не выражен, представлен редкими пятнами из 2–6 видов, которые встречаются почти повсеместно, например, такие как *Cladina rangiferina* и *Rhytidium rugosum*. Общее проективное покрытие фитоценозов за счет доминирования одного или двух видов, в основном это *Vaccinium vitis-idaea* в одних и *Arctostaphylos uva-ursi* в других, достаточно высокое и достигает от 70% до 100%.

На территории Лено-Амгинского междуречья *P. incarnata* встречается практически повсеместно и является одним из содоминантов в травяно-кустарничковом покрове. Обычно он растет сплошными куртинами в хорошо освещенных участках лесных полян, вдоль лесных опушек, на вырубках и в разреженных лесах. При этом грушанка избегает типичных ксерофильных сообществ с *Pinus sylvestris*, а также лиственничных лесов с абсолютным доминированием *Vaccinium vitis-idaea*.

Материалы и методы исследования

Все геоботанические описания фитоценозов, согласно классификации хвойных лесов, разработанной Н. В. Ермаковым и соавторами [1, 11–12], нами были разделены на 4 ассоциации, представляющие лиственничные леса зональных участков водоразделов (с *Larix cajanderi*) и азональные (псаммофильные) леса с преобладанием *Pinus sylvestris*, встречающиеся на песчаных отложениях водоразделов и более высоких террасах речных долин. Все типы ассоциаций относятся к видам настоящих бореальных лесов и, соответственно, по классификации растительных ассоциаций по методу Браун-Бланке – к классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl., Siss. et Vlieger.

Для анализа условий произрастания фитоценозов с участием *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn нами были использованы экологические шкалы, разработанные А. Ю. Королюком, Е. И. Троевой, М. М. Черосовым и др. [13], согласно которым экологический статус сообщества выводится как среднее значение оптимальных требований к условиям среды видов в описании.

Результаты исследований и их обсуждение

Ассоциация (асс.) *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris* объединяет сосновые леса надпойменных террас крупных рек. Древостой смешанный, редкий, с господством

сосны обыкновенной, сомкнутость крон в среднем 0,3. Видовое разнообразие в фитоценозах колеблется от 10 до 23 видов в одном описании. Кустарниковый ярус в этих лесах не выражен, проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова невысоко, в среднем 30-45%, в котором абсолютно доминируют типичные ксерофитные виды, например *Arctostaphylos uva-ursi*, *Pulsatilla flavescens*, *Lychnis sibirica*, *Scorzonera radiata*, *Phlox sibirica*, *Koeleria seminuda*, *Calamagrostis neglecta*. В подлеске много подроста других хвойных пород, лиственницы или ели. В мохово-лишайниковом покрове мхи практически отсутствуют и доминируют лишайники из рода *Cladonia* и *Xanthoria*, которые растут на ветвях и валежах.

В асс. *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris* объединены сообщества по градиенту увлажнения между значениями ступени 62 и 65, что относится к сухологовому типу, а по богатству–засоленности находятся на границе между небогатыми и довольно богатыми почвами, между показателями ступеней от 9,6 до 10,6.

В сообществах этой ассоциации с участием *P. incarnata* обнаружено всего 55 видов высших сосудистых растений, относящихся к 46 родам и 19 семействам (табл. 1). Наибольшей видовой насыщенностью выделяются 3 семейства: *Asteraceae* (6 видов), *Poaceae* (8 видов) и *Rosaceae* (7 видов), их суммарная доля составляет 38,2% от всей флоры фитоценозов. По 3 и 4 вида насчитывается в семействах *Pinaceae*, *Ericaceae* и *Ranunculaceae*. По одному виду в семействах *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Onagraceae* и *Saxifragaceae*. Их суммарная доля составила всего 9% от общего числа видов. По родам особого видового разнообразия не было, в основном роды были представлены одним или двумя видами. По два вида в родах *Aster*, *Betula*, *Equisetum*, *Ribes*, *Galium*, *Salix*, *Potentilla* и *Viola*.

Таблица 1

Спектр ведущих семейств фитоценозов асс. *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*

Table 1

Spectrum of leading families of phytocenoses assoc. *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris*

Семейство	Число родов	Доля от общего числа родов, %	Число видов	Доля от общего числа видов, %
<i>Poaceae</i>	7	15	8	14,5
<i>Rosaceae</i>	6	13	7	12,7
<i>Asteraceae</i>	5	10,9	6	10,9
<i>Ranunculaceae</i>	4	8,7	4	7,2
<i>Ericaceae</i>	3	6,5	4	7,2
Всего	25	54,3	29	52,7
Остальные семейства	21	45,7	26	47,3

В списке видов одного фитоценоза насчитывается от 13 до 27 видов (в среднем 18 видов), из них в травяно-кустарничковом покрове, почти на всех описанных участках (IV и V классы константности) встречаются, кроме грушанки красной, такие виды, как *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Carex obtusata*, *Equisetum pratense*. При этом относительно высокий класс обилия отмечен только у *Vaccinium vitis-idaea*, в половине описаний его обилие достигало до 50%. Все остальные виды в описаниях не превышали 10% обилия. Чуть выше 10% были в единичных описаниях у *Equisetum*

pratense и у *Arctostaphylos uva-ursi*. В половине описаний (III класс) были обнаружены такие луговые виды, как *Linnaea borealis*, *Latyrus humilis*, *Viccia cracca*, *Potentilla bifurca*, *Agrostis trinii*. Только в одно описание вошло (I класс) более половины видов общего списка растений, а именно 34 вида, что указывает на серийность этих фитоценозов. Только в одном описании были *Moehringia lateriflora*, *Artemisia tanacetifolia*, *Chamaenerion angustifolium*, *Galium davuricum*, *Campanula glomerata*, *Aster alpinus*, *Anemone sylvestris*, *Viola mauritii*. Доля участия видов с высокой степенью встречаемости IV и V класса константности в общем списке видов ассоциации составила 20,6 %, а видов I класса константности – 53,9%.

По результатам анализа геоботанических описаний выявлено, что *P. incarnata* избегает типичных суходольных сосновых лесов, а встречается только по отрицательным микроформам рельефа, в нарушенных и серийных участках которых идет смена растительности. В этих сообществах грушанка красная встречается редкими единичными и сильно угнетенными экземплярами, причем среди них не были встречены особи генеративного состояния, возможно, растения с виргинильного состояния сразу переходят в сенильное возрастное состояние, и размножение происходит только вегетативным путем.

В асс. *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi* объединены сообщества сухих лесов, которые растут на межлассных гребнях и по опушкам лиственничных лесов с разнотравным покровом, в так называемых «парковых лесах». Древостой в этих лесах смешанный, состоит из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) и березы плосколистной (*Betula platyphilla*), чаще редкий (сомкнутость крон всего 0,3-0,4). Кустарниковый ярус не развит или состоит в основном из низких кустарников, таких как шиповник (*Rosa acicularis*) и таволга (*Spiraea media*) с редким участием смородины черной. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают злаки и разнотравье, такие как *Poa pratense*, *Hordeum brevisubulatum*, *Anemone sylvestris*, *Thalictrum simplex*, *Campanula glomerata* и *Geranium pratense*, а типичные таежные виды почти не встречаются. Общее проективное покрытие фитоценоза в среднем от 50-60%, варьирует от 30% до 80%, в зависимости от вида нарушения растительного покрова и стадии восстановления лесного сообщества. Мохово-лишайниковый покров не выражен, чаще они образуют рыхлые дернинки у основания деревьев или на валежах, местами можно увидеть отдельные довольно плотные «подушки» мхов или лишайников.

Сообщества относятся к сухолуговому виду увлажнения, между показателями ступеней 59 и 62, а по ступени богатства–засоленности находятся между значениями 10–11, что относится к довольно богатым почвам.

Видовое разнообразие фитоценозов очень бедное, всего было встречено 35 видов из 31-го рода и 16-и семейств (табл. 2). В состав одного фитоценоза входят от 9 до 16 видов. Наиболее широко представлены только 3 семейства: *Rosaceae*, *Poaceae*, у которых по 6 родов, и *Ranunculaceae* – 4 рода. Семейство *Asteraceae* в этих сообществах включает только 3 рода. Их суммарная доля в списках видов ассоциации составляет 42,8%. Одним родом представлены следующие семейства: *Betulaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, *Geraniaceae*, *Onagraceae* и *Violaceae*, их доля в общем списке видов фитоценоза составляет 20%. Видовое разнообразие так же как и в предыдущей ассоциации крайне бедное, почти все роды были представлены одним видом, кроме родов *Artemisia*, *Campanula*, *Vicia* и *Galium*, которые включали по 2 вида.

Таблица 2

Спектр ведущих семейств фитоценозов асс. *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*

Table 2

Spectrum of leading families of phytocenoses assoc. *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*

Семейство	Число родов	Доля от общего числа родов, %	Число видов	Доля от общего числа видов, %
<i>Poaceae</i>	6	19,35	6	17,14
<i>Rosaceae</i>	6	19,35	6	17,14
<i>Ranunculaceae</i>	4	12,9	4	11,42
<i>Asteraceae</i>	2	6,5	3	8,5
Всего	18	58,1	19	54,3
Остальные семейства	13	41,9	16	45,7

В фитоценозах этой ассоциации чаще всего встречаются и включены в большей половине описаний такие виды, как *Rosa acicularis*, *Artemisia tanacetifolia*, *Carex obtusata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Geranium pratense*, *Galium boreale*, *Limnas stelleri* и *Poa sibirica*. При этом IV и V класс константности имели только типичные виды и эдификаторы светлехвойных бореальных лесов: *Larix cajanderi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola incarnata*, *Rosa acicularis*, и *Limnas stelleri*, а также часто встречалась *Elytrigia repens* (IV класс), хотя доля участия всех видов в общем сложении каждого фитоценоза была незначительной и не превышала 10%. Виды, которые были внесены только в одном описании (I класс): *Agrostis trinii*, *Chamaenerion angustifolium*, *Galium verum*, *Fragaria orientalis*, *Linnaea boreale* и *Viola mauritii*. Доля участия в общем списке флоры ассоциации видов с IV и V классами константности занимала всего лишь 15,9%, а виды I класс константности – 31,8%.

В этих двух вышеназванных ассоциациях *Pyrola incarnata* может встречаться только в нарушенных серийных вариантах сообществ, и ее роль в сложении травяно-кустарничкового покрова весьма незначительна. Ценопопуляции грушанки состоят из наиболее мелких экземпляров, и ее состояние оценивается как сильно угнетенное.

В сообщества асс. *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi* объединены фитоценозы умеренно увлажненных местопроизрастаний, в подлеске которых много разнотравья. Эти сообщества лиственных лесов являются наиболее распространенными видами хвойных лесов в Центральной Якутии.

Древостой, чаще с примесью *Betula platyphilla*, в основном состоит из *Larix cajanderi*, а в сообществах с незначительным следом антропогенного воздействия, сомкнутость крон не более 0,4–0,5. Всего в сложении фитоценоза участвовали в среднем 16–17 видов. Общее проективное покрытие колебалось от 40% до 65%. Мохово-лишайниковый ярус хорошо выражен и представлен такими типичными видами, как *Ptilitidium ciliare*, *Peltigera aphthosa*, *Dicranum bergeri*, *Cetraria islandica* и *Cladina rangiferina*. Грушанка в травяно-кустарничковом покрове довольно хорошо выражена, иногда является содоминантом вместе с *Vaccinium vitis-idaea* или *Fragaria orientalis*, в зависимости от степени нарушения растительного покрова.

Виды этих сообществ по шкале распределения по ступеням увлажнения расположены между показателями от 61 до 66, что соответствует условиям между сухолуговым и влажнолуговым типом, а по распределению по отношению к богатству–засоленности почвы находятся между ступенями 9–11,5, что характеризует довольно богатые почвы.

Всего в описания вошло 94 вида из 68 родов и 29 семейств, из которых наиболее широко представлены Asteraceae (12 видов), Caryophyllaceae (6 видов), Poaceae (11 видов), Rosaceae (10 видов) и Ranunculaceae (11 видов). Их суммарная доля в общем списке видов составила 51,06% (табл. 3). Единственными видами представлены семейства Caprifoliaceae, Convallariaceae, Euphorbiaceae, Iridaceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Polemoniaceae и Valerianaceae. Наибольшим видовым разнообразием отличился род Carex, который представлен 4 видами. По 3 вида имели следующие роды: Betula, Campanula, Ribes и Viola. К видам, которые показывали высокие классы константности, относятся Vaccinium vitis-idaea, Aquilegia parviflora, Rosa acicularis, Artemisia tanacetifolia, Geranium pratense, Lathyrus humilis и Fragaria orientalis. Эти виды в списке видового состава фитоценозов ассоциации занимали всего 10,6%.

Таблица 3

Спектр ведущих семейств фитоценозов асс. *Aquilegio parviflorae–Laricetum cajanderi*

Table 3

Spectrum of leading families of phytocenoses assoc. *Aquilegio parviflorae-Laricetum cajanderi*

Семейство	Число родов	Доля от общего числа родов, %	Число видов	Доля от общего числа видов, %
<i>Asteraceae</i>	12	17,14	13	13,8
<i>Poaceae</i>	10	14,3	11	11,7
<i>Rosaceae</i>	7	10	11	11,7
<i>Ranunculaceae</i>	6	8,6	8	8,5
<i>Caryophyllaceae</i>	5	7,14	6	6,4
Всего	40	57,14	49	52,1
Остальные семейства	30	42,86	45	47,9

Из общего списка видов ассоциации 66 показали I класс константности, который равнялся 68,75%. Из них 21 вид встречался только в одном описании, это такие виды, как *Lychnis sibirica*, *Silene repens*, *Maianthemum bifolium*, *Viola sachalinensis*, *Solidago dahurica* и др. В общем сложении фитоценоза они в основном не превышали 3% и чаще встречались в единичных экземплярах.

В асс. *Ledo palustris–Laricetum cajanderi* объединены сообщества лиственничных лесов с застойным увлажнением (64–68 ступени), с неплодородными и обычно кислыми почвами (8–9 ступени). Сомкнутость крон древостоя 0,5–0,7, что, по сравнению с другими типами лесов района исследования, чуть выше. Кустарниковый ярус в лесу обычно хорошо выражен и сложен только низкими кустарниками (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*), а также на более заболоченных участках дополнительно встречается *Andromeda polifolia*. Общее проективное покрытие фитоценоза составляет 60–80%, в том числе проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова составляет всего лишь 25–30%, в котором абсолютно доминирует *Vaccinium vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый ярус довольно хорошо развит и представлен типичными зелеными лесными мхами (*Rhytidium rugosum*, *Polytrichum strictum* и *Dichranum bergeri*) с некоторым участием лишайников из рода *Cladina* и *Cladonia*.

В среднем в одном фитоценозе было встречено до 15 видов. Всего в общий список видов фитоценозов ассоциации было внесено 44 вида высших сосудистых растений из 39 родов и 19 семейств. Самое крупное многовидовое семейство – это *Ericaceae*,

которое представлено 4 родами и 5 видами. Семейства *Asteraceae*, *Betulaceae* и *Rosaceae* включали по 4 вида. Общая доля участия этих ведущих семейств во флоре ассоциации составляет 38,64%. Тремя видами представлены следующие семейства: *Poaceae*, *Ranunculaceae* и *Salicaceae* (табл. 4). Доля семейств с одним видом в общем списке растений ассоциации равна 12,72%. Почти все роды представлены одними видами кроме родов *Betula*, *Vaccinium*, *Carex* и *Salix*, у которых по два вида.

Таблица 4

Спектр ведущих семейств фитоценозов асс. *Ledo palustris* – *Laricetum cajanderi*

Table 4

Spectrum of leading families of phytocenoses assoc. *Ledo palustris* - *Laricetum cajanderi*

Семейство	Число родов	Доля от общего числа родов, %	Число видов	Доля от общего числа видов, %
<i>Ericaceae</i>	5	12,8	6	13,6
<i>Asteraceae</i>	4	10,25	4	9,1
<i>Rosaceae</i>	4	10,25	4	9,1
<i>Betulaceae</i>	2	5,13	4	9,1
<i>Poaceae</i>	3	7,7	3	6,8
<i>Ranunculaceae</i>	3	7,7	3	6,8
<i>Salicaceae</i>	2	5,13	3	6,8
Всего	23	59	27	61,4
Остальные семейства	16	41	17	38,6

В группу видов с высокими показателями встречаемости (IV и V классы константности) входили типичные бореальные виды: *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Pyrola incarnata*, *Rosa acicularis*, *Ledum palustre* и *Arctous erythrocarpa*. Все виды, кроме *Vaccinium vitis-idaea*, в фитоценозе занимали не более 25%. А доля брусники в некоторых фитоценозах достигала 50%. Доля участия растений с низкими показателями постоянства (I и II классы константности) в общем списке видов равна 85,45%, причем из них 56,36% – это растения I класса.

В этих лесных сообществах Центральной Якутии доля участия *Pyrola incarnata* в травяно-кустарничковом покрове очень низкая, чаще она встречается единичными экземплярами, и только в нескольких фитоценозах достигает значения 3–4%, при этом грушанка произрастает отдельными пятнами у основания, вокруг ствола. Видимо, эти сообщества являются серийными и появились в результате оттаивания грунтов после некоторого антропогенного воздействия, в результате чего начался процесс заболачивания.

Как видно из рис. 1, *Pyrola incarnata* в условиях Лено-Амгинского междуречья более требовательна к степени богатства и засоленности почвы, нежели к степени увлажнения. Видимо, поэтому выбирает места, которые ближе к опушечной части леса и лучше развивается на участках с незначительным нарушением в фитоценозе в местах после рубки или там, где пасется скот.

По шкале увлажнения почв изученные фитоценозы с участием *P. incarnata* находились в условиях увлажнения от сухолугового до влажнолугового (59,2–68,3); по шкале богатства–засоленности почв все фитоценозы находились в условиях от небогатых до довольно богатых солями почв (показатели от 8,2 до 11,5). При этом фитоценозы трех ассоциаций, кроме асс. *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi*, четко распределились

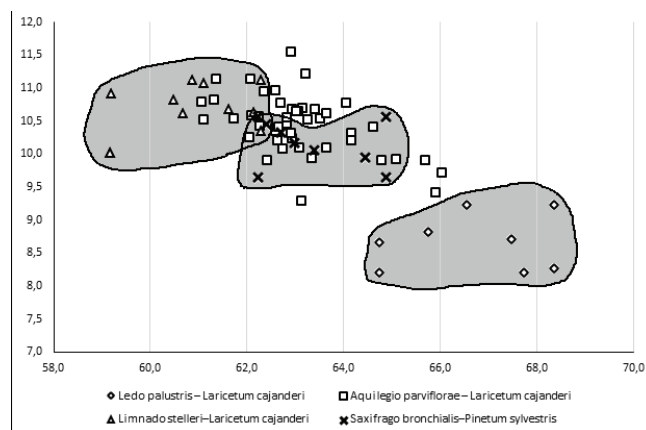


Рис. 1. Ординация фитоценозов в зависимости от факторов увлажнения (по оси абсцисс) и богатства–засоленности (по оси ординат)
Fig. 1. Ordination of phytocenoses depending on moisture (abscissa axis) and richness-salinity (ordinate axis) factors

по основным градиентам среды, увлажнения и богатства–засоленности, а фитоценозы асс. *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi* тяготеют к сухолуговым условиям и расположились полностью поверх показателей асс. *Saxifrago bronchialis*–*Pinetum sylvestris*. Видимо, это связано с тем, что описания фитоценозов сосновых лесов с участием *P. incarnata* были сделаны на пониженных участках с серийным растительным сообществом. Также частично наложился на область показателей асс. *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*. Видимо, это связано с особенностями нанорельефа этих фитоценозов, который возник из-за термокарстовых процессов на этой территории, и антропогенного воздействия.

В список флористического состава сообществ с участием *Pyrola incarnata* были включены 142 вида из 90 родов и 31 семейства.

Таблица 5

Ведущие семейства флоры лесных сообществ с участием *Pyrola incarnata* в Центральной Якутии

Table 5

Leading families of flora of forest communities with *Pyrola insarnata* in Central Yakutia

Семейства	Ценофлора лесов		Группа видов с высоким постоянством	
	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %
<i>Asteraseae</i>	15	10,6	1	3
<i>Betulaceae</i>	6	4,2	1	3
<i>Caryophyllaceae</i>	6	4,2	0	0
<i>Cyperaceae</i>	9	6,3	1	3
<i>Ericaceae</i>	5	3,5	5	15,1
<i>Poaceae</i>	16	11,3	2	6
<i>Rosaceae</i>	16	11,3	3	9
<i>Ranunculaceae</i>	10	7	0	0
<i>Salicaceae</i>	4	2,8	0	0
Всего	87	61,2	13	39,1

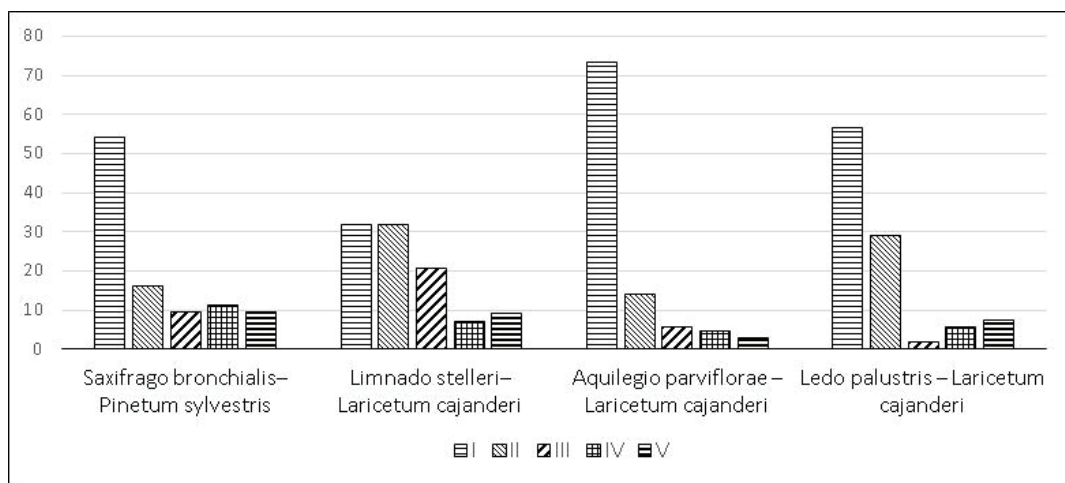


Рис. 2. Распределение классов константности (встречаемости) видов по ассоциациям
Fig. 2. Distribution of species constancy (occurrence) classes by associations

В таблицу ведущих семейств (табл. 5) внесены данные 9 ведущих семейств, после них следуют 7 семейств, у которых по 3 вида. Это такие семейства, как *Campanulaceae*, *Equisetaceae*, *Fabaceae*, *Grossulariaceae*, *Pinaceae*, *Rubiaceae* и *Violaceae*. Из них *Pinus sylvestris* и *Larix cajanderi* из семейства *Pinaceae* являются видами не только с высоким показателем постоянства, но и эдификаторами сообществ. Все остальные семейства имели по 1–2 вида. В эту таблицу не вошли лишайники и мхи.

Как видно из табл. 5, показатели ведущих семейств и их класс константности не совпадают. Если в ценофлоре более высокие показатели (от 10% и выше) имели семейства *Poaceae*, *Rosaceae*, *Asteraceae* и *Ranunculaceae*, то по постоянству выше 10% были значения у *Ericaceae*. Так как это были фитоценозы с участием *Pyrola incarnata*, то семейство *Pyrolaceae* тоже показывало высокое постоянство, хотя на территории исследования оно было представлено всего двумя видами из родов *Pyrola* и *Ortilia*.

К видам, которые обладают высоким постоянством и участвуют в сложении фитоценоза вместе с *Pyrola incarnata*, относятся *Rosa acicularis*, *Lathyrus humilis*, *Aquilegia parviflora*, *Bromopsis karavajevii*, *Vaccinium vitis-idaea*. При благоприятных условиях с абсолютным доминированием брусники или *Arctous erythrocarpa* развитие и рост грушанки могут быть подавлены, так как она не может конкурировать с этими видами, поэтому ее практически не бывает в типичных бруснично-лиственничных лесах.

Как видно из рис. 2, по всем ассоциациям в сложении фитоценозов большую долю занимают виды с низкими классами постоянства, это типично для бореальных лесов. В основном это разнотравные виды, которые могут замещаться в зависимости от нарушенности лесного участка, например, на более увлажненных участках могут встречаться такие виды, как *Iris setosa*, *Inula britannica* или *Ranunculus propingus*, а на более сухих участках – *Lychnis sibirica*, *Aster alpinus* и *Carum carvi*. Видов с I классом константности больше всего в ассоциации *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi*, видимо, это связано с тем, что ассоциация объединила серийные сообщества после какого-либо нарушения или она подвергалась постоянному воздействию со стороны местного населения. Здесь же доля участия типичных лесных видов, которые показывают V класс константности, наименьший. Наиболее стабильное и типичное для северных хвойных лесов распределение классов постоянства наблюдается у фитоценозов ассоциации *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*.

Заключение

На территории Центральной Якутии *Pyrola incarnata* растет в серийных лесах и в травяно-кустарничковом ярусе, может быть содоминантом вместе с *Vaccinium vitis-idaea*. Избегает типичные мертвопокровные или лишайниковые (ксерофильные) сосновые леса и брусничные лиственничные леса. В результате исследований было выявлено, что грушанка также избегает участки с нарушением режима увлажнения, в которых идет процесс интенсивного заболачивания или остепнения, хотя по экологическим характеристикам может расти в условиях от сухолугового до влажнолугowego (59,2–68,3 ступени), видимо, это объясняется ее низкой конкурентоспособностью с более сильными травами из *Poaceae* и *Cyperaceae*. Требовательна к степени богатства и засоленности почвы, все фитоценозы с участием *P. incarnata* находились в условиях от небогатых до довольно богатых солями почв (показатели от 8,2 до 11,5).

Выявлена зависимость состояния ценопопуляций *Pyrola incarnata* от флористического состава фитоценозов. Из четырех ассоциаций растительности в двух ассоциациях *Saxifraga bronchialis*–*Pinetum sylvestris* и *Limnado stelleri*–*Laricetum cajanderi*, *Pyrola incarnata* встречается единичными, сильно угнетенными экземплярами. В сложении растительного покрова доля участия случайных видов (виды с низкой встречаемостью, I и II классов константности) сравнительно низкая, ниже 70%, а доля типичных видов (виды с высокими показателями встречаемости, IV и V классы) до 20%.

В двух других ассоциациях *Ledo palustris*–*Laricetum cajanderi* и *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi* развивается нормально, но достигает своих лучших показателей в фитоценозах ассоциации *Aquilegio parviflorae*–*Laricetum cajanderi*, у которых доля случайных видов 87%, а доля типичных видов всего 7,4%.

Л и т е р а т у р а

1. Ермаков, Н. Б. Классификация таежных лиственничных лесов континентального сектора Северной Евразии (Конспект синтаксонов). / Н. Б. Ермаков // Сборник научных трудов ГБНС : Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2019. – Т. 149. (149):78-95. <https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-78-95>.
2. Кашкаров, Е. П. Глобальное потепление климата: ритмическая основа прогноза и её практическое значение в охране лесов Северного полушария / Е. П. Кашкаров, О. А. Поморцев // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. XXIV. – № 2–3. – С. 207–216.
3. Кокорин, А. О. Изменение климата / А. О. Кокорин, Е. В. Смирнова, Д. Г. Замолотчиков. – Москва : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2013. – 220 с.
4. Коровин, Г. Н., Зукерт Н. В. Влияние климатических изменений на лесные пожары в России / Г. Н. Коровин, Н. В. Зукерт ; под ред. В. И. Данилова-Данильяна // Климатические изменения : взгляд из России. – Москва : ТЕИС, 2003. – С. 69–98.
5. Леса среднетаежной подзоны Якутии / П. А. Тимофеев, А. П. Исаев, И. П. Щербаков [и др.]. – Якутск : ЯНЦ СО РАН, 1994. – 140 с.
6. Куделя, В. А. Лиственничные древостои Центральной Якутии (строение, товарность, особенности таксации) / В. А. Куделя. – Красноярск : ИЛИД СО РАН СССР, 1988. – 220 с.
7. Скрыбин, С. З. Зеленый покров Якутии / С. З. Скрыбин, М. Н. Караваев. – Якутск : Кн. изд-во, 1991. – 176 с.
8. Уткин, А. И. Леса Центральной Якутии / А. И. Уткин ; Акад. наук СССР. Лаборатория лесоведения. – Москва : Наука, 1965. – 208 с.
9. Классификация хвойных лесов Якутии по методу Браун-Бланке / М. М. Черосов, Н. Б. Ермаков, П. А. Гоголева, Е. И. Троева // Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы. Т. 2. Лесные ресурсы. Флора и растительность лесных территорий. – Якутск : Изд-во ЯГУ, 2004. – С. 97–102.
10. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – Санкт-Петербург : Мир и семья-95, 1995. – 992 с.

11. Ermakov N.B., Cherosov, M.M. and Gogoleva P.A. (2002) Classification of ultracontinental boreal forest in Central Yakutia. *Folia Geobot. Phytotax.* 37. pp. 419-440.
12. Ermakov N.B. and Cherosov M.M. Differentiation of the Vaccinio-Pihceetea and Loiseleurio-Vaccinieta in mountains of Yakutia. [online] https://www.researchgate.net/publication/283650422_Differentiation_of_the_Vaccinio-Piceetea_and_Loiseleurio-Vaccinieta_in_mountains_of_Yakutia
13. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии / А. Ю. Королюк, Е. И. Троева, М. М. Черосов, А. П. Исаев (ред.). – Якутск, [б.и.], 2005. – 108 с.

References

1. Ermakov, N.B. (2019). *Classification of taiga larch forests of the continental sector of Northern Eurasia (Syntaxon conspectus)*. Collection of scientific papers GBNS: Plant biology and horticulture: theory, innovations. T. 149(149):78–95. <https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-78-95>.
2. Kashkarov, E.P. (2007). *Global climate warming: rhythmic basis of the forecast and its practical significance in the protection of forests of the Northern Hemisphere*. Conifers of the boreal zone, 24(2-3), pp. 207–216.
3. Kokorin, A.O. (2013). *Climate change*. Moscow: World Wildlife Fund (WWF), 220 P.
4. Korovin, G.N. and Zukert, N.V. (2003). *Influence of climatic changes on forest fires in Russia. Climatic changes: a view from Russia*. Moscow: TEIS, pp. 69–98.
5. Timofeev, P.A., Isaev, A.P., Shcherbakov I.P. et al. (1994). *Forests of the middle taiga subzone of Yakutia*. Yakutsk: YaNTs SB RAS, 140 p.
6. Kudela, V.A. (1988). *Larch stands of Central Yakutia (structure, marketability, features of taxation)*. Krasnoyarsk: ILiD SB RAS USSR, 220 p.
7. Skryabin, S.Z. (1991). *Green cover of Yakutia*. Yakutsk: Book Publishing House, 176 p.
8. Utkin, A.I. (1965). *Forests of Central Yakutia*. USSR Academy of Sciences. Laboratory of forest science. Moscow: Nauka, 208 p.
9. Cherosov, M.M., Ermakov, N.B., Gogoleva, P.A. and Troeva, E.I. (2004). *Classification of coniferous forests of Yakutia by the Braun-Blanke method. Forest research in Yakutia: results, status and prospects*. Vol. 2. Forest Resources. Flora and vegetation of forest territories. Yakutsk: YaSU Publishing House, pp. 97–102.
10. Cherepanov, S.K. (1995). *Vascular plants of Russia and neighbouring countries (within the former USSR)*. Saint Petersburg: World and Family-95, 992 p.
11. Ermakov N.B., Cherosov, M.M. and Gogoleva P.A. (2002). Classification of ultracontinental boreal forest in Central Yakutia. *Folia Geobot. Phytotax.* 37, pp. 419–440.
12. Ermakov N.B., Cherosov M.M. Differentiation of the Vaccinio-Pihceetea and Loiseleurio-Vaccinieta in mountains of Yakutia. [online]. https://www.researchgate.net/publication/283650422_Differentiation_of_the_Vaccinio-Piceetea_and_Loiseleurio-Vaccinieta_in_mountains_of_Yakutia.
13. Korolyuk, A.Yu., Troeva, E.I., Cherosov, M.M., Isaev A.P. (2005). *Ecological assessment of the flora and vegetation of Central Yakutia*. Yakutsk, 108 p.

НИКИФОРОВА Алина Афанасьевна – ст. преп. эколого-географического отделения ИЕН, СВФУ.
E-mail: aanikif@mail.ru

NIKIFOROVA Alina Afanasyevna – Senior Lecturer of Ecological and Geographical Department, Institute of Natural Sciences, North-Eastern Federal University.