

УДК 574.1

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ И ЯКУТИИ

© 2022 г. А. В. Иванов^а, *, Г. Ф. Дарман^б, И. Д. Соловьев^с, И. Н. Смускина^а, С. В. Брянин^а^аИнститут геологии и природопользования ДВО РАН, пер. Релочный, д. 1, Благовещенск, 675011 Россия^бАмурский филиал БСИ ДВО РАН, Игнатьевское шоссе, 2-й км, Благовещенск, Амурская обл., 675000 Россия^сПриморская государственная сельскохозяйственная академия, ул. Блюхера, д. 44, Уссурийск, 692510 Россия

*E-mail: aleksandr86@mail.ru

Поступила в редакцию 05.02.2022 г.

После доработки 14.06.2022 г.

Принята к публикации 17.06.2022 г.

Биологическое разнообразие лесных экосистем тесно связано с их экосистемными функциями и является хорошим индикатором динамики лесных растительных сообществ, в том числе различных нарушений. Количественные оценки биоразнообразия лиственных лесов Сибири и Дальнего Востока, произрастающих в условиях мерзлоты и регулярных пожаров, малочисленны. Цель работы — дать количественное описание биологическому разнообразию фитоценозов лиственничников Амурской области и Якутии и установить связь показателей разнообразия с параметрами лесорастительных условий. Биологическое разнообразие древостоев и живого напочвенного покрова изучалось на временных пробных площадях (ПП) в лиственных лесах на трансекте длиной 1500 км в Амурской области и Якутии. По материалам геоботанических описаний напочвенного покрова и таксации насаждений определены число видов, проективное покрытие и индекс Шеннона для элементов древостоя, подроста, подлеска и живого напочвенного покрова. Флористическое сходство между пробными площадями оценивали по критерию Жаккара. Для ординации сообществ использовали статистический метод РСА (principal component analysis). Исследуемые леса произрастают в условиях многолетней мерзлоты и имеют относительно низкую продуктивность (средний запас составляет $131.3 \pm 16.6 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, средняя густота — $913.0 \pm 130.8 \text{ шт. га}^{-1}$). Общее число видов на ПП изменялось в пределах 10–49 и не было связано ни с широтой, ни с высотной отметкой местности. Выделены виды специфичные отдельно для Амурской области и Якутии. Индекс флористического сходства Жаккара при попарном сравнении пробных площадей снижается по мере увеличения расстояния между ПП, что указывает на ключевую роль географического фактора в структуре растительных сообществ. Группа факторов среды не имеет значимой взаимосвязи с группой показателей разнообразия, в то время как однофакторный регрессионный анализ показывает значимый линейный тренд между температурой воздуха и проективным покрытием живого напочвенного покрова. Характеристики древостоя имеют значимую линейную связь с показателями разнообразия подпологовой растительности. Индекс Шеннона древостоя связан с числом видов живого напочвенного покрова ($R^2 = 0.58$), а общее число видов зависит от запаса насаждения ($R^2 = 0.27$). Главным фактором флористического разнообразия лесов является состояние древостоя. Лиственные леса восточной части Амурской области и Южной Якутии характеризуются весьма низким видовым богатством древостоев — часто это почти чистые лиственничники; в смешанных древостоях доля лиственницы составляет не менее 70%. Общее число видов растений изменяется от 11 до 49. Разнообразие подпологовой кустарниковой и травянистой растительности сильно зависит от характеристики древостоя: максимум видового богатства наблюдается в насаждениях с максимальными запасами древесины. Чистые лиственничники обладают меньшим разнообразием флоры по сравнению со смешанными. Показатели климата и рельефа не оказывают влияния на показатели биологического разнообразия. Флористическое сходство между площадками уменьшается по мере увеличения расстояния между ними. По сравнению с южной частью Дальнего Востока леса в регионе исследования имеюткратно меньшие показатели разнообразия и продуктивности.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, видовое богатство, лиственница, лесной пожар, экосистемные услуги лесов.

DOI: 10.31857/S0024114822060055

Биологическое разнообразие рассматривается как провайдер экосистемных функций лесов (Лукина и др., 2020). Существует ряд исследований, иллюстрирующих тесную связь между показате-

лями биологического разнообразия и параметрами функционирования лесных экосистем (Черненко и др., 2009; Shuman et al., 2011; Ma et al., 2015; Brockerhoff et al., 2017; Тебенкова и др. 2019;

Ivanov et al., 2022). Однако это направление исследований получило интенсивное развитие относительно недавно, и эмпирических данных все еще недостаточно (Лукина и др., 2020). В частности, количественные оценки флористического разнообразия лесов азиатской части России единичны (Зырянова и др., 2007; Troeva et al., 2011; Nazimova et al., 2014; Kirpotin et al., 2021).

Леса большей части российского Дальнего Востока произрастают в зоне многолетней мерзлоты, преимущественно образованы лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.), имеют, как правило, один ярус древостоя и бедный подлесок. Главным фактором формирования структуры часто выступает не свет, а конкуренция за влагу (Абаимов, 2005). В функционировании этих экосистем велика роль напочвенного покрова, представляющего собой сплошное покрытие кустарничков; лесные пожары являются обязательным условием лесовосстановления и главным фактором динамики лесных насаждений (Уткин, 1965; Абаимов, 2005). Эти особенности делают специфичной взаимосвязь биоразнообразия с показателями среды и лесного биогеоценоза. Потепление в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке характеризуется увеличением среднегодовой температуры воздуха на 0.5°C за 10 лет на фоне уменьшения количества осадков в осенний период (Доклад ..., 2017). Одновременно происходит нагрев и таяние многолетней мерзлоты и усиливается частота и интенсивность лесных пожаров антропогенного происхождения (Kharuk et al., 2019; Biskaborn et al., 2019). Эти явно выраженные тренды изменения условий среды повлекут за собой преобразования ареалов видов растений и структуры их сообществ, что будет иметь сильную обратную связь. Описание текущего состояния видового богатства лесных экосистем Сибири и Дальнего Востока и прогноз его динамики в будущем являются важной основой для выработки мер адаптации и изменения режима лесопользования.

Цель исследования — дать количественное описание биологическому разнообразию фитоценозов лиственничников Амурской области и Якутии и установить связь показателей разнообразия с параметрами лесорастительных условий.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Полевые работы выполнены в 2020 г. на трансекте Благовещенск-Невер-Якутск длиной 1500 км между 50° и 62° N, пересекающей хребет Становой, который является водоразделом бассейнов рек Амура и Лены и административной границей между Амурской областью и Якутией. На рис. 1. показана пространственная изменчивость высоты над уровнем моря, среднегодовой температуры воздуха и годового количества осадков в районе исследова-

ния. Для построения карт использованы данные открытых интернет-ресурсов EarthEnv и Chelsa Climate (Climatologies ..., 2022). Становой хребет изменяет пространственные градиенты осадков и температуры.

В ходе экспедиции были заложены 23 временные пробные площади (ПП) (номера 9–20 — в Амурской области, 21–31 — в Якутии) размером 50×50 м (рис. 1). Все пробные площади расположены в наиболее распространенных типах лесов в регионе исследования — брусничных и багульниковых лиственничниках (Уткин, 1965; Абаимов, 2005). На каждой пробной площади выполнялось таксационное описание древостоя методом измерительной таксации: сплошной пересчет всех деревьев по диаметру, измерение высот у 8–12 деревьев основных пород методом ступенчатого представительства, определение основных таксационных показателей древостоя с использованием региональных таблиц объемов стволов (Справочник ..., 2010). Подрост, подлесок и живой напочвенный покров учитывали на площадке 10×10 м в одном из углов пробной площади, а также на ленте шириной 5 м по периметру. При геоботаническом описании указывали проективное покрытие видов в %. Определение видов растений выполняли с использованием ботанических сводок “Сосудистые растения” и “Флора Сибири” (Сосудистые растения, 1985–1996; Флора Сибири, 1987).

Для анализа рассчитывались следующие меры биологического разнообразия: 1 — число видов, 2 — проективное покрытие, 3 — индекс разнообразия Шеннона (H), который определяли по формуле:

$$H = -\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}, \quad (1)$$

где S — число видов, n_i — проективное покрытие i -го вида для живого напочвенного покрова и подроста, подлеска или абсолютная полнота вида для древостоя; N — общее проективное покрытие для живого напочвенного покрова и подроста, подлеска или общая абсолютная полнота для древостоя.

Флористическое сходство оценивали с помощью критерия Жаккара (J).

$$J = \frac{c}{a + b - c}, \quad (2)$$

где a — число видов на первой пробной площади, b — число видов на второй пробной площади, c — число видов, общих для первой и второй пробных площадей.

Обработку данных выполняли в пакетах MS Excel и R-Studio, используя анализ главных компонент, регрессионный анализ и тест Мантеля для проверки наличия связи между группами признаков.

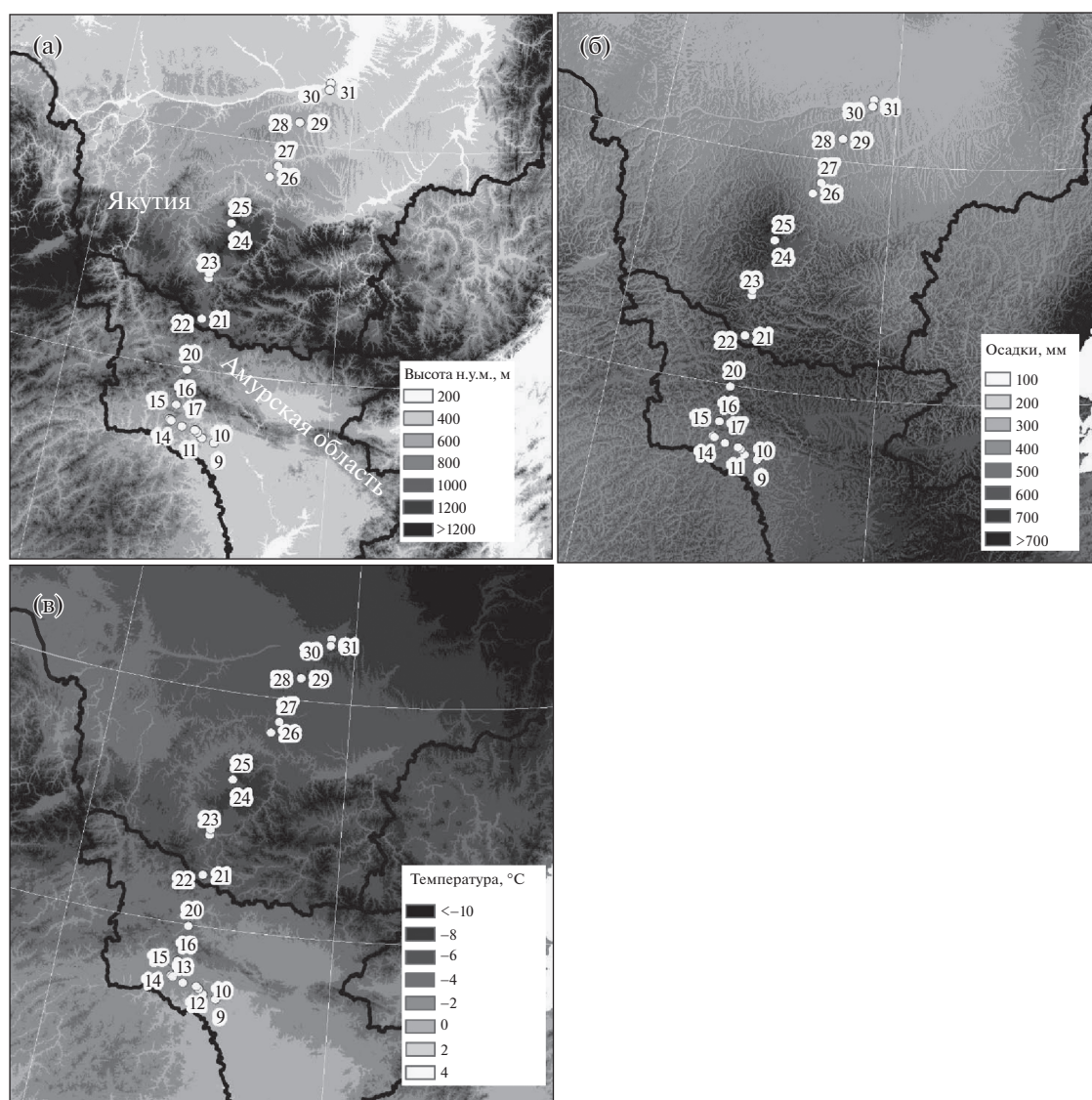


Рис. 1. Пространственная изменчивость высоты над уровнем моря E (а), годовой суммы осадков P (б) и среднегодовой температуры воздуха T (в) в районе исследований. Черная линия — границы Амурской области и Якутии, белые кружки — временные пробные площади.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приводятся основные характеристики древостоев пробных площадей. В составе древостоев на пробных площадях доминирует лиственница Гмелина (за исключением ПП 9). Средний запас насаждений составляет $131.3 \pm 16.6 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, средняя густота древостоя $-913.0 \pm 130.8 \text{ шт. га}^{-1}$, при этом коэффициент вариации C_v имеет высокие значения — 61 и 69% соответственно, что, вероятно, связано с различной историей нарушений на участках.

Показатели разнообразия, определенные отдельно для элементов лесного фитоценоза (древостой, подрост и подлесок, живой напочвенный покров), представлены в табл. 2.

Видовое богатство по пробным площадям весьма изменчиво. Наиболее бедный состав флоры в центральной части трансекты (ПП 17–23) — в зоне Станового хребта с наименее благоприятными условиями. Древостои здесь на 100% состоят из лиственницы — единственного вида деревьев, который адаптирован к этим условиям. В подлеске иногда встречается кедровый стланик, доминанты живого напочвенного покрова — брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.), зеленые мхи. Северная и южная часть трансекты (см. рис. 1) расположены ниже по рельефу и находятся на Приленском плато и Амуро-Зейской равнине соответственно. Более мощные почвы и иной по

Таблица 1. Основные таксационные показатели древостоев на временных пробных площадях

Пробная площадь	N	E	EI	Состав	M	G	n
9	53.4981	125.925	381	1Л8Б1Ос	229	31	2188
10	53.5718	125.462	435	8Л2Б	246	24	1150
11	53.6756	125.275	445	7Л3Б + Ос,Ив	150	19	1724
12	53.7119	125.191	432	10Л	162	17	508
13	53.7572	124.691	471	9Л1Б + Ос,Ив	158	9	533
14	53.8677	124.229	585	9Л1Б + Ос	272	28	1136
15	54.1897	124.367	555	10Л + Б	224	22	1300
16	54.1921	124.378	574	8Л2Б	132	17	1556
17	54.5054	124.637	708	10Л + Б	250	22	608
18	54.5811	124.636	747	10Л	46	6	335
19	54.5814	124.639	780	10Л + Б	74	10	688
20	54.9624	124.573	602	10Л	53	7	904
21	56.0753	124.834	985	10Л	19	2	76
22	56.0782	124.827	976	10Л	98	13	920
23	56.939	124.863	820	10Л	152	18	700
24	58.1647	125.448	926	7Л3Е + Бш	115	14	528
25	58.1664	125.447	945	5Л4Е1К + Б,Ив	65	9	620
26	59.255	126.748	556	9Л1Е + Ос	195	33	2333
27	59.5001	127.042	340	6Л3С1Е	114	14	796
28	60.4683	127.762	496	9Л1Е + Б,Ос	162	20	1616
29	60.4685	127.764	497	10Л	24	3	224
30	61.2126	128.925	233	10Л + С	76	10	540
31	61.2138	128.924	235	10Л	3	1	16

Обозначения: N – широта, E – долгота, M – запас стволовой древесины, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$, G – абсолютная полнота, $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$, n – густота древостоя, шт. га^{-1} . Л – лиственница Гмелина, Б – береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew), Ос – осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), Ив – виды рода Ива (*Salix*), Е – ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), К – кедр (*Pinus sibirica* Du Tour), Бш – береза шерстистая (*Betula lanata* (Regel) V.N. Vassil.), Кстл – кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.).

сравнению с горной частью гидрологический режим способствуют формированию здесь более разнообразных растительных сообществ, что отражается на составах древостоев и живого напочвенного покрова. Несмотря на значительную протяженность трансекты с север на юг (1500 км), заметные различия как в числе видов, так и в их выравненности (индекс Шеннона) между регионами отсутствуют. Существенно меняется лишь общее проективное покрытие, которое на ПП Якутии уменьшается в среднем почти в два раза. При этом видовой состав напочвенного покрова различается. Значения проективного покрытия часто сильно превышают 100%, это связано с плотным покровом нескольких видов кустарничков, которые могут образовывать сплошные покрытия. Только для южной части трансекты исследования (Амурская область) в формации лиственничных лесов характерны рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum* L.), рододендрон мелколистный (*Rhododendron parvifolium* Ad-

ams), смородина бледноцветковая (*Ribes pallidiflorum* Pojark.), смородина малоцветковая (*Ribes pauciflorum* Turcz. ex Pojark.), смородина лежащая (*Ribes procumbens* Pall.), бубенчик перескиелистный (*Adenophora pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don fil.), бубенчик мутовчатый (*Adenophora verticillata* Fisch.), ландыш Кейске (*Convallaria keiskei* Miq.) Характерными только для Якутии и северной части Амурской области являются виды: кедр, княжик сибирский (*Atragene sibirica* L.), змеевик большой (*Bistorta major* S.F. Gray), хохлатка пионолистная (*Corydalis paeoniifolia* (Steph.) Pers.), соссурия Штубендорфа (*Saussurea stubendorffii* Herder), тофилдия поникающая (*Tofieldia cernua* Smith), корневищник горный (*Cystopteris montana* (Lam.) Desv.).

Степень флористического сходства сообществ живого напочвенного покрова по индексу Жаккара наглядно иллюстрируется на рис. 2, где столбцы показывают индексы Жаккара при попарном сравнении списков растений на ПП 9 и

Таблица 2. Показатели биологического разнообразия на пробных площадях

ПП	Nall	Ng	Nb	Pc	Larch	H	H-t	H-g	H-b
9	49	42	7	369.9	8.58	2.99	1.06	2.78	1.11
10	24	18	6	266.3	74.87	2.14	0.56	1.85	0.75
11	31	23	8	215.9	65.78	2.37	0.66	1.95	1.33
12	16	6	10	245.2	100.00	1.57	0.00	1.23	0.20
13	28	15	13	256.2	94.74	2.41	0.23	1.67	1.12
14	36	26	10	214.4	81.60	2.27	0.54	1.84	1.33
15	29	19	10	198.3	95.57	2.14	0.18	1.68	0.74
16	30	20	10	225.9	80.49	2.01	0.49	1.59	1.13
17	16	7	9	175.9	99.91	0.98	0.01	0.73	1.03
18	17	12	5	122.1	100.00	1.56	0.00	1.21	0.00
19	17	9	8	231.07	99.83	1.55	0.01	1.26	0.53
20	10	5	5	245.1	100.00	1.66	0.00	1.25	0.00
21	10	7	3	187.95	100.00	1.30	0.00	1.04	0.03
22	19	12	7	77.7	100.00	1.54	0.00	1.01	0.60
23	11	5	6	166.5	100.00	1.69	0.00	1.13	0.83
24	35	25	10	213.3	47.91	2.44	0.86	1.98	1.13
25	37	26	11	148.5	38.39	2.73	0.91	2.21	1.14
26	23	15	8	129.9	59.45	1.85	0.84	1.31	0.40
27	23	16	7	112.43	55.11	1.91	0.95	1.52	0.54
28	25	16	9	96.5	96.02	1.77	0.18	1.41	0.09
29	23	17	6	162.1	100.00	2.06	0.00	1.82	0.43
30	20	14	6	102.1	99.79	1.78	0.02	1.46	0.00
31	23	19	4	115.21	28.74	1.61	0.97	1.33	0.00

Обозначения: Nall — общее число видов, Ng — число видов живого напочвенного покрова, Nb — число видов подроста и подлеска, Pc — проективное покрытие живого напочвенного покрова, %, Larch — доля лиственницы в составе насаждения, H, H-t, H-g, H-b индексы Шеннона всего фитоценоза, древостоя, живого напочвенного покрова, подроста и подлеска соответственно.

ПП 22 (в качестве примера) со списками растений остальных площадок. Четко выделяется сильное флористическое сходство в группах площадок Амурской области (ПП 9–20) и Якутии (ПП 21–31).

На пробной площади ПП 20 живой напочвенный покров образован всего двумя видами травянистых растений (конкуренция с кустарничками), поэтому общие виды при сравнении с ПП 9 и ПП 22 отсутствуют (индекс Жаккара равен 0). По мере удаления на север от ПП 9 возникает явный тренд постепенного (линейного) уменьшения флористического сходства между пробными площадями до площади ПП 20. Далее индекс Жаккара стабилизируется на уровне 0.04, что показывает принципиально разный состав флоры на ПП в южной и северной частях трансекты. Индекс Жаккара между ПП 22 и пробными площадями Якутии оказался в несколько раз выше, чем при сравнении с пробными площадями Амурской области. В левой части графика (рис. 26) также проявляется постепенное уменьшение индекса. Так, изменчивость флористического сход-

ства по широте местности более выражена на южном макросклоне Станового хребта по сравнению с северным. Для остальных ПП в целом картина изменения индекса флористического сходства подобна показанным на рис. 2.

На рис. 3 представлена диаграмма ординации 23-х пробных площадей по 15 нормализованным характеристикам, включающим климат, рельеф, состояние древостоя и показатели разнообразия. Выделенные главные компоненты суммарно объясняют 82% дисперсии анализируемого массива данных. Показатели разнообразия группируются на диаграмме вместе с характеристиками древостоя, в то время как абиотические факторы: рельеф, широта, осадки и температура — не входят в эту группу векторов.

На основе результатов анализа главных компонент были сформированы группы переменных для проверки наличия значимой связи между ними с помощью теста Мантеля. Факторы среды (N, E, T, P) не имеют значимой связи с группой показателей разнообразия, в то время как характеристики древостоя (M, n, H-trees) имеют значимую

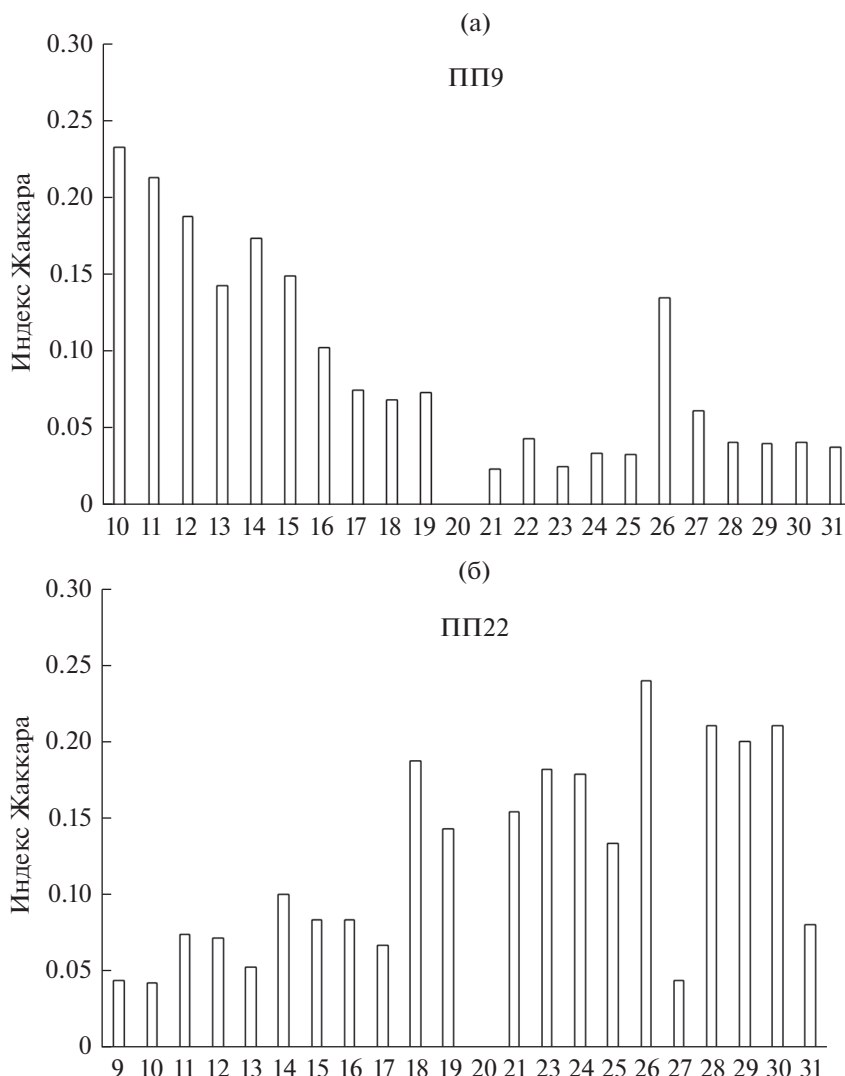


Рис. 2. Изменение индекса Жаккара при попарном сравнении списков видов живого напочвенного покрова на пробных площадях 9 (панель (а)) и 22 (панель (б)) с остальными площадями.

линейную связь с показателями разнообразия подпологовой растительности (H-grass, H-bushes, Ng, Nb, Pc), коэффициент Мантеля $r = 0.391$ при $p = 0.001$. При этом внутри групп могли содержаться совершенно несвязанные переменные (например, широта местности и осадки). Однако при попарном сравнении переменных может проявляться значимая корреляция, даже для переменных из несвязанных групп в тесте Мантеля (см. ниже).

Наиболее коррелирующие пары показателей представлены на рис. 4. Сильная и значимая связь выявлена между среднегодовой температурой воздуха и проективным покрытием живого напочвенного покрова ($R^2 = 0.59$). От 50-го к 62-му градусу широты по якутскому меридиану проективное покрытие на пробных площадях уменьшается почти вдвое. Чем разнообразнее (по индексу Шеннона) сообщество травянистых растений и

кустарничков, тем, как правило, выше его проективное покрытие.

Индекс Шеннона древостоя, который на объектах исследования очень тесно связан с долей лиственницы в составе насаждения, значимо связан с числом видов живого напочвенного покрова ($R^2 = 0.58$); общее число видов имеет слабую, но значимую связь с запасом насаждения ($R^2 = 0.27$). Два последних тренда позволяют предположить, что максимальное разнообразие растений формируется именно в старовозрастных ненарушенных (т.е. с большими запасами) лиственничниках, при этом не чистых, а смешанных по составу (с примесью березы, сосны, ели, осины).

Соотношение числа видов живого напочвенного покрова и видов древостоя может использоваться как дополнительный показатель видового богатства (Gilliam, 2007). В нашем исследовании

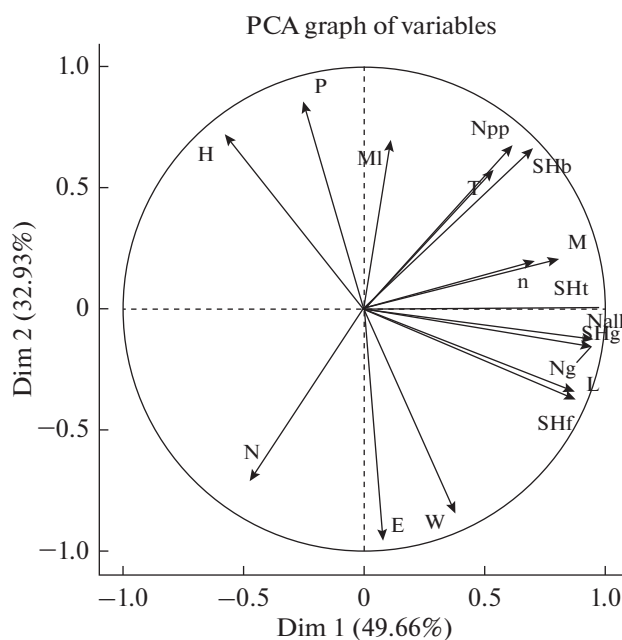


Рис. 3. Ординация пробных площадей по двум основным главным компонентам на основе использования всего массива данных (широта, долгота, высота над уровнем моря, температура, осадки (рис. 1), параметры древостоя из табл. 1 и параметры разнообразия из табл. 2 (аббревиатуры на рисунке соответствуют табл. 1, 2).

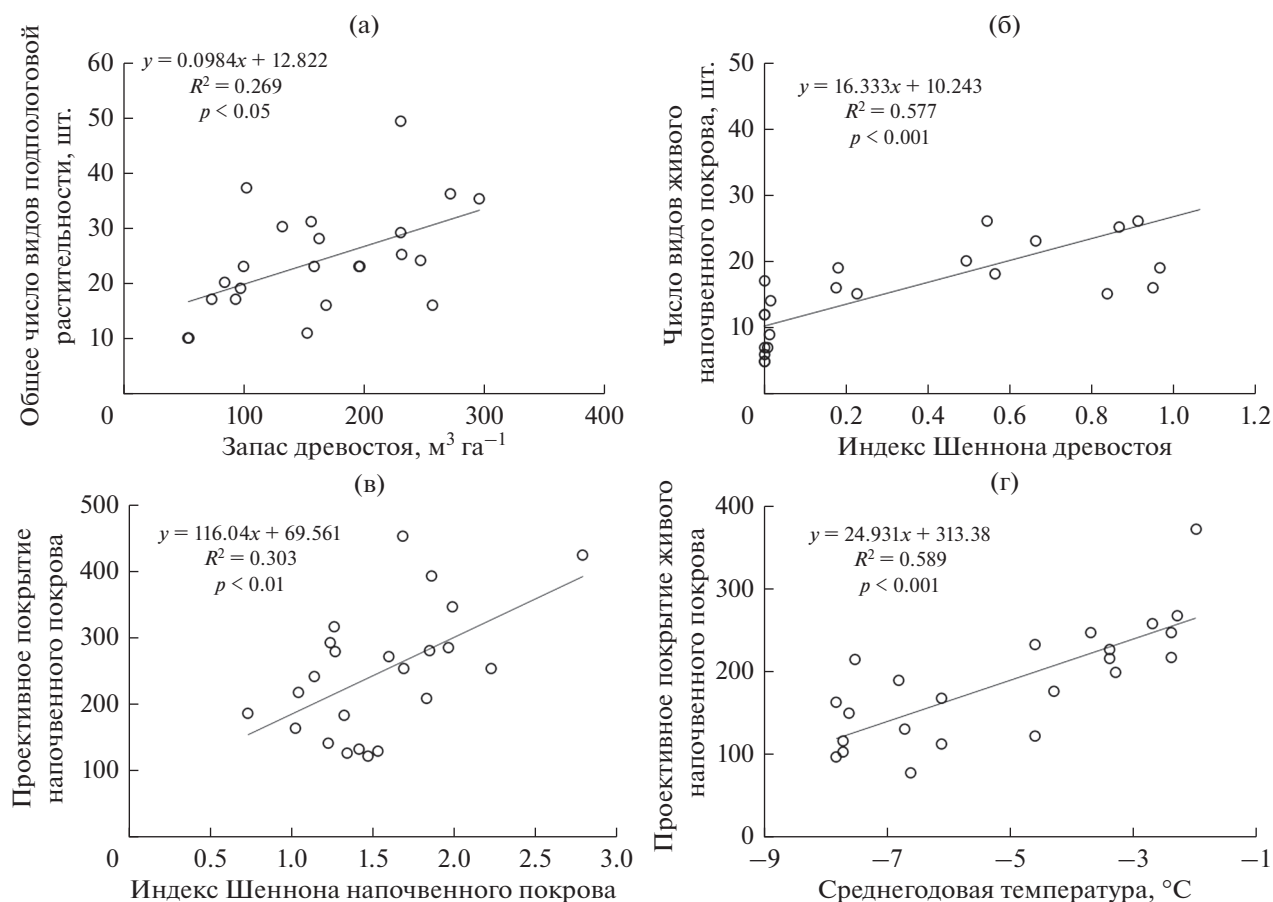


Рис. 4. Линейные регрессионные зависимости между показателями разнообразия растительности и характеристиками пробных площадей.

среднее число видов древостоя составило 2.3, а живого напочвенного покрова 24, что указывает на относительно низкое видовое богатство, отражающее особенности климата и наличие многолетней мерзлоты. Ранее нами было выполнено аналогичное исследование биологического разнообразия лесов на юге Приморского края, в зоне хвойно-широколиственных лесов. Приведем для сравнения данные, полученные по той же методике: число видов древостоя — 12 (в 5 раз выше), индекс Шеннона — 1.77 (в 5 раз выше), число видов живого напочвенного покрова — 40 (в 1.7 раза выше), при этом средний запас древесины равен $388 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (Ivanov et al., 2022). Таким образом, в западной части Дальневосточного региона лесные экосистемы имеют кратно меньшую продуктивность и разнообразие, чем в южной части.

К югу от Якутска лесные пожары возникают преимущественно по вине человека (Kharuk, 2016). Воздействие пожаров на леса не всегда одинаково отражается на их продуктивности и биоразнообразии. Часто в начале восстановительного процесса после пожара фиксируется повышение разнообразия в живом напочвенном покрове, которое, однако, может быть обеспечено нехарактерными для коренного фитоценоза адвентивными видами (Reilly et al., 2005; Лукина и др., 2020). В исследованных лиственничниках пожары могут воздействовать на подпоголовую растительность не только непосредственно, но и через изменение структуры древостоя. Лиственничники на мерзлоте отличаются высокой светопропускной способностью полога лиственницы и имеют относительно невысокую полноту древостоев, поэтому, вероятно, главным фактором, связывающим структуру древостоя с разнообразием растений, является увлажнение (Абаимов, 2005).

Полученная закономерность связи видового богатства растительных сообществ с разнообразием древесного полога согласуется с результатами исследования лиственнично-березово-осиновых лесов бореального пояса Китая: максимальное разнообразие свойственно лесам с древостоями с пропорцией лиственница/другие породы в диапазоне 70:30–50:50 (Li et al., 2012). Этот результат важен для лесохозяйственной практики лесовосстановления в части повышения устойчивости лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лиственничные леса восточной части Амурской области и южной Якутии характеризуются весьма низким видовым богатством древостоев — часто это почти чистые лиственничники; в смешанных древостоях доля лиственницы не менее 70%. Общее число видов растений изменяется от 11 до 49. Разнообразие подпоголовой кустарниковой и травянистой растительности сильно зависит от характеристики древостоя: максимум видового

богатства наблюдается в насаждениях с максимальными запасами древесины. Чистые лиственничники обладают меньшим разнообразием флоры по сравнению со смешанными. Показатели климата и рельефа не оказывают влияния на показатели биологического разнообразия. Флористическое сходство между площадками уменьшается по мере увеличения расстояния между ними. По сравнению с южной частью Дальнего Востока леса в регионе исследования имеют кратно меньшие показатели разнообразия и продуктивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А.П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12. № 4. Р. 663–675.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. Москва: Росгидромет, 2017. 70 стр.
- Зырянова О.А., Милютин Л.И., Муратова Е.Н., Рыжкова В.А., Ларионова А.Я., Седельникова Т.С., Корец М.А., Михайлова И.А. Бореальные леса Сибири: исследование генетического, видового и экосистемного разнообразия // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 2. С. 149–158.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока: в 8 т. / Под ред. С.С. Харкевича. Л.: Наука, 1985–1996.
- Справочник для учета лесных ресурсов Дальнего Востока // Федер. агентство лесного хозяйства, ФГУ «ДальНИИЛХ». Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2010. 525 с.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.
- Уткин А.И. Леса Центральной Якутии. Москва: Наука, 1965. 207 с.
- Флора Сибири: в 14 т. Новосибирск: Наука, 1987 – 2003.
- Черенькова Т.В., Князева С.В., Пузаченко М.Ю., Макарова В.А., Левинская Н.Н. Критерии и индикаторы биоразнообразия в устойчивом природопользовании // Лесоведение. 2009. № 4. С. 43–57.
- Biskaborn B.K., Smith S.L., Noetzi J. et al. Permafrost is warming at a global scale // Nature Communications. 2019. V. 10. № 1. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08240-4>
- Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., González-Olabarria J.R., Jactel H. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services H. Jactel // Biodiversity and Conservation. 2017. V. 26. № 13. P. 3005–3035
- Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. URL: <https://chelsa-climate.org/downloads> (дата обращения 20.01.2022).

- Gilliam F.S. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems // *BioScience*. 2007. V. 57. № 10. P. 845–858.
- Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V. Changes in the Diversity of Conifer–Broadleaf Forests of Southern Primorye Resulting from Selective Logging and Fires // *Russian Journal of Ecology*. 2022. V. 53. № 2. P. 83–90.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Petrov I.A., Im S.T., Ranson K.J. Larch forests of Middle Siberia: long-term trends in fire return intervals // *Regional Environmental Change*. 2016. V. 16. № 8. P. 2389–2397.
- Kirpotin S.N., Callaghan T.V., Peregon A.M. et al. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // *Ambio*. 2021. V. 50. P. 26–52.
- Li J., Shi J., Luo Y., Heliövaara K. Plant and insect diversity along an experimental gradient of larch-birch mixtures in Chinese boreal forests // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2012. V. 36. P. 247–255.
- Ma J., Bu R., Liu M., Chang Y., Han F., Qin Q., Hu Y. Recovery of understory vegetation biomass and biodiversity in burned larch boreal forests in Northeastern China // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2015. V. 31. P. 382–393.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan mountains // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. 2014. V. 3. № 1. P. 39–41.
- Reilly M.J., Wimberly M.C., Newell C.L. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians // *British Ecological Society. Journal of Ecology*. 2005. V. 94. P. 118–130.
- Shuman J.K., Shugart H.H., O'Halloran T.L. Sensitivity of Siberian larch forests to climate change // *Global Change Biology*. 2011. V. 17. № 7. P. 2370–2384.
- Troeva E.I., Isaev A.P., Cherosov M.M., Karpov N.S. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. 2010. 390 p.

Amur Region's and Yakutia's Larch Forests' Species Abundance

A. V. Ivanov¹*, G. V. Darman², I. D. Solovyov³, I. N. Smuskina¹, and S. V. Bryanin¹

¹*Institute of Geology and Natural Resources Management of the Far Eastern Branch of the RAS, Relochniy ln. 1, Blagoveshchensk, 675011 Russia*

²*Amur Branch Office of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the RAS, Ignatyevskoye hwy. 2nd kilometer, Blagoveshchensk, 675000 Russia*

³*Primorskaya State Agricultural Academy, 44 Bluhara st., Ussuriisk, 692510 Russia*

*E-mail: aleksandrgr86@mail.ru

The biodiversity of forest ecosystems is closely related to their ecosystem functions and is a good indicator of the plant communities' dynamics, including among other things various disturbances. Quantitative biodiversity estimates of larch forests in Siberia and the Far East, growing under the conditions of permafrost and regular fires, are scarce. The aim of the work is to give a quantitative assessment of the larch phytocenoses biodiversity for the Amur Region and Yakutia and to uncover any correlations between the diversity indicators and the forest growth conditions. The biodiversity of forest stands and living ground cover was studied on temporary sample plots (SP) in larch forests on a 1500 km long transect going through the Amur Region and Yakutia. Based on the materials of the ground cover geobotanical descriptions and the plantations' inventory, the number of species, the projective cover and the Shannon index for the elements of the forest stand, the understory and the living ground cover were determined. The floristic similarity between the sample plots was assessed using the Jaccard criterion. For the communities' ordination, the PCA (principal component analysis) method was used. The studied forests have grown in permafrost conditions and thus had relatively low productivity (the average stock is $131.3 \pm 16.6 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, the average density is $913.0 \pm 130.8 \text{ units} \cdot \text{ha}^{-1}$). The total number of species at the SP varied within 10–49 and was not associated with either latitude or elevation. Species unique to the Amur region and Yakutia were singled out. The Jaccard floristic similarity index in a pairwise comparison of sample plots was decreasing with the increasing distance between plots, which indicates the key role of the geographical factor in the structure of plant communities. The group of environmental factors does not have a significant relationship with the group of diversity indicators, while one-way regression analysis showed a significant linear trend between the air temperature and the projective cover of the living ground cover. The characteristics of the forest stand have a significant linear relationship with the indicators of the understory vegetation diversity. The Shannon stand index is related to the number of living ground cover species ($R^2 = 0.58$), while the total number of species depends on the stand's wood stock ($R^2 = 0.27$). The main factor in the floristic diversity of forests appeared to be the condition of the forest stand. The larch forests of the eastern part of the Amur region and South Yakutia were characterized by a very low species richness – often those were almost pure larch forests, even in mixed stands, the proportion of larch was at least 70%. The total number of plant species ranged from 11 to 49. The diversity of understory shrub and herbaceous vegetation strongly depended on the characteristics of the forest stand: the maximum species richness was observed in plantations with the maximum wood stock. Pure larch forests had less floristic diversity than mixed ones. The indicators of climate and relief did not affect the indicators of biological diversity. The floristic similarity between sites was decreasing as the distance between them was increasing. Compared to the southern part of the Far East, the diversity and productivity indicators of the forests in the study region were several times lower.

Keywords: biodiversity, species abundance, larch, forest fire, forest ecosystem services.

REFERENCES

- Abaimov A.P., Osobennosti i osnovnye napravleniya dinamiki lesov i redkolesii v merzlotnoi zone Sibiri (Peculiarities and Basic Trends of the Time Course of Forests and Thin Forests in the Permafrost Zone of Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 12, No. 4, pp. 663–675.
- Biskaborn B.K., Smith S.L., Noetzi J. et al., Permafrost is warming at a global scale, *Nature Communications*, 2019, Vol. 10, No. 1, pp. 1–11.
doi:10.1038/s41467-018-08240-4
- Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., González-Olabarria J.R., Jactel H., Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services H. Jactel, *Biodiversity and Conservation*, 2017, Vol. 26, No. 13, pp. 3005–3035.
- Chernen'kova T.V., Knyazeva S.V., Puzachenko M.Y., Markarova V.A., Levinskaya N.N., Kriterii i indikatory bioraznoobraziya v ustoychivom prirodoopol'zovanii (Criteria and Indicators of Biodiversity as Instruments for Stable Nature Management), *Lesovedenie*, 2009, No. 4, pp. 43–57.
- Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas*, available at: <https://chelsea-climate.org/downloads> (January 20, 2022).
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2016 god*, (Report on climate features in the Russian Federation for 2016), Moscow: Rosgidromet, 2017, 70 p.
- Flora Sibiri: v 14 t.*, (Flora of Siberia: in 14 volumes), Novosibirsk: Nauka, 1987–2003.
- Gilliam F.S., The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems, *BioScience*, 2007, Vol. 57, No. 10, pp. 845–858.
- Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V., Changes in the Diversity of Conifer–Broadleaf Forests of Southern Primorye Resulting from Selective Logging and Fires, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 2, pp. 83–90.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Petrov I.A., Im S.T., Ranson K.J., Larch forests of Middle Siberia: long-term trends in fire return intervals, *Regional Environmental Change*, 2016, Vol. 16, No. 8, pp. 2389–2397.
- Kirpotin S.N., Callaghan T.V., Peregón A.M. et al., Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia, *Ambio*, 2021, Vol. 50, pp. 26–52.
- Koryakin V.N., *Spravochnik dlya ucheta lesnykh resursov Dal'nego Vostoka* (Handbook on inventory of forest resources in the Far East), Khabarovsk: Izd-vo Dal'NIILKh, 2010, 525 p.
- Li J., Shi J., Luo Y., Heliövaara K., Plant and insect diversity along an experimental gradient of larch–birch mixtures in Chinese boreal forests, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2012, Vol. 36, pp. 247–255.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniy (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Ma J., Bu R., Liu M., Chang Y., Han F., Qin Q., Hu Y., Recovery of understory vegetation biomass and biodiversity in burned larch boreal forests in Northeastern China, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2015, Vol. 31, pp. 382–393.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V., Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan mountains, *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*, 2014, Vol. 3, No. 1, pp. 39–41.
- Reilly M.J., Wimberly M.C., Newell C.L., Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians, *British Ecological Society. Journal of Ecology*, 2005, Vol. 94, pp. 118–130.
- Shuman J.K., Shugart H.H., O'Halloran T.L., Sensitivity of Siberian larch forests to climate change, *Global Change Biology*, 2011, Vol. 17, No. 7, pp. 2370–2384.
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* (Vascular plants of the Soviet Far East), Saint Petersburg: Nauka, 1985–1996, Vol. 1–8.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktsional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.
- Troeva E.I., Isaev A.P., Cherosov M.M., Karpov N.S., *The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia*, 2010, 390 p.
- Utkin A.I., *Lesa Tsentral'noi Yakutii* (Forests of Central Yakutia), Moscow: Nauka, 1965, 207 p.
- Zyryanova O.A., Milyutin L.I., Muratova E.N., Ryzhkova V.A., Larionova A.Y., Sedel'nikova T.S., Korets M.A., Mikhailova I.A., Boreal forests of Siberia: genetic, species and ecosystem diversity, *Contemporary Problems of Ecology*, 2008, Vol. 1, No. 1, pp. 22–28.