

БОТАНИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЫСОТНО-ПОЯСНОГО СПЕКТРА СЕВЕРНОГО МАКРОСКЛОНА ЗАПАДНОГО САЯНА

© 2011 М.В. Бочарников

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 29.04.2011

Анализ ботанического разнообразия горных территорий тесно увязан с прочно вошедшими в науку представлениями о высотно-поясной организации растительного покрова в горах. Типологический состав растительности гор находит дифференциацию в соответствии с высотной поясностью. В работе проанализированы аспекты изменения видового разнообразия лесной растительности высотно-поясного спектра северного макросклона Западного Саяна как результата воздействия комплекса факторов в соответствии с высотно-поясным градиентом.

Ключевые слова: *высотная поясность, ботаническое разнообразие, α - и β -разнообразие*

Неоднородность растительного покрова горной территории связана с ее высотно-поясной структурой, а также с экотопическим разнообразием внутривысотного уровня. Это проявляется в структурной и функциональной организации сообществ, различия в которой диагностируются биоклиматическими барьерами и экологической вариабельностью условий местообитаний. Основной единицей дифференциации растительного покрова в горах выступает высотный пояс [2]. Это типологическое объединение растительных сообществ, системообразующими связями которой выступают биоклиматические свойства определенного высотного уровня горной страны, в процессе исторического развития которого сформировались современные состав и структура растительного покрова.

Дифференциация растительности в результате влияния высотно-климатических факторов проявляется также и на внутривысотном уровне, с чем связано выделение высотных подпоясов и полос растительности. Специфика данных подразделений раскрывается с учетом фитоценологического оптимума конкретных растительных сообществ основных местообитаний, спектра жизненных форм, набора господствующих и согосподствующих синузид [10]. Традиционный подход к выделению высотных поясов, подпоясов и полос базируется на свойстве растительного покрова образовывать территориальные эколого-динамическое единства, объединенные системообразующими связями по градиентам биоклиматических и лито-эдафических факторов. Специфика каждого высотного уровня заключается в унификации типов данных единств в пределах основных экологических факторов. Понимание организации растительного покрова в горах с учетом структуры высотной поясности и выделения в ее спектре

структурно-динамических элементов является базисом для комплексной оценки ботанического разнообразия горных территорий.

Объект, материалы и методы. Высотно-поясные закономерности дифференциации ботанического разнообразия рассмотрены на примере северного макросклона Западного Саяна, относящегося к избыточно влажному сектору гор Южной Сибири [11]. Для высотно-поясного спектра характерно преобладание таежных лесов. В основу исследования положены оригинальные геоботанические описания лесной растительности (135 описаний) на различных высотных уровнях по стандартной методике [14]. Модельный полигон для исследований приурочен к бассейну реки Оя (правый приток Енисея) и представляет собой трансект, охватывающий различные высотные уровни хребтов макросклона. Ботаническое разнообразие проанализировано с точки зрения видового богатства лесных фитоценозов по высотному профилю. Использованы инвентаризационный и дифференцирующий виды разнообразия, применяемые для выявления богатства внутри сообщества и их типологических объединений по факторам среды [16, 18]. В качестве инвентаризационного использован показатель количества видов в фитоценозе (α -разнообразие), а в качестве дифференцирующего – индекс Уиттекера (β -разнообразие; $IУ = S/\alpha - 1$, где S – суммарное число видов, α – видовое богатство каждого фитоценоза в выборке).

Результаты. Исследуемая территория в глобальном масштабе относится к относительно небогатой по видовому богатству и обилию видов области [3]. Однако на региональном уровне эта горная территория характеризуется значительным разнообразием видов, растительных сообществ, а также экологическим потенциалом местообитаний. Высотно-поясной спектр северного макросклона Западного Саяна включает подтаежно-лесостепной, горнотаежный (черне-

вой и горнотаежный подпояса), субальпийский и альпийско-тундровый пояса. Леса подтаежного подпояса в зоне контакта с лесостепью Минусинской котловины на высотах 350-450 м представлены березово-сосновыми (*Pinus sylvestris*, *Betula pendula*) разнотравными сообществами мезофильного характера, приуроченные к гемибореальной области [1]. Своеобразие подтаежных лесов отмечалось рядом авторов [4, 17]. Южносибирские подтаежные леса представляют своеобразный коренной климатический тип растительности, в горах приуроченный к нижней части высотного спектра. Их распространение ограничивают высокие требования к теплообеспеченности ($\Sigma T > 10^\circ = 1800-2300^\circ$), в том числе положительная среднегодовая температура.

Выше подтаежных лесов в высотном поясе спектре расположен подпояс черневой тайги (400-800 м). Черневая тайга, рассматриваемая аналогом неморально-таежных лесов [3, 7, 17], представляет специфическое для гор Южной Сибири явление в рамках гемибореального типа растительности. Растительный покров черневого подпояса отличает разновозрастность и высокая производительность древостоев пихтово-кедровых (*Pinus sibirica*, *Abies sibirica*) с участием березы (*Betula pendula*) и осины (*Populus tremula*) коренных типов фоновых сообществ с мощным развитием травяного покрова с участием группы разновозрастных неморальных реликтов [12] преимущественно евроазиатского дизъюнктивного распространения (*Galium odoratum*, *Epilobium montanum*, *Stachys sylvatica*). Черневая тайга в биоклиматическом отношении развивается в условиях повышенной влагообеспеченности (годовая сумма осадков – 1000-1600 мм) при высокой теплообеспеченности ($\Sigma T > 10^\circ = 1100-1800^\circ$).

Горнотаежные темнохвойные леса, сменяющие с высотой черневые (800-1300 м), формируются при меньших тепловых ресурсах ($\Sigma T > 10^\circ = 700-1200^\circ$) при отрицательной среднегодовой температуре, что приводит к положительному балансу влаги. Исторически темнохвойная тайга связана с арктотретичными хвойно-широколиственными лесами [13, 15]. При единстве формационного состава с черневыми лесами (темнохвойные породы), горнотаежные темнохвойные леса характеризуются рядом специфических признаков: олигодоминантность древостоев (отсутствие в примеси березы, осины), флористическая и ценотическая близость различных типов леса при относительной бедности флористического состава тайги, тесная генетическая связь многих активных в сообществах видов растений (бореальный элемент) с тайгой.

Субальпийские темнохвойные леса получают развитие на верхнем пределе распространения лесного покрова в горах на высотах 1350-1500 м (нижняя полоса субальпийского пояса) до верхнего предела распространения древесной растительности (1700 м). Низкое положение

верхней границы леса на северном макросклоне обусловлено гумидным климатом высокогорий при низкой теплообеспеченности ($\Sigma T > 10^\circ = 300-700^\circ$). Пихтовые и кедровые редколесья диагностируются наиболее простой структурой, бедным флористическим составом с участием характерной группы эпигейных гипарктомонтанных лишайников (*Cladina rangiferina*, *C. stellaris*), а также участием альпийско-тундровых видов.

Таким образом, лесной покров гумидного сектора Западного Саяна развивается при значительной амплитуде термообеспеченности ($\Sigma T > 10^\circ = 300-2300^\circ$) на фоне повышенной влажности климата (годовая сумма осадков – 500-1800 мм). Проведен анализ взаимосвязи видового богатства фитоценозов для фоновых типов леса каждого из высотных уровней в зависимости от положения на высотном профиле. Для нивелирования влияния частных факторов среды, могущих воздействовать на разнообразие сообществ, в анализ включены сообщества транзитных частей пологих и средней крутизны склонов, приуроченных к одной экспозиции (северной). Такие местообитания были приняты за фоновые в условиях горной территории и наиболее репрезентативно отражающие спектр растительности в соответствии с высотной поясностью. Уровень видового богатства лесных фитоценозов (α -разнообразие) по отношению к абсолютной высоте (рис. 1) обнаруживает близкий к экспоненциальному характер изменения со значением величины достоверности аппроксимации $R^2 = 0,58$. Наиболее сложные по структуре и высокие по продуктивности низкогорные подтаежные леса характеризуются наибольшим видовым богатством, причем максимальных значений (до 65 видов на 400 м²) оно достигает на нижнем уровне высотного спектра – до 400 м. По мере увеличения абсолютной высоты происходит снижение видового богатства лесов, достигая минимума в высокогорьях (15-25 видов). При этом на каждом высотном уровне велико отклонение величин видового богатства от средних значений. Это может быть обусловлено многообразием экотопических условий (микrokлиматических, литологических), которые вносят коррективы в биоклиматический градиент как основополагающий фактор высотного пояса организации растительного покрова в горах. Изменение видового богатства сообществ высотного спектра в связи с высокой корреляцией с абсолютной высотой можно объяснить обеспеченностью термическими ресурсами, которые находят с ней прямую связь. Варьирование значений видового богатства в пределах высотных уровней при однородной биоклиматической обстановке обусловлено экологическим потенциалом территории, совокупностью литолого-геоморфологических условий, приводящих к разнообразию состава и пространственной структуры растительности.

Для оценки разнообразия лесной растительности в экологически разнородном пространстве, какой является горная территория, репрезентативно использовать дифференцирующее разнообразие. Оно позволяет оценить степень разнообразия растительности по градиенту ведущего фактора, прямодействующего на него, или в системе факторов, под влиянием которого развивается растительность. В качестве параметра дифференцирующего разнообразия использован индекс Уиттекера [16], который рассчитывался между сообществами одного высотного уровня (взяты высотные ступени от подножия высотного профиля до высокогорных лесов и редколесий с амплитудой 200 м).

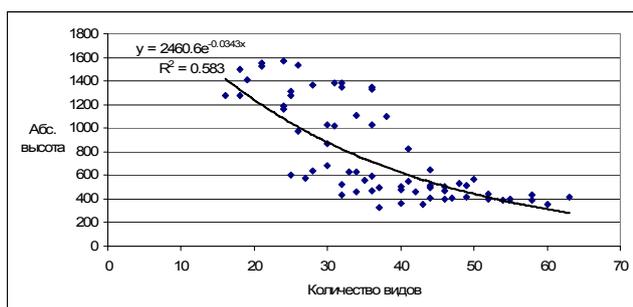


Рис. 1. Видовое богатство (α -разнообразие) лесных сообществ на высотном профиле

Анализ высотной дифференциации β -разнообразия показал как черты его сходства, так и различия с α -разнообразием, выражающиеся в ходе изменений по высотному профилю (рис. 2). Сходство наблюдается в максимальных значениях, приходящихся на предгорные районы, которые заняты подтаежными березово-сосновыми лесами (ИУ>5), что подтверждает высокий экологический потенциал наиболее теплообеспеченной территории горной системы. Выше по профилю значение индекса уменьшается, достигая минимальных значений в среднегорьях, занятых темнохвойной горной тайгой (ИУ=2-3). На высотах 1300-1500 м значение индекса достигает второго максимума на профиле, приуроченного к лесам и редколесьям субальпийского пояса. На верхнем пределе распространения лесной растительности бета-разнообразие таежных лесов снова уменьшается. На основе анализа распределения разнообразия можно сделать вывод о повышенном разнообразии лесов на их верхней границе, т.е. на экотоне бореального и высокогорных типов растительности. В связи с геологической молодостью высокогорной области и суровыми климатическими условиями ее растительный покров обладает мозаичной пространственной структурой и значительным разнообразием ценозов, отмечаемом на высоком иерархическом уровне даже в пределах небольшой территории. Его высокие значения отмечаются для различных горных систем с альпийским типом высокогорий

[6, 9]. В местообитаниях с повышенным увлажнением и снегонакоплением, относительно высокой трофностью (пологие и слабо наклонные поверхности речных террас, склонов и ложбин стока) на контакте с субальпийскими лугами развиваются крупнотравные пихтовые и кедровые леса. К местообитаниям, характеризующимся бедностью минерального питания, маломощным снежным покровом (крутые склоны, гольцовые поверхности в долинах и на водоразделах), приурочены принципиально иные в фитоценоотическом плане лишайниково-зеленомошные редколесья в комплексе с участками альпийско-луговой и высокогорно-тундровой растительностью. В целом, отмечается высокое ценоотическое разнообразие растительности высокогорий, особенно на контактах высотно-поясных подразделений. Такое разнообразие правомочно рассматривать в качестве ландшафтного (γ -разнообразие).

В пределах таежных лесов наблюдается повышенное разнообразие на экотоне принципиально различных макроэкологических обстановок, связанных с высотно-поясными закономерностями дифференциации среды. β -разнообразие лесной растительности субальпийского пояса выше, чем в более благоприятных по гидротермическим условиям горнотаежных и черневых лесах, однако ниже по сравнению с подтаежными лесами [9].

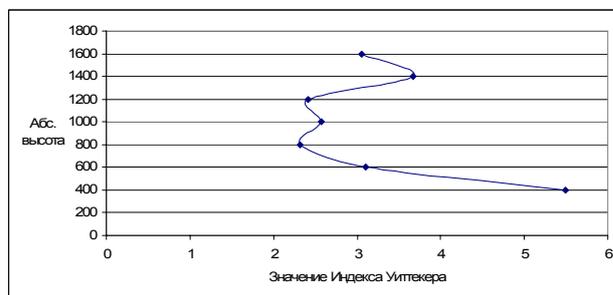


Рис. 2. β -разнообразие лесной растительности на высотном профиле

Специфика высотной дифференциации β -разнообразия может быть раскрыта с учетом анализа эколого-географического положения как всей системы высотной поясности, так и каждого из высотно-поясных подразделений. Таежный покров северного макросклона Западного Саяна развивается в широкой амплитуде, как абсолютных высот, так и биоклиматических условий, гранича на нижнем пределе высотно-поясного спектра с лесостепью Минусинской котловины, а на верхнем – с высокогорными типами растительности. Экотонный эффект, проявляющийся, в том числе, в пополнении видового состава рядом видов растительных сообществ контактирующих поясов, оказывает сильное воздействие на дифференцирующее разнообразие растительности, расчет которого зависит от числа и перечня

видов в каждом сообществе. Наименьшее разнообразие отмечается для лесов горнотаежного подпояса, видовое богатство которого в целом невелико, а основу видового состава в сообществах местообитаний всего экотопического разнообразия образует ядро бореальных видов, примесь к которым видов выше- и нижележащих поясов ограничена.

Выводы: общее обеднение видового богатства лесных фитоценозов с абсолютной высотой при смене гемибореального типа растительности бореальным в пределах рассматриваемого высотного пояса не влечет за собой аналогичное изменение β -разнообразия. Изменение α -разнообразия, дифференцированного в соответствии с высотной поясностью, хорошо коррелирует с теплообеспеченностью, а механизмы β -разнообразия, помимо гидротермического потенциала территории развития лесной растительности, включают связи с другими подразделениями растительного покрова высотного пояса спектра. Наибольшее влияние на β -разнообразие растительности для высотных уровней оказывают условия экотонных зон высотного пояса спектра (уровень типов растительности). Контакты поясных подразделений растительности разных типов обуславливают не только увеличение синтаксономического разнообразия, увеличения пространственной неоднородности, но и увеличение видового богатства конкретных фитоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. *Ермаков, Н.Б.* Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. – Новосибирск: изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
2. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (м-б 1:800 000) (под ред. *Г.Н. Огуревой*) // Серия карт природы для высшей школы. – М.: Экор, 1999.
3. *Куминова, А.В.* Растительный покров Алтая. – Новосибирск: изд-во СО АН СССР, 1960. 451 с.
4. *Лащинский, Н.Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. – Новосибирск: Наука, 1981. 271 с.
5. *Мальшиев, Л.И.* Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 8. С. 1137-1147.
6. *Моложников, В.Н.* Растительные сообщества Прибайкалья. – Новосибирск: Наука, 1986. 271 с.
7. *Назимова, Д.И.* Горные темнохвойные леса Западного Саяна. – Л.: Наука, 1975. 118 с.
8. *Назимова, Д.И.* Концепция лесорастительной зоны как структурной части биогеоценотического покрова / *Д.И. Назимова, Н.М. Андреева, Н.П. Поликарпов, М.А. Софронов* // Лесоведение. 2006. № 1. С. 3-13.
9. *Огурева, Г.Н.* Картографирование биоразнообразия / *Г.Н. Огурева, Т.В. Котова* // География и мониторинг биоразнообразия. – М.: изд-во НУМЦ, 2002. С. 371-418.
10. *Огурева, Г.Н.* Ботанико-географическое районирование СССР. – М.: изд-во МГУ, 1991. 78 с.
11. *Поликарпов, Н.П.* Климат и горные леса Южной Сибири / *Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова*. – Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.
12. *Положий, А.В.* Географический анализ флоры черневой тайги Кузнецкого Алатау / *А.В. Положий, Э.Д. Крапивкина* // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1971. № 5, сер. биол., вып. 1. С. 21-30.
13. *Сочава, В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги. – Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
14. *Сукачев, В.Н.* Методические указания к изучению типов леса / *В.Н. Сукачев, С.В. Зонн*. – М.: изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
15. *Толмачев, А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. – М.: изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
16. *Уиттекер, Р.* Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. 327 с.
17. *Шумилова, Л.В.* Ботаническая география Сибири. – Томск: изд-во Томского университета, 1962. 440 с.
18. *Sanchez, J.M.* Relationships between vegetation zonation and altitude in a salt-marsh system in northwest Spain / *J.M. Sanchez, J. Izco, M. Medrano M.* // Journal of vegetation science. 1996. Vol. 7. P. 695-702.

BOTANICAL DIVERSITY OF HIGH-ALTITUDE ZONE SPECTRUM OF WEST SAYAN NORTHERN MACROSLOPE

© 2011 M.V. Bocharnikov

Moscow State University named after M.V. Lomonosov

The analysis of mountain territories botanical diversity is closely coordinated with strongly entered into science the conceptions about high-altitude zone organization of vegetative cover in mountains. The typological structure of mountains vegetation finds differentiation according to high-altitude zone. In work aspects of change the specific diversity of forest vegetation of high-altitude zone spectrum of West Sayan northern macroslope as the result of complex factor influence according to high-altitude zone gradient are analysed.

Key words: *high-altitude zone, botanical diversity, α - and β -diversity*