

УДК 581.5:528.94 (911.2)

DOI: 10.21782/GIPR0206-1619-2018-4(66-75)

С.В. ДУДОВ*, ***Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991, Москва, Ленинские горы, 1, Россия, serg.dudov@gmail.com**Зейский государственный природный заповедник,
676246, Зeya, ул. Строительная, 71, Россия, serg.dudov@gmail.com**КРУПНОМАСШТАБНОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
ЗЕЙСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Представлена впервые составленная для Зейского государственного природного заповедника и хр. Тукурингра в целом крупномасштабная научно-справочная карта растительности м-ба 1:100 000. В основу легенды карты положен оригинальный полевой материал, контурная часть разработана на основе разносезонных космических снимков Landsat и Spot. Обосновано разграничение отдельных выделов с использованием моделей пространственного распространения ценологических значимых видов. Уточнена схема высотно-поясной дифференциации растительности, в восточной части хр. Тукурингра выделены три высотных пояса: подгольцовый, горно-таежный и подтаежный с подпоясами и высотноклиматическими полосами. Отражено ценологическое разнообразие и структура растительности в разрезе высотнопоясной и внутривысотной организации растительного покрова. Показано разнообразие растительных сообществ территории на уровне групп ассоциаций, реже ассоциаций в пределах формаций, в легенду карты включено 72 тематических выдела, в том числе два — тундр, пять — стлаников и редколесий, 42 — лесов, три — растительности скал и осыпей, по одному — лугов и зарослей кустарников. Обоснованы границы проникновения маньчжурского флороценологического комплекса в пределы хребта. Оценена пространственная роль различных растительных сообществ. Рассмотрены динамические состояния растительных сообществ и выявлены площади, занимаемые производными мелколиственными лесами и растительных сообществ ранних стадий послепожарного возобновления. Отмечена связь растительных сообществ с геоморфологическим строением территории, в частности, долинная растительность на карте рассмотрена в виде серий, которые отражают стадии формирования растительности разных экологических и возрастных уровней пойменно-террасового комплекса. Показано, что выявленные при картографировании закономерности экологической и пространственной приуроченности растительных сообществ могут быть экстраполированы на сопредельные горные районы Приамурья.

Ключевые слова: Дальний Восток, данные дистанционного зондирования, моделирование распространения видов, хр. Тукурингра, разнообразие растительных сообществ, эколого-морфологический подход.

S.V. DUDOV*, **

*Lomonosov Moscow State University,

119991, Moscow, Leninskie gory, 1, Russia, serg.dudov@gmail.com

**Zeya State Nature Reserve, 676246, Zeya, ul. Stroitel'naya, 71, Russia, serg.dudov@gmail.com

**LARGE-SCALE VEGETATION MAPPING
OF THE ZEYA STATE NATURE RESERVE**

Presented is a generally large-scale scientific reference vegetation map compiled for the first time at a scale of 1:100 000 for the Zeya State Nature Reserve and Tukuringra Range. The map legend is based on original field material, and the contour part of the map was developed by using Landsat and Spot imagery from different seasons. Spatial distribution models of species with a significant role in phytocenosis were used to delineate between vegetation units. The scheme of the altitudinal-belt differentiation of vegetation is refined; in the eastern part of Tukuringra Range, we identified three altitudinal belts: subgoletz, mountain-taiga and subtaiga, with subbelts and altitudinal-climatic belts. The cenotic diversity and structure of vegetation is presented in the context of the altitudinal-belt and intrabelt organization of vegetation cover. The map displays the diversity of plant communities of the territory at the level of groups of associations and, more rarely, associations within formations and provides 72 thematic units including five for tundras, five for elfin wood and open wood, 42 for forests, three for vegetation on rocks and screes, one for meadows, and one for shrubs. A rationale is given to the boundaries of encroachment of the Manchurian florocenotic complex on Tukuringra Range. An assessment is made of the spatial role of different plant communities. We examine the dynamical states of plant communities and identify the areas occupied by secondary small-leaved forests, and by

plant communities of early stages of post-fire rehabilitation. The association of plant communities with the geomorphological structure of the territory is pointed out; more specifically, the valley vegetation on the map is considered in the form of series reflecting the formation stages of vegetation at different ecological and age levels of the floodplain-terrace complex. It is shown that the patterns of ecological and spatial occurrence of plant communities as revealed by mapping them can be extrapolated to neighboring mountains of the Amur river basin.

Keywords: Far East, remote sensing data, species distribution modeling, Tukuringra Range, diversity of plant communities, ecological-morphological approach.

ВВЕДЕНИЕ

Географический подход к изучению биоразнообразия позволяет раскрыть закономерности пространственной организации биоты, что является важной составляющей при решении проблем ее сохранения. В изучении географических закономерностей растительного покрова эффективен картографический метод [1, 2], с высокой степенью объективности позволяющий выявить региональную специфику биоразнообразия.

Крупномасштабное картографирование природных комплексов особо охраняемых природных территорий представляет собой важную научную задачу. Универсальные научно-справочные карты растительности объединяют многоплановую информацию о растительном покрове территории и отражают связь типологического разнообразия растительности с ландшафтной структурой территории [3], а также служат основой для организации мониторинговых исследований компонентов природной среды. До настоящего времени территория Зейского заповедника была фактически не обеспечена каким-либо тематическим картографическим материалом. Несмотря на значительную по сравнению с окружающими районами ботаническую изученность данной территории, ее растительность отображалась ранее лишь на мелкомасштабных картах, причем это отображение ограничивалось породным составом лесов [4] либо наиболее общих закономерностей распределения растительности [5]. В мелком масштабе она показана на картах растительности бассейна р. Амур [6] и зоны Байкало-Амурской магистрали [7]. Таким образом, актуально создание крупномасштабной карты растительности Зейского заповедника как определенного итога и основы для дальнейшего ботанического изучения территории.

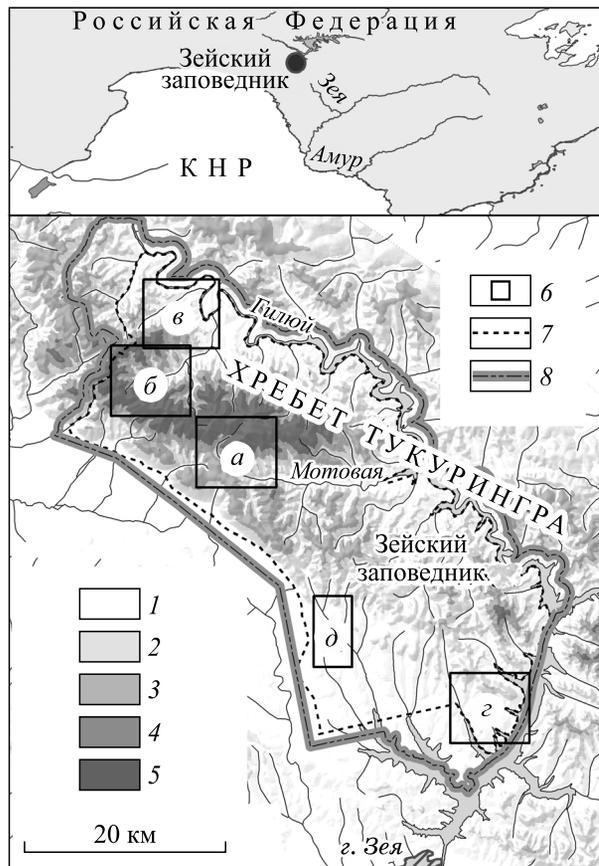
ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зейский заповедник располагается на севере Амурской области, в восточной части хр. Тукурингра. Хребет имеет складчато-глыбовое строение и представляет собой асимметричный горст. Общий характер рельефа основной части территории — среднегорный, сильно расчлененный [8] (рис. 1).

Основная закономерность организации растительного покрова хр. Тукурингра как горной территории — это высотная поясность. Для востока хребта характерен Нижнегилюйский вариант гольцово-тундрово-стланиково-редколесно-таежного типа поясности хр. Янкан-Тукурингра [9], а также значительна роль лесов из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) в высотном спектре. В качестве отличительной особенности указывается

Рис. 1. Карта-схема Зейского государственного природного заповедника.

Высота над уровнем моря, м: 1 — 200–400, 2 — 400–600, 3 — 600–800, 4 — 800–1000, 5 — 1000–1443. Границы: б — фрагментов крупномасштабной карты а–д (см. рис. 2), 7 — охранной зоны (участок картографирования), 8 — Зейского заповедника.



присутствие в растительном покрове лесов дуба монгольского (*Quercus mongolica*) и березы даурской (*Betula davurica*), находящихся здесь предел своего распространения, а также выраженного подпояса лесов из ели аянской (*Picea ajanensis*).

Полевые исследования растительного покрова проводили детально-маршрутным методом. В 2011–2014 гг. выполнено 250 полных и 230 кратких геоботанических описаний. Контурная часть карты разработана на основе разносезонных космических снимков Landsat 5, 7, 8 и Spot 5. Используются материалы лесной таксации 1980 и 2015 гг., хранящиеся в архиве Зейского заповедника.

Для идентификации отдельных растительных сообществ использованы модели пространственного распространения видов. Выполненное моделирование пространственного распространения видов (англ. species distribution modeling) позволяет установить взаимосвязь местонахождений видов и факторов окружающей среды. Модели построены с использованием метода максимальной энтропии, реализованного в программном пакете MaxEnt [10] для 70 видов сосудистых растений нижнего горного пояса хребта. Исходными данными служили фактические места находок видов, снимки Landsat и цифровая модель рельефа; технические детали и анализ полученных моделей подробно обсуждены в [11]. Для отграничения рододендроновых и кустарниковых травяных лиственничных лесов, а также производных мелколиственных лесов на их месте использовали модели видов, константных в данных сообществах: рододендрона даурского (*Rhododendron dahuricum*), спиреи средней (*Spiraea media*), чины низкой (*Lathyrus humilis*), горошка разветвленного (*Vicia ramuliflora*), полыни пижмолистной (*Artemisia tanacetifolia*). Распространение широколиственных и субнеморальных лиственничных лесов уточнено по моделям березы даурской, касатика низкого (*Iris uniflora*), сростнохвостника дельтовидного (*Synurus deltooides*), володушки длинноручевой (*Bupleurum longiradiatum*). Опыт картографирования горной растительности показывает перспективность данного подхода [12, 13].

Контурные возобновляющихся растительных сообществ на горах выделены на основе анализа разновременной дистанционной информации — разносезонных снимков Landsat с 2000 по 2015 г., а также с использованием слоев карты изменения лесов мира в XXI в. [14].

Вышеперечисленная пространственная информация была объединена в ГИС-проект в программе ArcGis 10.3.1.

Снимок системы Spot 5 получен в рамках программы “Геопортал МГУ”, Landsat — на основе web-сервиса Геологической службы США [15].

ПРИНЦИПЫ СОСТАВЛЕНИЯ КАРТЫ

Карта растительности м-ба 1:100 000 составлена для территории Зейского государственного природного заповедника и его охранной зоны общей площадью 1206 км².

Классификация растительности, положенная в основу легенды карты, проведена на основе эколого-морфологического подхода [16], базируется на оригинальном полевом материале и учитывает имеющиеся данные о разнообразии и структуре растительности исследованной территории [4, 5, 17–20]. За высшие иерархические категории в рубрикации легенды карты приняты высотно-поясные подразделения. В их пределах выделены расположены по формационному принципу. Масштаб карты (1:100 000) позволил отобразить ценотическое разнообразие растительности территории на уровне групп ассоциаций, реже — ассоциаций в пределах формаций. Легенда карты содержит 72 номера.

На основе литературных и полевых данных выявлены динамические связи растительных сообществ. Коренные, длительно- и короткопроизводные растительные сообщества изучены в рамках представления об эпитаксоне В.Б. Сочавы [2] — сопряженного рассмотрения динамических состояний растительных сообществ и их материнского ядра.

Опыт крупномасштабного картографирования горной растительности показывает, что в качестве картографируемых единиц необходимо использовать как однородные (гомогенные) растительные сообщества (фитоценомеры), так и сложные их комбинации (фитоценохоры) [2]. Благодаря этому подходу на составленной карте растительности отражены многообразие и динамическая сопряженность растительных сообществ долин рек как серийных рядов.

На карте удалось проследить известный на хр. Тукурингра [5, 18, 19, 21, 22] ботанико-географический рубеж перехода маньчжурского флороценотического комплекса в восточносибирский борельный.

Легенда

к фрагментам карты растительности Зейского заповедника м-ба 1:100 000¹

Подгольцовый пояс (1100–1442,8 м над ур. моря)

Горные тундры

1. Кустарничковые (с рододендромом мелколистным (*Rhododendron parvifolium*), ивой клинолистной (*Salix sphenophylla*), диапенсией обратнойцевидной (*Diapensia obovata*) кустарничково-лишайниковые тундры в сочетании с куртинами кедрового стланика (*Pinus pumila*), ольховника (*Dushekia fruticosa*) и ерника (*Betula divaricata*) на щебнистых пологих склонах и вершинных поверхностях.
2. Осоково (с осокой жестковидной (*Carex rigidoides*) и кругловатой (*C. rotundata*) и пушицево (*Eriophorum humile*))-моховые (аулакомниум вздутый (*Aulacomnium turgidum*), сфагнум ленский (*Sphagnum lenense*)), лишайниково-моховые тундры на пологих склонах и поверхностях с близким залеганием многолетней мерзлоты.

Стланики и редколесья

3. Сообщества кедрового стланика мертвопокровные, зеленомошные и кустарничковые с рододендромом золотистым (*Rhododendron aureum*), можжевельником сибирским (*Juniperus sibirica*), ерником в сочетании с криволесьями из березы шерстистой (*Betula lanata*), лиственничными редколесьями на каменистых склонах и вершинных поверхностях отрогов.
 - 3.1. Низкорослые и разреженные сообщества кедрового стланика бруснично-багульниковые, моховые иногда с участием ольховника, ерника на субгоризонтальных поверхностях и пологих склонах.
 - 3.2. С ольховником, в сочетании с сообществами петрофитов на выходах коренных пород, каменных развалах, скальных останцах.
4. Криволесья из березы шерстистой с кедровым стлаником разнотравно- и вейниково (*Calamagrostis purpurea*)-зеленомошные на склонах разной крутизны.
 - 4.1. В сочетании с еловыми редколесьями плауново (плаун сомнительный (*Lycopodium dubium*), дифазиаструм альпийский (*Diphasiastrum alpinum*))-чернично (*Vaccinium myrtillus*)-зеленомошными.
5. Сочетания разреженных криволесий из березы шерстистой, разнотравно-вейниковых лугов, фрагментов каменистых осыпей на участках залегания снежников на крутых склонах.
6. Лиственничные редколесья ерниковые и кедровниково-моховые на пологонаклонных поверхностях нагорных террас.

Горно-таежный пояс (330–1300 м над ур. моря)

Подпояс еловых лесов (700–1300 м над ур. моря)

Леса из ели аянской

7. С участием березы шерстистой бруснично-зеленомошные и плауново (плаун годичный (*Lycopodium annotinum*))-зеленомошные на склонах разной экспозиции.
 - 7.1. С куртинами стлаников, фрагментами петрофитных группировок, каменистыми осыпями на крутых склонах.
8. Елово-лиственничные и лиственничные зеленомошные и мелкотравно-зеленомошные

Подпояс лиственничных лесов (330–1100 м над ур. моря)

Верхняя высотная полоса (500–1100 м над ур. моря)

Леса из лиственницы Гмелина

9. Разреженные кедровостланиковые багульниково-брусничные зеленомошные и лишайниково-зеленомошные, иногда с фрагментами сообществ кедрового стланика на выположенных поверхностях денудационного выравнивания и вершинах хребтов.
10. Лиственничные редколесья кедровостланиковые в сочетании с зарослями стланика, сфагновые, багульниковые зеленомошные, иногда со сфагновыми болотцами и обводненными мочажинами.
11. Лиственничные, иногда с ольховником, стлаником и ерником, багульниковые (багульник болотный (*Ledum palustre*)) и бруснично-багульниковые на пологих склонах и пологонаклонных поверхностях денудационного выравнивания.
12. Лиственничные рододендроновые вейниково-брусничные, вейниковые, иногда с заметным участием мха ритидиума (*Rhytidium rugosum*) на крутых освещенных склонах.
 - 12а. Березовые из березы плосколистной (*Betula platyphylla*) и лиственнично-березовые вейниково-брусничные леса.
13. Лиственничные, иногда с участием ели, березы и осины с ольховником зеленомошные и бруснично-зеленомошные леса на крутых и средней крутизны склонах теневых экспозиций.

¹ Дополнительный цифровой индекс, например “9.1”, показывает сочетание растительных сообществ, буквенный индекс — “11б” — отображает производные от исходного типа растительных сообществ, символ “L” показывает ранние стадии возобновления растительности после пожаров.

14. Лиственничные брусничные и мелкотравно-брусничные на пологих и средней крутизны склонах разных экспозиций.
 14а. Березовые и осиновые с лиственницей брусничные и вейниково-брусничные.
 14L. Березовые и лиственничные молодняки, фрагменты нарушенных древостоев, часто с повышенной долей кустарников (малины сахалинской (*Rubus sachalinensis*), бузины обыкновенной (*Sorbus racemosa*), ольховника), разнотравно-вейниковые с участием нитрофилов — чистотела азиатского (*Chelidonium asiaticum*), крапивы узколистной (*Urtica angustifolia*).
15. Лиственничные с участием ели, березы и осины рододендроновые вейниковые, зеленомошные, редко-покровные леса в сочетании с выходами коренных пород, каменистыми осыпями с фрагментарной петрофитной растительностью на крутых склонах.
 15.1. С фрагментами шерстистоберезово-еловых лесов сорлячком сибирским (*Diplazium sibiricum*), волжанкой двудомной (*Arunca dioicus*), лабазником дланевидным (*Filipendula palmata*) по элементам эрозионной сети.
16. Лиственничные редины ерниковые сфагновые (мари) на пологих склонах, подгорных делювиальных шлейфах.
 17. Лиственничные, часто разреженные, ерниковые багульниковые сфагновые (сфагнум Гиргензона (*Sphagnum girgensohnii*)) на крутых склонах теневых экспозиций.
 18. Лиственничные голубично-багульниково-брусничные на пологих склонах, делювиальных шлейфах.
 Леса из ели аянской
19. Папоротниковые (со щитовником распростертым (*Dryopteris expansa*), орлячком сибирским) зеленомошные на склонах теневых экспозиций по водосборным понижениям и ложбинам стока.
 Леса из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*)
20. С лиственницей ерниковые багульниково-зеленомошные на вершинных поверхностях.
 21. Лиственнично-сосновые с березой, осинкой рододендроновые петрофитноразнотравные на верхних частях склонов.
 Растительные сообщества скал и выходов коренных пород
22. Каменистые осыпи и курумы с группировками петрофитов: полыни заячьеголовой (*Artemisia lagocephala*), многоножки сибирской (*Polypodium sibiricum*), щитовника пахучего (*Dryopteris fragrans*) и др.
 22.1. В сочетании с фрагментами лиственничных, березовых и еловых лесов.
 Нижняя высотная полоса (330–800 м над ур. моря)
 Лиственничные леса
23. Рододендроновые вейниково-брусничные на пологих склонах и пологонаклонных поверхностях.
 23а. Березовые с лиственницей, иногда с ольховником, брусничные и вейниково-брусничные.
 23L. Восстановительные стадии на гарях — березовые и лиственничные молодняки, куртины ольховника, багульника с фрагментами нарушенных древостоев на месте лиственничных рододендроновых брусничных лесов.
24. Лиственничные с участием мелколиственных пород спирейно-рябинниковые хвощевые и хвощево-лабазниково-вейниковые по пологим склонам водосборных понижений.
 25. С участием мелколиственных пород кустарниковые с рододендроном даурским, спиреей средней, смородиной мелкоцветковой (*Ribes pallidiflorum*) и малоцветковой (*R. pauciflorum*), шиповником иглистым (*Rosa acicularis*) разнотравно-вейниковые преимущественно на крутых и средней крутизны освещенных склонах.
 25а. Березовые и осиновые с примесью лиственницы кустарниковые разнотравные и разнотравно-вейниковые леса.
 25L. Восстановительные стадии на гарях — березовые и осиновые молодняки, фрагменты нарушенных древостоев на месте рододендровых и кустарниковых травяных лиственничных лесов.
26. Лиственничные, часто с осинкой, березой, рододендровые с участием петрофитов спиреи уссурийской (*Spiraea ussuriensis*) и голокучника иезского (*Gymnocarpium jessoense*) на крутых освещенных склонах.
 Подтаежный пояс (250–500 м над ур. моря)
 Лиственничные леса
27. С осинкой, березой, иногда с участием черной березы рододендроновые разнотравно-вейниковые с участием неморальных видов (володушки длиннолучевой и касатика низкого) на крутых и средней крутизны освещенных склонах.
 27а. Березовые кустарниковые разнотравно-вейниковые с участием неморальных видов, иногда со значительным участием башмачка пятнистого (*Cypripedium guttatum*) и крупноцветкового (*C. macranthum*).
28. Лиственничные с черной березой иногда с дубом, липой амурской, ильмом японским в подросте неморально-разнотравные.
 Сосновые леса
29. Сосновые, лиственнично-сосновые рододендроновые разнотравно-вейниковые с участием неморальных видов на крутых и средней крутизны освещенных склонах.

Широколиственные леса

30. Дубовые и дубово-черноберезовые, иногда с леспедецей двуцветной (*Lespedeza bicolor*) разнотравно-осоковые с осокой возвратившейся (*Carex reventata*) и ланцетной (*C. lanceolata*) на крутых освещенных склонах.
31. Черноберезовые и дубово-черноберезовые разнотравные и петрофитно-разнотравные, иногда в сочетании с петрофитными сообществами выходов коренных пород на крутых освещенных склонов.
- 31.1. В сочетании с выходами карбонатных пород с участием кальцефильных видов.

Растительные сообщества скал и выходов коренных пород

32. Сообщества петрофитов полыни Гмелина (*Artemisia gmelinii*) и монгольской (*A. mongolica*), мятлика кистевидного (*Poa botryoides*), лапчатки скученной (*Potentilla acervata*) с участием неморальных видов.

Растительность долин

Растительные сообщества долины р. Гиллюй

33. Прирусловые ивняки из ив удской (*Salix udensis*) и росистой (*S. rorida*) в сочетании с багульниковыми лиственничными и еловыми папоротниковыми лесами.
34. Еловые со свидиной белой (*Swida alba*) папоротниковые на надпойменных террасах.
35. Лиственничные редины (мари) на пологонаклонных поверхностях надпойменных террас и делювиальных шлейфах прилегающих склонов.
- 35.1. В сочетании с беслесными кочкарными сфагновыми болотами, озерными комплексами.

Растительные сообщества средних речных долин (2–5-го порядков)

Растительность долин с преобладанием пойм и дренированных надпойменных террас

36. Серия: растительность галечников. Леса из тополя душистого (*Populus suaveolens*) и Максимовича (*P. maximoviczii*), чозении (*Chosenia arbutifolia*). Ивняки. Ольховники из ольхи волосистой (*Alnus hirsuta*). Еловые леса из ели сибирской (*Picea obovata*) и аянской свидиновые зеленомошные папоротниковые лиственничные моховые и брусничные леса.
37. Серия: ивняки, тополевики и чозенники, ольшанники, кустарниковые сообщества из ерника, спиреи иволистой (*Spiraea salicifolia*), жимолости съедобной (*Lonicera caerulea*), мохово-пестрохвошечные (*Equisetum variegatum*) ковры наледных полян. Еловые и лиственничные леса.
38. Серия: растительность галечников. Ивняки. Ивово-ерниковые сообщества. Лиственничные багульничковые, еловые зеленомошные и папоротниковые леса.
39. Серия: ивняки и ольшаники, еловые папоротниковые, лиственничные с пологом из ольхи пушистой с березкой кустарниковой в подлеске багульничковые и зеленомошные леса.

Растительность долин с развитой прирусловой поймой, дренированными и заболоченными надпойменными террасами

40. Серия: растительность галечников. Ивняки. Топольевые и чозениевые леса. Еловые и лиственничные леса, заболоченные лиственничные редколесья.

Растительность долин с высокой интенсивностью русловых процессов со слабовыраженным пойменно-террасовым комплексом

41. Растительность галечников. Фрагментарные ивовые леса, лиственничные и еловые зеленомошные и травяные леса.

Растительность долин с преобладанием пойм и заболоченной надпойменной террасы

42. Серия: растительность галечников. Ивняки и ольшаники, тополевые, еловые и лиственничные леса в сочетании с заболоченными лиственничными редколесьями (марями), сфагновыми болотами.

Растительные сообщества малых речных долин (1-го и 2-го порядков)

43. Стланики, редколесья из березы шерстистой, ивняки в пределах подгольцового и верхней части горно-таежного пояса.
44. Фрагменты еловых зеленомошных, лиственничных лесов в сочетании с полосами ивняков.
45. Кустарниковые (шиповниково-рябинниковые разнотравно-папоротниковые с участием неморальных видов, ивово-ольховые) сообщества.

АНАЛИЗ КАРТЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В ходе работы над картой уточнена схема высотно-поясной дифференциации территории. В восточной части хр. Тукурингра представлены три высотных пояса растительности, в пределах которых выделены подпояса и высотно-климатические полосы. Нижней высотной ступенью (250–500 м над ур. моря), развитой только в призейской части заповедника, является подтаежный пояс дубово-черноберезовых и субнеморальных лиственничных лесов с участием неморальных маньчжурских видов. На высотах 400–1300 м над ур. моря развит горно-таежный пояс, в пределах которого по формационному составу лесов выделяются два подпояса: верхний еловых лесов (900–1300 м над ур. моря) и нижний

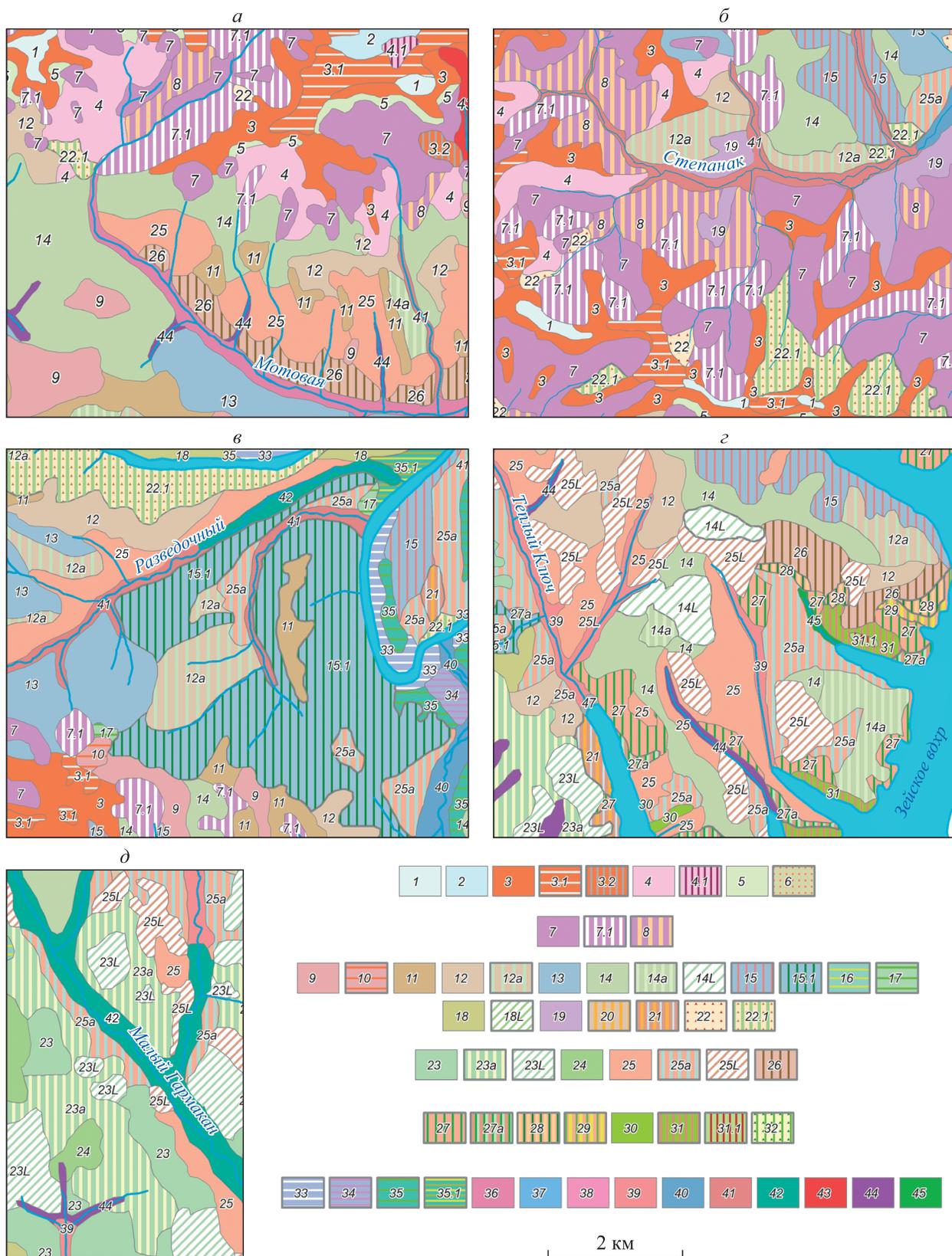


Рис. 2. Фрагменты карты растительности Зейского заповедника (а–д) (м-б 1:100 000).

Расположение представленных фрагментов см. рис. 1. 1–45 — см. легенду.

лиственничных лесов (400–1000 м над ур. моря). Последний по типологическому составу дифференцирован на две высотные полосы: нижняя (330–600 м над ур. моря) сформирована лиственничными рододендроновыми вейниково-брусничными и разнотравно-вейниковыми лесами, а верхняя (500–1000 м над ур. моря) образована преимущественно лиственничниками багульниковыми, брусничными и зеленомошными. Своеобразный верхний подпояс горно-таежного пояса (900–1300 м над ур. моря) образуют еловые зеленомошные леса. Они же выходят на верхнюю границу леса. На поднятой поверхности денудационного выравнивания на абсолютных отметках 1100–1442,8 м над ур. моря развиваются растительные сообщества подгольцового пояса, в пределах которого прослеживаются три высотно-климатические полосы растительности: горных тундр, сообществ кедрового стланика и криволинейных из березы шерстистой [17].

Создание крупномасштабной карты позволило оценить пространственную роль различных растительных сообществ. Растительность подгольцового пояса покрывает менее 5 % от общей площади заповедника, горные тундры при этом составляют около 0,25 %, а сообщества кедрового стланика — 3,5 %. По занимаемой площади преобладают горно-таежные леса: лиственничные — 54 %, еловые — 8,7 %. Леса нижнего подпояса занимают немногим менее 79 %, в основном это леса с формированием лиственницы Гмелина (59 %). Лесные пожары обусловили широкое распространение на территории заповедника растительных сообществ ранних стадий послепожарного возобновления (7 % общей площади), а также производных березовых и осиновых лесов, которые покрывают 22 % площади пояса (18 % всей территории). В нижней полосе горно-таежного пояса до 40–50 % занято производными лесами.

Анализ карты позволил выявить связь распределения растительности с геоморфологическим строением территории. Сообщества подгольцового пояса приурочены, в большинстве своем, к высоким (1200–1400 м над ур. моря) пологонаклонным поверхностям останцов денудационного выравнивания. Нижележащие, преимущественно крутые, склоны заняты подпоясом еловых лесов. В его пределах широко распространены осыпи, выходы коренных пород (рис. 2, легенда, 22, 22.1), на некоторых склонах отмечены сочетания еловых лесов, редколесий из березы шерстистой, стлаников и петрофитных группировок, представляющие серийные сообщества на динамичных склонах.

Реликтовые поверхности денудационного выравнивания на высотах 800–1000 м над ур. моря покрыты сравнительно однообразными лиственничными бруснично-багульниковыми, реже — разреженными кедровостланиковыми бруснично-багульниковыми лесами (см. рис. 2, легенду, 9, 10, 11), что составляет 5,7 и 1,3 % территории соответственно. Это связано с повсеместным развитием здесь многолетней мерзлоты. Пологие и средней крутизны склоны верхней полосы горно-таежного пояса покрыты лиственничными и возникшими на их месте березовыми мелкоотравно-брусничными и брусничными лесами. На крутых склонах теневых экспозиций развиты лиственничные зеленомошные леса, занимающие 14 % территории.

К южному макросклону хр. Тукурингра, а также к южным склонам крупных долин до высот 700–800 м над ур. моря приурочены лиственничные и сформировавшиеся на их месте мелколиственные кустарниковые разнотравно-вейниковые сообщества (см. рис. 2, легенду, 25, 25a), близкие по флористическому составу к южнотаежным лиственничникам Амуро-Зейского плато [18]. В низкогорной части заповедника (нижнее течение рек Гармакан, Малый Гармакан, Широковки) данные леса встречаются также на склонах северо-восточной и западной экспозиций. Лиственничные кустарниковые травяные леса представляют собой основу растительности нижней высотно-климатической полосы горно-таежного пояса.

Располагающиеся на северо-западной границе своего распространения и приуроченные к склонам Зейского ущелья дубово-черноберезовые леса занимают крайне незначительные площади (менее 0,5 %), субнеморальные лиственничные леса — немногим более 1,5 % территории. В целом подтаежный пояс охватывает 2 % территории заповедника.

Таким образом, в пределах заповедника на склонах Зейского ущелья и долины Гилюя на протяжении 60–70 км наблюдается постепенное угасание неморального фитоценоотического элемента, проявляющееся в переходе от черноберезово-дубовых и черноберезовых лесов (см. рис. 2, легенду, 30, 31) к лиственничным лесам с участием неморальных видов (см. рис. 2, легенду, 27, 27a, 28) и к петрофитной растительности с участием неморальных видов выходов коренных пород (см. рис. 2, легенду, 32) — крайнему рубежу распространения маньчжурских видов в Приамурье.

Долинная растительность на карте рассмотрена в виде серий, которые отражают стадии формирования сообществ разных экологических и возрастных уровней пойменно-террасового комплекса.

Типизация речных долин произведена по набору стадий серийного ряда и пространственной роли сообществ, определяемых морфологической структурой речных долин, в частности, степени развития пойменного и террасового комплексов. В целом растительностью долин на территории Зейского заповедника занято 7 % площади. В общем виде выражены следующие стадии пойменной серии: пионерная растительность галечников (подрост чозении тополя, группировки полыней и осок → ивовые, ивово-ольховые, тополево-чозениевые и тополевые леса → лиственничные кустарниковые со свидой белой и рябинником рябиннолистным (*Sorbaria sorbifolia*) → еловые папоротниковые и зеленомошные леса. На надпойменных террасах, в зависимости от степени развития на них многолетней мерзлоты и сопряженного с этим ухудшения дренажа почвы, формируются лиственничные багульниковые леса и сфагновые лиственничные редины (мари).

Широкое распространение на хр. Тукурингра имеют долинные наледные явления. Образование обширных (до несколько километров) и мощных (до 5–7 м) наледей связано с развитием трещиноватых пород в зонах разломов [4]. На их месте формируются специфические растительные сообщества наледных полей — мохово-пестрохвошечье ковры. Мезокомбинации растительности долин с участием наледных полей показаны на карте (см. рис. 2, легенду, 35).

В поймах небольших водотоков южного макросклона хребта (Банний, Малой Эракингры, Гулик) принимают участие своеобразные ивово-ерниковые сообщества и разреженные ерниковые лиственничные леса (см. рис. 2, легенду, 36). В долинах небольших рек — притоков р. Зеи (ныне впадающих в Зейское водохранилище) широкое распространение имеют лиственничные с ольхой пушистой голубичные, принимают также участие еловые, преимущественно из ели сибирской, леса (см. рис. 2, легенду, 37). Отдельно (см. рис. 2, легенду, 39) показана растительность узких речных долин с сильным падением (70–80 м/км), где слабо развиты растительные сообщества пойменного и террасового комплексов. В силу активных русловых процессов растительный покров здесь динамичен. К данному типу отнесены долины рек — притоков р. Гилюй (Изюбриной, Курынги и др.).

Отдельным выделом показаны долины с развитой надпойменной террасой, скованной мерзлотой, где формируются лиственничные редины сфагновые (см. рис. 2, легенду, 40). Данные сообщества занимают до 70 % площади долины. В качестве особой категории также дана растительность широких слабодифференцированных долин Хаимкано-Гуликской низменности (см. рис. 2, легенду, 41) и рассмотрена растительность малых рек и ключей (1–2-го порядков).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выполненная как для территории Зейского заповедника, так и хр. Тукурингра в целом, крупномасштабная карта растительности позволила оценить пространственную роль различных растительных сообществ и получить, таким образом, представление о ценотическом разнообразии и структуре растительности в разрезе высотно-поясной и внутривысотной организации растительного покрова.

Опыт картографирования горной растительности показывает перспективность применения для выявления границ растительных сообществ модели пространственного распространения отдельных индикаторных видов.

Выделенные динамические категории в рамках представления об эписсоциации позволили отобразить современный растительный покров и оценить степень сохранности эколого-фитоценотического разнообразия вне широко распространенных нарушений растительности пожарами.

В качестве гетерогенных единиц растительности — фитоценохор — на карте представлены долинные комплексы растительности, отражающие связь набора и пространственной роли растительных сообществ с морфологической структурой речных долин.

Таким образом, составленная карта дополняет известные сведения о растительном покрове заповедника и хр. Тукурингра в целом. Ее анализ дает новую информацию для понимания положения хребта в ботанико-географическом пространстве всей горной цепи Янкан–Тукурингра–Джагды. Выявленные закономерности экологической и пространственной приуроченности растительных сообществ могут быть экстраполированы на сопредельные горные районы Приамурья.

Составленная нами карта растительности может в дальнейшем послужить пространственной основой для мониторинга природных экосистем Зейского заповедника, а также быть использована специалистами, проводящими разноплановые географические и биологические исследования.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского научного фонда (14–50–00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берлянт А.М. Картографический метод исследования: Практическое пособие. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — 256 с.
2. Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. — Новосибирск: Наука, 1979. — 190 с.
3. Емельянова Л.Г., Огуреева Г.Н. Биогеографическое картографирование. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. — 132 с.
4. Гольшева Л.Ф. Флора и растительность Зейского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. — 25 с.
5. Стецура Н.Н. Состав и динамика растительности Зейского заповедника в связи с вопросами ее охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1984. — 24 с.
6. Сочава В.Б. Ботанико-географические соотношения в бассейне Амура // Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). — Л.: Наука, 1969. — С. 5–15.
7. Белов А.В., Лавренко Н.Н. Проблемы геоботанического картографирования зоны Байкало-Амурской магистрали // Геоботаническое картографирование 1977. — Л.: Наука, 1977. — С. 3–19.
8. Готванский В.И. Рельеф восточной части хр. Тукурингра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток; Хабаровск: Изд-во Хабар. компл. науч.-исслед. ин-та, 1968. — 24 с.
9. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта м-ба 1:8 000 000 / Отв. ред. Г.Н. Огуреева. — М.: Изд. центр “Интеграции”, 1999. — 64 с.
10. Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. — 2008. — Vol. 31. — P. 161–175.
11. Дудов С.В. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хребта Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) // *Журн. общ. биол.* — 2016. — Т. 77, № 1. — С. 16–28.
12. Dobrowski S.Z., Safford H.D., Cheng Y.B., Ustin S.L. Mapping mountain vegetation using species distribution modeling, image-based texture analysis, and object-based classification. // *Applied Vegetation Sci.* — 2008. — Vol. 11. — P. 499–508.
13. Redon M., Isenmann M., Sanz T., Luque S. Prédiction de la distribution d’alliances de végétation des milieux ouverts d’altitude à l’aide de l’approche dite du maximum d’entropie // *CARHAB-Volet modélisation — Rapport d’avancement novembre 2012*. IRSTEA. — 2012. — P. 1–77.
14. Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O., Townshend J.R.G. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change // *Science*. — 2013. — Vol. 342, N 6160. — P. 850–853.
15. EarthExplorer. U.S. Department of the Interior U.S. Geological Survey [Электронный ресурс]. — <https://earthexplorer.usgs.gov> (дата обращения 10.04.2018).
16. Александрова В.Д. Классификация растительности. — Л.: Наука, 1969. — 275 с.
17. Дудов С.В. Разнообразие, структура и картографирование растительности высокогорий хребта Тукурингра (Зейский заповедник) // *Растительный мир Азиатской России*. — 2015. — Т. 3, № 19. — С. 36–48.
18. Ильинская С.А., Брысова Л.П. Леса Зейского Приамурья. — М.: Наука, 1965. — 210 с.
19. Гольшева Л.Ф., Петелин Д.А., Васильев Н.Г. Растительность // *Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область)*. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. — С. 167–228.
20. Куваев В.Б., Стецура Н.Н. Горные моховые лишайники в Зейском государственном заповеднике // *Бот. журн.* — 1985. — Т. 70, № 2. — С. 221–231.
21. Удра И.Ф. Северные пределы распространения некоторых видов неморальной флоры в бассейне реки Зeya // *Биол. науки*. — 1968. — № 11. — С. 74–77.
22. Грибова С.А. Главнейшие черты растительного покрова западной части Амурской области // *Амурская тайга*. — Л.: Наука, 1969. — С. 16–35.

Поступила в редакцию 16 июня 2016 г.