

ности разлета семян лиственницы и сосны // Экология растительного мира Якутии: тез. докл. респ. конф. научной молодежи. – Якутск, 1992. – С. 23 - 24.

17. Лыткина Л.П., Исаев А.П., Чикидов И.И. Дальность разлета семян лиственницы в лесах Якутии // Наука и образование. – 2005. – №2. – С. 16–17.

18. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Naturalist. – 1977. – V. 3, № 982. – P. 1119–1144.

19. Botkin D.B. Causality and succession // Forest succession: Concepts and application. – N.Y. et al.: Springer-Verlag, 1981. – P. 36–58.

20. Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербаков И.П. и

др. Леса среднетаежной подзоны Якутии. – Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1994. – 140 с.

21. Чикидов И.И. О типологическом положении лиственничников с преобладанием в напочвенном покрове мертвого покрова // Научная конф. студентов и молодых ученых. VII Лаврентьевские чтения: сб. статей. Т. III. – Якутск, 2003. – С.55–58.

22. Чикидов И.И. Климатические предпосылки возникновения очагов массового размножения сибирского шелкопряда в Центральной Якутии // Материалы научно-практической конференции «Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы». Т.1. – Якутск: Изд-во ЯГУ, 2006. – С.146–159.

Поступила в редакцию 18.11.2014

УДК 581.526.42:581.524.3(282.256.84)

Аллювиогенные сукцессии лесной и кустарниковой растительности долины р. Алазеи (Колымская низменность, Северо-Восточная Якутия)

А.П. Ефимова

В 2009 г. проведены флористико-геоботанические исследования с целью оценки современного состояния и изучения особенностей первичных аллювиогенных сукцессий лесной и кустарниковой растительности долины среднего течения р. Алазеи. Исследования выполнены с применением традиционных и новейших геоботанических подходов и методов. Установлено, что сукцессионные смены в долине р. Алазеи демонстрируют наличие общих принципиальных признаков, присущих аллювиогенной динамике растительности в развитых долинах равнинных рек: векторное качественно-структурное усложнение экосистем в процессе перехода от открытых травяных группировок к зональным хвойным лесам через развитие высокосомкнутых кустарниковых сообществ. Показано, что аллювиогенные сукцессионные процессы в долине определяются не только климатическими, почвенно-грунтовыми условиями, но и эколого-биологическими свойствами доминирующих видов растений: амплитудой их экологического оптимума, успешностью семенного и вегетативного возобновления, конкурентными взаимоотношениями и продолжительностью жизненного цикла. Характерной особенностью сукцессий в долине среднего течения р. Алазеи являются: сравнительная флористическая бедность и упрощенность сукцессионной линии, широкое участие арктосубарктических, арктоальпийских видов ив, мезогигрофитность и гигромезофитность напочвенного покрова фитоценозов практически на всех стадиях динамики, а также заметное влияние сивьатного и болотного ценоэлементов. Эти черты динамики обусловлены географическим положением и природно-климатической спецификой Колымской низменности с ограниченными ресурсами тепла, близким залеганием и высокой льдистостью многолетнемерзлых грунтов, незначительной расчлененностью рельефа и слабым дренажем глееватых криозёмов.

Ключевые слова: первичные аллювиогенные сукцессии, Алазея, *Salix udensis*, *S. Pulchra*, *Larix cajanderi*.

In 2009 floristic and geobotanical research to estimate a current state and study the features of primary alluvial successions of a forest and shrubby vegetation of the middle reaches of the Alazeya River valley was conducted. The research was executed with application of traditional and new geobotanical approaches and methods. It is established that in the valley of the Alazeya River there are general basic signs peculiar to al-

ЕФИМОВА Айталипа Павловна – к.б.н., с.н.с. Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, Институт естественных наук Северо-Восточного федерального университета, aitalina_ef@mail.ru.

luvial dynamics of vegetation at developed valleys of plain rivers: vectored qualitative and structural complication of ecosystems in the course of transition from initial open herb groups to zonal coniferous forests through the growth of high-close shrubby communities. It is established that alluvial successional processes in the valley are defined not only by climatic and soil conditions, but also by ecological and biological properties of the dominating species: amplitude of their ecological optimum, success of seed and vegetative regeneration, ecological competition and duration of a life cycle. The special feature of the Middle Alazeya valley successions are: comparative floristic poverty and simplified nature of the successional line, broad participation of the arctic-subarctic, the arctic-alpine species of willows, mesohygrophilous and hygromesophilous herb layers of phytocenoses practically at all stages of the dynamics, and also noticeable influence of boreal and marsh cenotic elements. These features of the dynamics are caused by the geographical position and climatic specifics of the Kolyma Lowland with limited resources of heat, close bedding and a high icy constituent in frozen soils, poor differences of the relief and low drainage of frozen northern taiga typical gleysoils.

Kew words: primary alluvial successions, Alazeya, *Salix udensis*, *S. pulchra*, *Larix cajanderi*.

Введение

Изучение первичных спонтанных процессов лесообразования в долинах рек – важная задача, позволяющая понять закономерности и механизмы эволюционно сложившегося цикла сукцессионной динамики, завершающейся формированием зональной растительности.

Лесная растительность бассейна р. Алазеи долгое время оставалась практически не изученной. Общие сведения о растительном покрове района были даны в ходе изучения тебенёвочных пастбищ сотрудниками Института биологии ЯФ СО АН СССР А.А. Пермяковой и др. в середине 60-х годов прошлого столетия [1, 2]. В 1984 г. Е.Г. Николиным и К.А. Волотовским были проведены исследования флоры и растительности низовьев р. Алазеи, результаты которых не были опубликованы.

Исследованный район относится к Колымской климатической континентальной области. Климат региона резко континентальный, с низкими зимними (среднемесячная температура января -30°C , абсолютный минимум -60°C) и высокими летними температурами (среднемесячная температура июля 10°C , абсолютный максимум 32°C), малой облачностью, незначительным количеством среднегодовых осадков (150 мм) [3, 4].

На изученном отрезке р. Алазея имеет равнинный характер с выраженным меандрированием. Питание реки осуществляется за счет поверхностных вод, таяния мерзлоты, погребенных льдов и стока с озер. В мае–июне происходят весенние половодья, в конце июня, июле – паводки за счет оттаивания озер и мерзлоты.

Район исследований по геоботаническому районированию Якутии охватывает подзоны северотаёжных редкостойных притундровых и северотаёжных лиственничных лесов [4]. По лесорастительному районированию И.П. Щер-

бакова [5] исследованная территория относится к Северо-Восточному горному северотаёжному (Яно-Индигирскому) лесорастительному округу.

Материалы и методы исследования

В 2009 г. нами проведены геоботанические исследования с целью оценки современного состояния и изучения особенностей аллювиогенных сукцессий лесного покрова долины среднего течения р. Алазеи. Полевые работы проведены на поперечной и продольной трансектах от низкой прирусловой поймы к надпойменным террасам от с. Сватай в среднем течении до пос. Андрюшкино в низовьях Алазеи. Геоботанические описания и исследования по изучению динамики растительности выполнены в соответствии с традиционными и новейшими методическими указаниями [6–11].

Результаты и обсуждение

По результатам всестороннего флористического, геоботанического и динамического анализа сообществ нами составлен серийный ряд лесной и кустарниковой растительности современной долины среднего течения р. Алазеи. Сукцессии происходят при последовательном и закономерном повышении гипсометрического уровня поймы в результате седиментации и снижения базиса эрозии. Следует подчеркнуть, что приводимая схема не описывает различные девиации и экологические трансформации при различных ландшафтных нарушениях, а отражает наиболее общий закономерный серийный ряд, развивающийся на аллювиях и аллювиальных почвах.

Сукцессионная серия лесной растительности долины среднего течения р. Алазеи начинается с сингенеза растений на свежих иловато-супесчаных и суглинистых наносах. Непосредственно

у русла реки первой поселяется ива удская – *Salix udensis*, аллювиофильный пионерный вид, образующий в первые годы беспокровные молодняки. Этот этап характеризуется как беспокровная стадия удскоивовой фазы. В первые годы динамики наблюдается хаотичность сингенетических процессов, обусловленная приносом различных зачатков водой, открытостью сообществ на первых стадиях развития. Отмечается появление прибрежно-водных, лугово-болотных, полусорных преимущественно одно-, двулетних видов, таких, как: *Tephrosieris palustris*, *Rorippa palustris*, *Epilobium palustre*, *Ranunculus gmelinii* и др. Но уже в ближайшие годы большинство случайных видов элиминируется, в покрове повышается участие многолетних длиннокорневищных злаков, приспособленных к аллювионакоплению и поёмности – *Arctophila fulva*, *Glyceria triflora*, *Calamagrostis langsdorffii*.

С течением времени стадия беспокровных удскоивовых сообществ переходит в камышковохвощовую стадию. Под камышковохвощовыми ивняками закономерно формируются аллювиальные слоистые слабообразованные почвы. Отопляющее влияние русла значительно, что обуславливает значительную мощность сезонноталого слоя в августе – 100–120 см. Степень сомкнутости крон ив высокая – 0,8–0,9. Семенное возобновление обильное, на открытых местах количество всходов достигает 2–4 тыс. экз./м² (20–40 млн./га), но под собственным пологом ввиду нехватки света молодое поколение отсутствует. Травяной покров неясно 2–3-ярусный, степень проективного покрытия – до 70%, в нём доминирует *Equisetum scirpoides*. Высококонстантны, но низкообильны гигрофильные и мезогигрофильные длиннокорневищные виды (*Calamagrostis langsdorffii*, *Arctophila fulva*, *E. Fluviatile*, *Glyceria triflora*), а также одно-, двулетники, в том числе *Rorippa palustris*. Покрытие мохового покрова – до 80–90%, господствуют первично- и вторично-сукцессионные мхи: *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme* и *Marchantia polymorpha*.

На прибрежных валах, гривах и на плоских экотопах следующей стадией развития этих ценозов становятся лангсдорфвейниковые удскоивовые сообщества. Здесь ивы достигают зрелого возраста, часто имеют вторичную древовидную форму, высота деревьев до 6 м, сомкнутость – 0,8–0,9. В двух-, трехъярусном травяном покрове с покрытием до 90% и высотой до 100–120 см господствует мощный длиннокорневищный злак – *Calamagrostis langsdorffii*, отличающийся высокой степенью конкурентоспособности. Высококонстантны *Equisetum arvense*, *Arctagrostis arundinaceus*, *Rorippa palustris*.

Невозможность семенного возобновления под собственным пологом ограничивает жизненный цикл удскоивовых сообществ. Они существуют лишь несколько поколений ивового насаждения лишь за счет вторичного порослевого отращивания. Строгая привязанность к влажным аллювиальным субстратам, неустойчивость к ухудшению дренажа, слабые эдификаторные и конкурирующие свойства, снижение виталитета порослевых особей способствуют тому, что при изменении режима поёмности сообщества *S. Udensis* постепенно распадаются. На их месте при выходе поверхности на уровень высокой поймы развиваются лангсдорфвейниковые луга и мезофильные аллювиофобные ивняки из ивы красивой – *S. Pulchra*. На уремах, прибрежных валах при успешном внедрении в них подрастающей лиственницы часть этих сообществ изредка может, минуя фазу красивоивовых ивняков, напрямую развиваться в красивоивово-лангсдорфвейниково-моховую стадию лиственничной фазы.

Подобные лиственничники, как правило, встречаются узкими вытянутыми массивами на прибрежных уремах. Почвы под ними и морфологически, и типологически те же, что и под ивняками из *S. Pulchra* – глееватые криоземы. Отопляющее влияние близлежащего речного русла и половодий определяет довольно низкое залегание мерзлоты – в конце лета сезонноталый слой многолетнемерзлых грунтов обычно находится на уровне 0,7 м. Сомкнутость древостоя – 0,7, бонитет V. Подлесок развит (0,6–0,7), представлен исключительно *S. Pulchra*. Травяно-кустарничковый покров сформирован *Calamagrostis langsdorffii*, создающим высокий (до 1,6 м) и густой (до 90% покрытия) травостой. Моховой покров мозаичен (50–70%), малой мощности, в нём встречаются пионерные виды, такие как *Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Calliergon giganteum*. Характерно отсутствие напочвенных лишайников.

С течением времени при выходе экотопов из пойменного режима эти лиственничники сменяются голубично-лангсдорфвейниково-зеленомошными лиственничниками. Мощность сезонноталого слоя в этих лесах обычно незначительна и составляет в конце лета 20–30 см. Во многом это определяется окончательным выходом сообществ из зоны половодий, а также ограничением поступления тепла в почву из-за сплошного и мощного мохового покрова (80–95% покрытия). Почвы – оглеенные таёжные криоземы с маломощной лесной подстилкой и с незначительным грубогумусовым перегнойным горизонтом. Сомкнутость древостоя – 0,6–0,7 с

«окнами». Подлесок по сравнению с предыдущим типом разрежен (0,2–0,3), сформирован *S. Pulchra*, но в отличие от предыдущего типа в нем существенную роль играет *Betula exilis*. В первом подъярусе травяно-кустарничкового покрова господствует *Calamagrostis langsdorffii*, во втором содоминирует *Vaccinium uliginosum*, постоянно *Rubus arcticus*. Проективное покрытие травяного покрова – 30–50%. Лишайниково-зеленомошный покров достигает 80–90% покрытия. В отличие от предыдущего типа весь пул мохообразных, как правило, составляют лесные, лесоболотные зелёные мхи (*Aulacomnium turgidum*, *A. Palustre*, *Polytrichum strictum* и др.).

На выровненных поверхностях и слабоогнутых обширных понижениях высокой поймы лангсдорфовой стадия удскоивовой фазы сменяется, как правило, лангсдорфовой-зеленомошной стадией ивняков из *S. Pulchra*. Характерной особенностью лангсдорфовой-зеленомошных красивоивовых ценозов является снижение доминирования длиннокорневищных злаков, в частности, вейника Лангсдорфа, и переход господствующих позиций зелёным мхам. Под этими ивняками формируются тиксотропные криозёмы, для которых характерно отсутствие морозобойных трещин. Эта особенность обуславливает относительную ровность поверхности почвы, что в значительной степени определяет малоразвитость парцеллярной структуры сообществ, а также сравнительную бедность и однородность видового состава. Уровень сезонноталого слоя в конце лета обычно колеблется между 40 и 60 см. Зрелые заросли ивы преимущественно чистые, изредка с единичной примесью *S. Glauca* и *S. Boganidensis*. Сомкнутость – до 0,9, средняя высота – 1,5–2 м. Характерен изреженный травяной покров (покрытие – 10–30%) с выровненным обилием видов. Высококонстанты, но небогаты *Calamagrostis langsdorffii*, *Rubus arcticus*, *Equisetum arvense*, *Arctagrostis arundinaceus*. Структурной особенностью этих ивняков является наличие практически сплошного мохового покрова – впервые в сукцессиях появляется напочвенный покров из мхов с покрытием до 70–90%. В нем с высоким постоянством господствует *Aulacomnium turgidum*, иногда обилие *A. Palustre*.

Будучи аллювиофобным видом, *Salix pulchra* предпочитает довольно богатые почвы, не выносит активную аллювиальность и выдерживает лишь непродолжительное затопление. Этот вид также имеет сравнительно короткий жизненный цикл, неспособен к успешному семенному возобновлению под своим пологом и удерживает

свои позиции длительное время лишь благодаря вегетативному отращиванию. Виталитет порослевых поколений *S. Pulchra* со временем заметно понижается – распространяются сердцевинные гнили, отмирают части кроны, что ускоряет деструкцию ивняков. Эти процессы закономерно приводят к осветлению верхнего полога, снижению корневой конкуренции, и в целом, к освобождению экологических ниш, что благоприятствует появлению новых видов. Напочвенный покров начинает приобретать черты силватизации: появляются *Moehringia lateriflora*, *Pyrola asarifolia*, *Orthilia obtusata*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*. Эти виды представляют собой инициальные виды – индикаторы начала развития зональных лиственничных лесов. Таким образом, постепенно формируется грушанково-лангсдорфовой-зеленомошная стадия фазы ивняков из *Salix pulchra*. Позже в живом напочвенном покрове появляются первые побеги *Vaccinium vitis-idaea*. В качестве нового элемента покрова возникают напочвенные лишайники: в микродепрессиях – *Peltigera aphthosa*, *P. Canina*, на микроповышениях – *Cladonia amaurocraea*, *C. Arbuscula* и др. Сомкнутость ивового полога становится существенно ниже (0,3–0,4) и это способствует тому, что по прогалинам, микротрещинкам поверхности почвы начинает наступать лиственничная подрост. В последующем в ивовом пологе усиливается отпад, остаются лишь отдельные порослевые экземпляры.

Через большой промежуток времени по мере закономерного изменения почвенных, мерзлотных условий грушанково-лангсдорфовой-зеленомошная стадия ивняков из *Salix pulchra* и голубично-лангсдорфовой-зеленомошная стадия лиственничников постепенно переходят в стадию багульниково-бруснично-зеленомошных лиственничников. Под этими лесами развиваются таёжные надмерзлотно-глееватые северотаёжные криозёмы. Леса в основном представлены разновозрастными древостоями со средней сомкнутостью 0,5–0,6. Мощност сезонноталого слоя варьирует от 40 до 70 см. Подлесок многовидовой, отличается от других типов структурным усложнением (сомкнутость – 0,2–0,4) – наличием двух подъярусов. Первый подъярус составляют *S. Boganidensis*, *S. Bebbiana*, нижний – *S. Pulchra*, *S. Glauca*, *S. Myrtilloides* и *Betula exilis*. Травяно-кустарничковый покров мозаичный, степень проективного покрытия от 20 до 80%, в нём доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, согосподствует *Ledum palustre*. Обильны *Pyrola asarifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Vaccinium uliginosum*, довольно постоянны *Empetrum nigrum*, *Valeriana capitata*, *Or-*

thilia obtusata. Характерна гетерогенная горизонтальная структура, обусловленная формированием мозаики окон в результате возникновения морозобойных трещин, в которых развиваются осоково-пушицевые (*Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *E. Angustifolium*) кочкарные парцеллы с покровом из сфагнумов (*Sphagnum balticum*, *S. Girgensohnii*). Покрытие мохово-лишайникового покрова – 70–95%. В отличие от других типов здесь характерно большее видовое разнообразие лишайников.

Выводы

Таким образом, в результате исследований установлено, что аллювиогенные сукцессионные процессы в долине определяются не только климатическими, почвенно-грунтовыми условиями, но и эколого-биологическими свойствами доминирующих видов: амплитудой их экологического оптимума, успешностью семенного и вегетативного возобновления, конкурентными взаимоотношениями и продолжительностью жизненного цикла. Составленная последовательность сукцессий в долине р. Алазеи демонстрирует наличие общих принципиальных признаков, присущих аллювиогенной динамике растительности в развитых долинах равнинных рек: векторное качественно-структурное усложнение экосистем в процессе перехода от открытых травяных группировок к зональным хвойным лесам через развитие высокосомкнутых кустарниковых сообществ. Выявлены характерные особенности сукцессий в долине р. Алазеи: сравнительная флористическая бедность и упрощенность сукцессионной линии, широкое участие арктосубарктических, арктоальпийских видов ив, мезогигрофитность и гигромезофитность напочвенного покрова фитоценозов практически на всех стадиях динамики, а также заметное влияние сylvатного и болотного ценокомплексов. Эти черты динамики обусловлены географическим положением и природно-климатической спецификой Колымской низменности с ограниченными ресурсами тепла, близким залеганием и высокой льдистостью многолетнемерзлых грунтов, незначительной расчленен-

ностью рельефа и слабым дренажем глееватых криозёмов.

Статья написана на средства гранта РФФИ 13-06-93939-ДЖИ-8_а.

Литература

1. *Пермякова А.А.* Луговая растительность в бассейне реки Алазеи // Почвенные и ботанические исследования в Якутии. – Якутск: Кн. изд-во, 1972. – С.101–109.
2. *Пермякова А.А.* Тебенёвочные пастбища в бассейне реки Алазеи // Тебенёвочные пастбища Северо-Востока Якутии. – Якутск: Кн. изд-во, 1974. – С.54–91.
3. *Атлас сельского хозяйства Якутской АССР.* – М.: ГУГК, 1989. – 115 с.
4. *Основные особенности растительного покрова Якутской АССР / В.Н. Андреев, Т.Ф. Галактионова, В.И. Перфильева, И.П. Щербаков.* – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987. – 156 с.
5. *Щербаков И.П.* Лесной покров Северо-Востока СССР. – Новосибирск: Наука, 1975. – 344 с.
6. *Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
7. *Сукачев В.Н.* Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 458–501.
8. *Александрова В.Д.* Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. Т.Ш. – М.; Л.: Наука, 1964. – С.300–447.
9. *Миркин Б.М.* Закономерности развития растительности речных пойм. – М.: Наука, 1974. – 176 с.
10. *Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П.* Сукцессия растительности // Сукцессии и биологический круговорот. – Новосибирск: ВО «Наука», Сиб. изд. фирма, 1993. – С. 14–36.
11. *Маслов А.А.* Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. – Петрозаводск, 2001. – С. 129–130.

Поступила в редакцию 20.10.2014