

УДК 630.181

ПЕРВИЧНЫЕ СУКЦЕССИИ ЛЕСОВ БЛИЗ СЕВЕРНОГО ПОЛЯРНОГО КРУГА (НИЖНЯЯ ЛЕНА, ЯКУТИЯ)**Ефимова А.П.***ФГБУН «Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН», Якутск,
e-mail: aitalina_ef@mail.ru*

С целью изучения особенностей первичного аллювиогенного лесообразования на границе северотаежной и среднетаежной подзон близ Северного полярного круга проведены лесоводственно-геоботанические работы в долине нижнего течения р. Лена. Составлена схема первичной динамики лесов, проанализированы особенности состава и структуры сериальных сообществ. Уникальное местоположение на границе двух подзон на стыке равнинного и горного биомов обуславливает особый характер лесообразовательных сукцессий. Инициальные низкопойменные стадии (*Salix viminalis*, *S. udensis*, *S. triandra*, *S. dasyclados*) протекают в целом аналогично сукцессиям Средней Лены, средние (*Alnus hirsuta*, *Betula alba*, *B. alba* x *divaricata*; *Picea obovata*) и завершающие фазы (*Larix cajanderi*) отличаются экоценоморфной пестротой, обусловленной смешением среднетаежной флоры с горнотундровыми мезопсихрофитными элементами. Впервые описаны аллювиогенные сукцессии лесов в нижнем течении р. Лены с активным участием *Pinus pumila*, *Alnus hirsuta*, *Alnus crispa* subsp. *fruticosa*. Коэффициент общности Сьёренсена-Чекановского демонстрирует низкое флористическое сходство изученных сериальных сообществ с аналогичными ценозами долины Средней Лены, что во многом связано с меньшей теплообеспеченностью, большей гумидностью и сравнительно низкой продуктивностью почв исследованного района, а также низким уровнем антропогенного воздействия. Несмотря на сравнительную бедность флоры, изученные сообщества отличаются обогащенным набором древесно-кустарниковых видов, а также усложненной вертикальной структурой – древостои и подлесок чаще высокосокомкнуты и многоярусны. Высокая полнота верхних ярусов и переходный характер почв обуславливают участие в травяно-кустарничковом покрове лесов сциофильных, кальцефильных, а также оксифильных видов растений.

Ключевые слова: первичные аллювиогенные сукцессии лесов, Нижняя Лена, Северный Полярный круг, граница среднетаежной и северотаежной подзон, Якутия

PRIMARY FOREST SUCCESSIONS NEAR THE ARCTIC POLAR CIRCLE (THE LOWER LENA, YAKUTIA)**Efimova A.P.***The Institute for Biological Problems of Cryolithozone of SD RAS, Yakutsk, e-mail: aitalina_ef@mail.ru*

For the purpose of studying of primary alluviogenous successions on border of north and middle taiga subzones near the Arctic Polar Circle forest-geobotanical researches in the valley of Lena River lower current are conducted. The scheme of primary dynamics of the forests is constituted, features of composition and structure of serial communities are analysed. Unique location on border of two subzones on a joint of plain and mountain biomes causes special nature the of forest successions. Initial low-inundated stages (*Salix viminalis*, *S. udensis*, *S. triandra*, *S. dasyclados*) proceed in general similar to successions of Middle Lena, average (*Alnus hirsuta*, *Betula alba*, *B. alba* x *divaricata*, *Picea obovata*) and closing stages (*Larix cajanderi*) differ in the ecological-coenomorph diversity caused by mixture of middle taiga flora with mountain-tundra meso-psychrophilous elements. Alluviogenous successions of the woods in the lower current of the Lena River with active participation of *Pinus pumila*, *Alnus hirsuta*, *Alnus crispa* subsp. *fruticosa* are for the first time described. Sørensen-Czekanowski's coefficient shows low similarity of the studied serial communities to phytocoenosis (associations) of the Middle Lena valley that is in many respects connected with lower warmth, a higher humidity and relative low efficiency of soils of the explored area, and also low level of anthropogenous pressure. Despite comparative poverty of flora, the studied communities differ in the enriched diversity of wood and shrubby species, and also the complicated vertical structure – forest stands and an underbrush are more often than a high canopy density and a multi-layerage of trees. High density of the top tiers and transitional character of soils cause participation in a grass-dwarf shrub cover of the woods the sciophilous, the calciphilous, and also the oxylophilous of species of plants.

Keywords: primary alluviogenous forests successions, Lower Lena, Arctic Polar Circle, border of middle and north taiga subzones, Yakutia

Изучение первичных лесообразовательных процессов в долинах северных рек позволяет понять закономерности и механизмы эволюционно сложившейся цепи сукцессий, закономерно приводящих к формированию зональной таежной растительности.

Цель исследования – изучение особенностей первичного аллювиогенного лесообразования на границе северотаежной

и среднетаежной подзон близ Северного полярного круга.

Материалы и методы исследования

Исследованы леса и кустарниковые заросли островных, материковых пойм и надпойменных террас в нижнем течении р. Лены в районе устья р. Ундулунг (66°14'12"N, 123°58'39"E) и о-ва Аграфены (о-в Эбз-Арыта, 66°10'59"N, 123°48'14"E) близ Северного полярного круга у границы среднетаежной и северо-

таежной подзон. Лесоводственно-геоботанические исследования и анализ сукцессий проведены в соответствии с традиционными методами и новейшими подходами [4, 7, 8]. Флористическое сходство сообществ рассчитано по Сьёренсену-Чекановскому [3]. Для хронологии серий нами приняты следующие временные единицы динамического ряда – стадии и фазы. Под стадией нами понимается временной отрезок, соответствующий времени доминирования господствующих видов нижних подчиненных ярусов. Под фазой сукцессионной серии подразумевается промежуток времени, соответствующий времени онтоценогенеза эдификаторного вида верхнего древесного или кустарникового яруса. Названия видов высших сосудистых растений приводятся по «Конспекту флоры Якутии» [2].

Климат исследованной области резкоконтинентальный, с холодной продолжительной зимой и корот-

ким летом. Среднемесячная температура воздуха в январе –36(–42)°С, в июле – +14(+17)°С. Течение реки оказывает заметное тепляющее влияние на окружающую растительность – вегетационный период в пойме на 15–20 дней длиннее, а сумма температур воздуха выше +10°С больше на 100–200°. Среднегодовое количество осадков – 300–350 мм. На плакорах широко распространен ледовый комплекс с повторножилыми льдами, термокарстовыми явлениями. Температура многолетнемерзлых пород в пойме значительно выше, чем в надпойме, что связано с тепляющим влиянием русла. Глубина сезонного протаивания почвы в пойме составляет 1–1,5 м [6].

Основной фазой в водном режиме р. Лены является весеннее половодье. Низкая пойма заливается ежегодно, средняя пойма – примерно через 1–2 года, а высокая – один раз в 5 и более лет.

I надпойменная терраса Аллювиальные мерзлотные гумусово-перегнойные почвы	Стадия кедровостланиково-ольховниковая бруснично-зеленомошная (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus crispa subsp. fruticosa</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Hylicomium splendens</i>)	Фаза лиственных лесов (<i>Larix cajanderi</i>)
Высокая пойма Аллювиальные мерзлотные дерновые, дерновые перегнойные почвы	Стадия кедровостланиково-ольховниковая бруснично-зеленомошная (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus crispa subsp. fruticosa</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Hylicomium splendens</i>)	Фаза еловых лесов (<i>Picea obovata</i>)
	Стадия смешаннокустарниковая грушанково-бруснично-зеленомошная (<i>Rosa acicularis</i> , <i>Ribes glabellum</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	Фаза березовых лесов (<i>Betula alba</i> , <i>B. alba</i> x <i>divaricata</i>)
Средняя пойма и заиленные депрессии низкой поймы	Стадия смешаннокустарниковая грушанковая (<i>Swida alba</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Ribes glabellum</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i>)	Фаза ольховых лесов (<i>Alnus hirsuta</i>)
Низкая пойма Аллювиальные мерзлотные примитивные слоистые почвы Песчано-илистый аллювий Песчаный аллювий	Стадия смешаннокустарниковая (<i>Swida alba</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Ribes glabellum</i> , <i>Calamagrostis langsдорфii</i>)	Фаза аллювиофильных ив <i>S. udensis</i> , <i>Salix viminalis</i> , <i>Salix dasyclados</i>
	Стадия крупнотравно-злаковая (<i>Calamagrostis langsдорфii</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Thalictrum simplex</i> , (15(20)–30(35) лет)	<i>S. udensis</i> , <i>Salix viminalis</i> , <i>S. triandra</i>
	Стадия полевохвощовая (<i>Equisetum arvense</i> , 5–15(20) лет)	<i>Salix viminalis</i> , <i>S. udensis</i> , <i>S. triandra</i>

Схема сукцессий лесов в долине нижнего течения р. Лены

Результаты исследований и их обсуждение

Исследованный участок р. Лены изобилует многочисленными песчаными островами различных стадий генезиса, покрытыми растительностью той или иной степени сукцессионного развития. С точки зрения изучения разнообразия растительности и её динамики наиболее интересен о-в Аграфены, где выражены все типы ландшафта от низкой поймы до надпойменных террас. Близ острова, находящегося в 70 км южнее Северного полярного круга, проходит граница северотаёжных лиственничных лесов в сочетании с различными болотами и среднетаёжных лиственничных лесов с елью, березой в сочетании с лугами. Устье р. Ундулунг находится напротив о-ва Аграфены на правом берегу р. Лены у предгорий Верхоянского хребта. Здесь пойма малоразвита, низкая ступень резко переходит в надпойменную увалисто-лощинную террасу.

с господством *S. bebbiana* Sarg., *S. pyrolifolia* Ledeb., а также разнотравная стадия березняков с преобладанием ксеромезофильного разнотравья и злаков, типичные для сукцессий Средней Лены, выпадают. После аллювиофильных ив наступает ольховая фаза, не представленная в динамике лесов среднего течения р. Лены. Этот период был охарактеризован В.И. Перфильевой, И.Ф. Шурдук на примере о-ва Арбын [5]. Особо необходимо отметить, что в древостоях березовой фазы наряду с *Betula alba* L. участвует гибридный комплекс *Betula alba* × *B. divaricata* Ledeb.

Вертикальная структура сообществ на высокой пойме и надпойме сложнее средне-ленских за счет 3-подъярусного высокосомкнутого древостоя (0,8–0,9) и 2–3-подъярусного (сомкнутость до 0,7–0,8) подлеска. В ельниках, березняках в качестве нижнего третьего подъяруса древостоя произрастают более требовательные к увлажнению *Alnus hirsuta* (Spach.) Turcz. ex Rupr., *Sorbus sibirica* Hedl.. В подлеске ельников,

Индексы сходства Чекановского-Съеренсена между сукцессионными фазами в долинах Средней и Нижней Лены

Средняя Лена \ Нижняя Лена	Ивовая фаза	Березовая фаза	Еловая фаза	Лиственничная фаза
Ивовая фаза	0,52	–	–	–
Березовая фаза	–	0,34	–	–
Еловая фаза	–	–	0,22	–
Лиственничная фаза	–	–	–	0,34

Являясь интразональными образованиями, леса и кустарниковые сообщества островов и материковой долины в большой мере формируются под влиянием зонального климата и окружающей растительности. Нахождение на границе двух подзон и на стыке равнинного и горного биомов определяют своеобразие состава, структуры и динамики изученных фитоценозов. Принципиальная схема сукцессионных серий лесной растительности изученного участка долины Нижней Лены в направлении от низкой поймы к надпойменной террасе состоит из 5 фаз и 8 основных стадий (рисунок).

Фаза аллювиофильных ивняков (*S. viminalis* L., *S. udensis* Trautv. et C.A. Mey., *S. triandra* L., *S. dasyclados* Wimm.) на низкой пойме протекает в целом аналогично сериям в долине Средней Лены [10], но состав флоры напочвенного покрова значительно беднее – всего 13 видов. На высокой пойме количество сукцессионных стадий меньше – фаза смешанных аллювиофильных ив

лиственничников отмечается господство *Alnus crispa* (Aiton) Pursh subsp. *fruticosa* (Rupr.) Banaev, чье доминирование больше типично для ценозов северной тайги, гор и тундр. В кустарниковом ярусе высокопойменных смешанных лесов также принимает участие петрофильный *Pinus pumila* (Pall.) Regel., для которого заливаемые равнинные леса не являются обычным местом произрастания.

По сравнению с пойменными ландшафтами 3 великих долин (Энсэли, Туймады, Эркэни) среднего течения р. Лены, находящихся в подзоне средней тайги, в исследованных сообществах заметна бедность состава травянистых растений, в то же время отмечается увеличение флоры древесно-кустарниковых видов. Коэффициенты Съеренсена-Чекановского демонстрируют низкие уровни флористического сходства между сериальными сообществами долин Средней и Нижней Лены (таблица). Наибольшая флористическая близость наблю-

дается у сообществ низкой поймы – 0,52, за счет более аллювиофильных прирусловых гигро- и мезогигрофильных видов, обычных практически для всех равнинных пойм. Наименьшее значение индекса обнаружено для ельников из *Picea obovata* (0,22) – из 134 видов оказалось всего 16 общих, 98 среднененских видов здесь отсутствуют. Довольно низкие сходства также у березняков и лиственничников из *Larix cajanderi* Mayr (0,34). Многие ксеромезофильные, мезофильные разнотравные виды, более требовательные к теплу, плодородию почв и довольно постоянные в сообществах долины Средней Лены, в изученных лесах не встречаются, что определило в целом невысокий уровень флористического сходства.

Отсутствие некоторых фаз, стадий и бедность флоры связано с низкой теплообеспеченностью, большей гумидностью, меньшей плодородностью почв района по сравнению с долиной Средней Лены. Сумма среднесуточных температур выше +10 °C здесь составляет 1100–1200 °C, а в среднем течении р. Лены – 1700 °C. Условия увлажнения в изученном районе лучше за счет невысокого испарения (показатель сухости ниже – 0,5–0,7), в то время, как на Средней Лене в середине вегетационного сезона испарение превышает количество осадков почти в 4 раза (сухость – более 0,9) [1], и растения высокой поймы, надпойменных террас испытывают острую нехватку влаги. Почвы высокой поймы изученной части Нижней Лены отличаются от среднененских меньшей продуктивностью, оторфованностью, оглеенностью, низкими температурами [9], что неблагоприятно для эутрофных разнотравных видов. Кроме того, для древесно-кустарниковых видов высокой поймы большое значение имеет тот факт, что в нижнем течении р. Лены прохождение половодий скоротечное и катастрофические поднятия уровня с длительным стоянием воды происходят значительно реже, чем в расширенной пойме Средней Лены, где подобные явления случаются чаще и заметно ухудшают состояние пойменных лесов. В связи с этим древесная флора высокой поймы изученного района обогащена за счет менее устойчивых к затоплению видов, таких, как *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Sorbus sibirica*, *Alnus hirsuta*, *Alnus crispa* subsp. *fruticosa* и др. Немаловажную роль играет отсутствие в долине Нижней Лены антропогенного влияния – в отличие от Средней Лены пасквальные, рудеральные виды здесь фактически не встречаются, чем также об-

условлено низкое флористическое сходство сообществ обеих долин.

В травяно-кустарничковом покрове ельников, лиственничников принимают участие сциофильная свита темнохвойной тайги и кальцефилы (*Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Cypripedium guttatum* Sw.), крайне редкие или практически не представленные в первичных сукцессиях лесов Средней Лены. В то же время в лиственничниках отмечается наличие оксилофитов, таких как *Smilacina trifolia* (L.) Desf., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, что указывает на кислые почвы. Это свидетельствует о приграничном характере почвенного покрова в исследованном районе – о переходе от среднетаёжных почв к северотаёжным кислым типам. Мохово-лишайниковый покров на последних фазах и стадиях сильно развит (степень проективного покрытия – 90–95%), в нем чаще доминирует *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. var. *splendens*, активен *Polytrichum juniperinum* Hedw.

На изученном участке *Picea obovata* произрастает близ своей северо-восточной границы, и здесь её сукцессионные взаимоотношения с *Larix cajanderi* отличаются острой конкурентной борьбой. Полевые материалы свидетельствуют о том, что в настоящее время происходит усиление роли ели в динамике лесов острова. Как свидетельствуют состав, возраст и состояние древостоя, ранее здесь господствовала лиственница, но на текущий момент она сдает свои позиции и уступает ели. Возобновление лиственницы неудовлетворительное (1,0 тыс./га) и неблагонадежное, что объясняется во многом напряженной световой конкуренцией с высокосомкнутыми древостоем и подлеском, а также отсутствием здесь длительного времени лесных пожаров, ослабляющих этот вид конкуренции. Состояние подроста ели удовлетворительное, хоть он не столь многочислен (10 тыс. шт./га).

Необходимо особо отметить, что в сукцессиях лесной растительности изученного участка долины Нижней Лены принимают участие своеобразные елово-лиственничные, лиственнично-еловые леса с развитым подлеском из *Pinus pumila*. Они произрастают в довольно узком высокопойменном поясе между низкой поймой и надпойменной террасой и нередко затопляются в весеннее половодье. Кедровый стланник – горный вид, для которого наиболее типичными место-

пояса гор, каменистые склоны. Известно также, что он встречается на песчаных тукуланах (северных пустынях) низовий р. Вилюй и вокруг озер на торфяных болотах с близким залеганием мерзлоты. Сведения о его произрастании в пойменных заливаемых лесах Якутии в качестве содоминанта подлеска в литературе отсутствуют. *Pinus pumila* находится здесь в условиях нехватки светового обеспечения, поёмного режима с регулярными затоплениями, в связи с этим семеношение относительно слабое, наблюдается снижение количества женских шишек при достаточном числе мужских стробил. Возобновление в целом неудовлетворительное (1–2 тыс. шт./га), подрост чаще угнетен. В листовеннично-еловых, елово-лиственничных заливаемых лесах на высокой пойме состояние особей лучше (3–4 балла по А.А. Алёхину), сомкнутость полога до 0,5, ветви до 5–6 м высоты при диаметре 5–6 см. Исследования показали, что как относительно теневыносливый мезопсихрофит кедровый стланник может вполне успешно произрастать в подлеске высокосомкнутых пойменных лесов в условиях скорого спада половодий, влажного приречного воздуха, а также бугристо-трещиноватого криогенного микрорельефа и подстилающего песчаного аллювия, обеспечивающих пассаж воды и дыхание придаточных корней.

Закключение

Таким образом, уникальное местоположение на границе двух подзон на стыке равнинного и горного биомов обуславливает особый характер лесообразовательных сукцессий в долине изученного участка Нижней Лены. Инициальные низкопойменные стадии из аллювиофильных ив (*Salix viminalis*, *S. udensis*, *S. triandra*, *S. dasyclados*) протекают в целом аналогично сукцессиям Средней Лены, средние (*Alnus hirsuta*, *Betula alba*, *B. alba*×*B. divaricata*, *Picea obovata*) и завершающая (*Larix cajanderi*) фазы отличаются экоценоморфной пестротой, обусловленной смешением среднетаёжной флоры с горнотундровыми мезопсихрофитными элементами. Впервые описаны аллювиогенные сукцессии лесов в нижнем течении р. Лены с активным участием *Alnus hirsuta*, *Pinus pumila*, *Alnus crispa* subsp. *fruticosa*. Индекс Сьеренсена-Чекановского демон-

стрирует низкое сходство изученных сериальных сообществ с аналогичными ценозами долины Средней Лены, что во многом связано с меньшей теплообеспеченностью, большей гумидностью и сравнительно низкой продуктивностью почв исследованного района, а также низким уровнем антропогенного воздействия. Несмотря на общую бедность флоры, изученные сообщества отличаются обогащенным набором древесно-кустарниковых видов, а также усложненной вертикальной структурой – древостои и подлесок чаще высокосомкнуты, многоярусны. Высокая полнота верхних ярусов и переходный характер почв обуславливают участие в травяно-кустарничковом покрове лесов сциофильных, кальцефильных, а также оксилофильных видов растений.

Исследования выполнены в рамках проектов НИР ИБПК СО РАН «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и центральной Якутии» (рег. номер АААА-А17-117020110056-0), «Разнообразие растительного и животного мира тундры и притундровых лесов, мониторинг редких и охраняемых видов растений и животных северо-востока Якутии» (Комплексная программа Сибирского отделения РАН II.2.).

Список литературы

1. Захарова В.И. Разнообразие сосудистых растений Центральной Якутии. – Новосибирск: Наука, 2014. – 180 с.
2. Конспект флоры Якутии: сосудистые растения / сост. Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272.
3. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривошук И.Д. Биоразнообразие и методы его оценки: Учебное пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1999. – 95 с.
4. Маслов А.А. Флуктуации и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1(5). – С. 1316–1319.
5. Перфильева В.И., Шурдук И.Ф. Растительность островов Усть-Виллоиского заказника // Флора и растительность Якутии. – М., 1999. – С. 78–82.
6. Республика Саха (Якутия): комплексный атлас. – Якутск: ФГУП Якутское аэрогеодезическое предприятие, 2009. – 240 с.
7. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессии и климакс как экосистемный процесс // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 2. – С. 129–144.
8. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
9. Chevychelov A.P., Bosikov N.P. Natural conditions // The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. Springer Science + Business Media B.V. – 2010. – P. 1–25.
10. Efimova A.P., Shurduk I.F., Kuznetsova L.V., Isaev A.P. River valley complexes // The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. Springer Science + Business Media B.V. – 2010. – P. 225–238.