БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Общая биология

Биологические ресурсы

УДК 630*187:582.475.3(282.256.6)

DOI 10.31242/2618-9712-2018-26-4-72-79

Особенности состава, структуры и динамики еловых лесов долины Средней Лены (Центральная Якутия)

А.П. Ефимова

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия
aytaef@yandex.ru*

Аннотация. Рассмотрены особенности синтаксономической классификации и сукцессионной динамики еловых лесов долины Средней Лены. Лесоводственно-геоботанические исследования и анализ сукцессий проведены в соответствии с традиционными методами и новейшими подходами. Выделены 4 ассоциации из 2 групп – разнотравной (*Mixtoherbosa*) и зеленомошной (*Hylocomiosa*): *Piceetum obovatae mixtoherbosum* (ельник разнотравный), *P.o. mixtoherboso-pyrolosum* (е. разнотравно-грушианковый), *P.o. pyroloso-rhytidiosum* (е. грушианково-ритидиевый), *P.o. vaccinoso-rhytidiosum* (е. бруснично-ритидиевый). Разнотравные ельники характеризуются высокой константностью и значительным обилием ксеромезофильного и мезофильного разнотравья, отсутствием арктобореальных кустарничков, напочвенных мхов и лишайников. В моховом покрове зеленомошных ельников чаще доминирует ксеромезофильный *Rhytidium rugosum*, что обусловлено значительным иссушением приповерхностных слоев почвы в середине вегетационного периода. Представлена принципиальная схема сукцессий ельников, проанализированы движущие факторы динамики. Близ населенных пунктов ельники не достигают своего потенциального разнообразия из-за многолетней антропогенной нагрузки. В специфичных зонально-интразональных условиях первой и второй надпойменных террас долины ельники могут быть признаны как квазиклимаксовые леса. На этих частях ландшафта благоприятные гидротермические условия почв и практическое отсутствие пожаров обуславливают относительную стабильность еловых лесов.

Ключевые слова: еловые леса, *Picea obovata*, синтаксономический анализ, сукцессии, долина Средней Лены, Центральная Якутия.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках проекта НИР ИБПК СО РАН «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии» (рег. номер AAAA-A17-117020110056-0).

Features of composition, structure and dynamics of spruce forests of Middle Lena valley (Central Yakutia)

A.P. Efimova

*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia
aytaef@yandex.ru*

Abstract. In the article features of the syntaxonomic classification and succession dynamics of spruce forests in a valley of the Middle Lena are considered. Forestry-geobotanical studies and analysis of the successions were carried out in accordance with traditional methods and the latest approaches. There are 4 associations from 2 groups - *Mixtoherbosa* and *Hylocomiosa*: *Piceetum obovatae mixtoherbosum* (spruce with various grasses), *P.o. mixtoherboso-pyrolosum*, *P.o. pyroloso-rhytidiosum* and *P.o. vaccinoso-rhytidiosum*. Forests of the *Mixtoherbosa* group are characterized by high constancy and a significant abundance of xeromezophilic and mesophilic grasses, lack of arctoboreal shrubs, ground mosses and lichens. In the moss cover of *Hylocomiosa* forests, xeromesophilic *Rhytidium rugosum* often dominates, which is caused by significant drying of near-surface soil layers in the middle of the growing season. A principal scheme of the successions of the spruce forests is presented, driving factors of dynamics are analyzed. Near settlements, the spruce forests do not reach their potential diversity due to many years of anthropogenic pressure. In specific zonal-intrazonal conditions of the first and second terraces above flood-plain of the valley, the spruce forests can be recognized as the quasi-climax forests. In these landscape parts, the favorable hydrothermal soil conditions and practical absence of fires determine relative stability of spruce forests.

Key words: spruce forests, *Picea obovata*, syntaxonomic analysis, successions, Middle Lena valley, Central Yakutia.

Acknowledgments. The studies were carried out within the framework of a research project of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone (IBPC) SB RAS «Fundamental and applied aspects of study of diversity of plant world of Northern and Central Yakutia» (reg. no. AAAA-A17-117020110056-0).

Введение

Долина среднего течения р. Лены является наиболее густонаселенной территорией Якутии, где сосредоточено около 30 % населения республики. Здесь под угрозой масштабной деградации, снижения биоразнообразия находятся леса, встречающиеся в долине и прилегающих водораздельных террасах. Леса из ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) занимают небольшие площади в долине, но выполняют важные водоохранные функции. С целью синтаксономического и синдинамического анализа нами проведены исследования ельников Намского участка долины.

Материалы и методы

Исследования проведены на Намском участке («Энсели») левобережной долины среднего течения р. Лены. Основной особенностью климата Центральной Якутии является его резкая континентальность, проявляющаяся в больших годовых колебаниях температур и недостаточном количестве осадков. Зима продолжительная, холодная и малоснежная. Лето короткое, засушливое и с высокими температурами. Годовая амплитуда от абсолютного минимума (–64,4 °C)

до абсолютного максимума (38,8 °C) составляет 103,2 °C. В Центральной Якутии среднегодовое количество осадков – 200–250 мм, что приблизительно равно полупустынной зоне. Коэффициент увлажнения обычно ниже 0,3. В пределах поймы р. Лены различают три уровня, обладающие разными режимами поёмности и аллювиальности: низкую, среднюю, высокую. Течение реки оказывает заметное тепляющее влияние – вегетационный период в пойме на 15–20 дней длиннее, а сумма температур воздуха выше 10 °C больше на 100–200 °C [1].

Лесоводственно-геоботанические исследования и анализ сукцессий проведены в соответствии с традиционными методами и новейшими подходами. Для комплексной оценки встречаемости и обилия видов в сообществах рассчитаны коэффициенты участия (КУ) [2]. Синтаксономический анализ составлен по принципам эколого-фитоценотического подхода с использованием эколого-флористических элементов. Для обработки описаний использована информационная система IBIS [3]. Типификация и названия синтаксонов приведены по проекту всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры [4]. Экоценоморфный и экологи-

ческий анализ сообществ приведен с использованием шкалы увлажнения и богатства почв [5]. Названия видов высших сосудистых растений приведены по «Конспекту флоры Якутии» [6], мхов и лишайников – по «Разнообразию растительного мира Якутии» [7].

Результаты и обсуждение

На левом берегу среднего течения р. Лены ельники встречаются в виде ленточных насаждений на притеррасной части высокой поймы преимущественно по бортам протоков и на I, реже II надпойменной террасе в виде массивов различных конфигураций и площадей. Почвы под ними, как правило, аллювиальные мерзлотные дерново-лесные перегнойные, легкосуглинистые. В середине вегетационного сезона мерзлота обычно находится на уровне 60–70 см. В древесном ярусе господствует *Picea obovata*. В примеси часто встречаются *Betula pendula* Roth, *Larix cajanderi* Mayr, изредка *Pinus sylvestris* L. Леса характеризуются сложным составом 2–3-ярусного древостоя, высокой сомкнутостью (0,8–0,9), III–IV бонитетами, возрастной дифференциацией. На изученной территории выделяются 4 ассоциации: *Piceetum obovatae mixtoherbosum* (ельник разнотравный), *P.o. mixtoherboso-pyrolosum* (е. разнотравно-грушанковый), *P.o. pyroloso-rhytidiosum* (е. грушанково-ритидиевый), *P.o. vaccinoso-rhytidiosum* (е. бруснично-ритидиевый). Подлесок обычно не сформирован, кустарники (*Rosa acicularis* Lindl., *Lonicera altaica* Pall. ex DC, *Ribes glabellum* (Trautv. et C.A.Mey. и др.) единичны или расположены небольшими группами в прогалинах. Характерно наличие жизнеспособного подроста ели. В разнотравных ельниках группы елового подроста, как правило, приурочены к хорошо прогреваемым опушкам южной и юго-западной экспозиции, к приствольным повышениям ив, берез и тяготеют к микроэкотопам с более богатой органикой. Общее количество подроста колеблется от 9 до 30 тыс./га. В надпойменных ельниках наблюдается участие возобновления лиственницы. Среднее видовое богатство – 35 видов. В целом господствуют лесные виды – 30,3 %, луговые растения также имеют широкое участие – до 26,4 %. Экологическая оценка сообществ обеих групп находится в пределах сухолуговой ступени (от 58 до 62) и довольно богатых почв (10–11).

Ограниченное распространение ельников в современной долине объясняется многолетней антропогенной нагрузкой на высокую пойму и первую надпойменную террасу. Ельники высокой поймы Энсели, произрастающие в радиусе 1–1,5 км от населенных пунктов со скотоводче-

ским типом хозяйствования, находятся в пастбищной дигрессии средней степени. В травяном покрове с различным обилием встречаются рудеральные, полусорные, пасквальные виды. О распространении ельников на изученной территории в прошлом можно судить по литературным источникам [8–13], которые свидетельствуют, что ельники на I, II надпойменных террасах долины Средней Лены некогда занимали более значительные площади.

На изученной территории нами выделяются 4 ассоциации из 2 групп – разнотравной (*Mixtoherbosa*) и зеленомошной (*Hylocomiosa*). Коренной ассоциацией является *P. o. vaccinoso-rhytidiosum* – ельник бруснично-ритидиевый. Разнотравные ельники представляют собой переходные пойменные типы, унаследовавшие от березняков напочвенный покров с характерным доминированием разнотравья.

В разнотравной группе выделены 2 ассоциации. Ельники разнотравные (*Piceetum obovatae mixtoherbosum*) встречаются преимущественно в притеррасной части высокой поймы р. Лены по бортам стариц или протоков в виде ленточных насаждений. Характеризуются высокой константностью и значительным обилием ксеромезофильного и мезофильного разнотравья, отсутствием арктобореальных кустарничков, напочвенных мхов и лишайников. Степень проективного покрытия (СПП) травяного покрова – до 80–90 %. В подчиненных ярусах наибольшие коэффициенты участия имеют: *Rosa acicularis*, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) subsp. *langsдорffii* (Link) Tzvel., *Thalictrum simplex* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Geranium pratense* L., *Galium boreale* L., *Artemisia tanacetifolia* L. В целом обилия видов характеризуются выравненностью без заметного доминирования отдельных видов, что связано, главным образом, с высокой эдификаторной функцией верхних ярусов. Часто встречаются сорные виды (*Armoracia sysimbrioides* (DC.) Cajand., *Saussurea amara* (L.) DC., *Plantago major* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl. и др.), но их обилие невысокое. Среднее видовое богатство ассоциации – 30 видов.

А.К. Каяндером [8] еловые леса долины Средней Лены были выделены в ассоциацию (в нашем понимании – формацию) «*Piceeta obovatae*», смешанные с лиственницей ельники – в «*Piceeto-Lariceta*». Р.И. Аболиным [10] была описана ассоциация ельника с подлеском из кустарничков «*Piceetum fruticosum*». И.П. Щербаковым [14] для верхнего и среднего течений р. Виллой был выделен ельник травяной приречный. П.А. Тимофеевым и др. [15] для среднетаежной подзоны Якутии приводился тип «ельник

травяно-хвощевый», но подробный диагноз, описания или таблицы отсутствуют.

Сукцессионно более продвинутой и менее антропогенной ассоциацией, чем предыдущий тип, является ельник разнотравно-грушанковый (*Piceetum obovatae mixtoherboso-pyrolosum*). Леса встречаются в притеррасной части высокой поймы р. Лены по бортам стариц и протоков, на выположенных участках. Подлесок не сформирован, из подлесочных видов постоянны *Rosa acicularis*, *Lonicera altaica*. В сообществах господствует эколого-ценотическая группа грушанки копытолистной (КУ – 0,72). Степень проективного покрытия травяного покрова – до 80 %. Высококонстантны *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) С. Hurtm., *Equisetum pratense* Ehrh. и обычные сквозные виды – *Thalictrum simplex*, *Sanguisorba officinalis*, *Iris setosa* Pall. ex Link и др. Нередко с небольшим обилием встречаются виды лесного, лесопушечного разнотравья: *Valeriana capitata* Pall. ex Link, *Viola mauritii* Tepl., *Saussurea dubia* Freyn. Моховой покров не сформирован, мхи единичны, чаще встречается *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. Среднее видовое богатство – 24 вида.

П.А. Тимофеевым и др. [15] для островной поймы р. Лены (Кобяйский улус) приводился «ельник хвощево-грушанковый» без диагноза, описания или таблицы.

В зеленомошной группе выделены 2 ассоциации. Ельники грушанково-ритидиевые (*Piceetum obovatae pyroloso-rhytidiosum*) встречаются преимущественно на I надпойменной террасе долины Энсели на плоских элементах мезорельефа. Древостой чаще с примесью березы, общая сомкнутость – 0,7. Характерен развитый подлесок из высоких ив (*Salix pyrolifolia* Ledeb., *S. bebbiana* Sarg.) с сомкнутостью до 0,5. Травяно-кустарничковый покров слабо развит, мозаичен (СПП – до 20 %). Ассоциация характеризуется отсутствием или низким обилием арктобореальных кустарничков. Высококонстантны средние мезофильные кустарники (*Ribes glabellum*, *Rosa acicularis*) и «сквозные» виды, в т.ч. *Sanguisorba officinalis*, *Artemisia tanacetifolia*, *A. commutata* Bess., *Iris setosa*, *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Vicia amoena* Fisch., встречаются лесопушечные виды (*Fragaria orientalis* Losinsk. и др.). В моховом покрове (покрытие от 20 до 80 %) чаще доминирует *Rhytidium rugosum*, роль *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. var. *splendens* снижена, что является одним из отличий долинных ельников Средней Лены. В середине вегетационного периода исследованные ельники испытывают иссушение приповерхностных слоев почвы, что обуславливает преобладание в

напочвенном покрове этого ксеромезофильного вида мха. Среднее видовое богатство – 33 вида.

Бруснично-ритидиевые еловые леса (*Piceetum obovatae vaccinoso-rhytidiosum*) встречаются преимущественно на I надпойменной террасе долины Энсели на плоских элементах мезорельефа. Древостой со значительной примесью *Larix cajanderi*, *Betula pendula*, средне-, высокосо-мкнутый (0,7–0,9). Подлесок как ярус не выражен, кустарники единичны, угнетены. Высококонстантны, но малообильны *Rosa acicularis*, *Salix bebbiana*, *S. brachypoda* (Trautv. et C.A. Mey.), единично встречаются *Ribes glabellum*, *R. pauciflorum* Turcz. ex Pojark., *Lonicera altaica*, *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. Возобновление ели, лиственницы, как правило, удовлетворительное, от 10 до 20–30 тыс.экз./га, причем ель заметно преобладает и жизнеспособность у неё лучше. Проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова низкое – 10–20 %. В нём заметную роль играет группа *Vaccinium vitis-idaea* L. (КУ – 0,43), довольно значительны коэффициенты участия группы *Pyrola asarifolia* Michaux за счет высокого постоянства (КУ – 0,31), обычны *Ledum palustre* L., *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Saussurea dubia*, *Petasites frigidus* (L.) Fries, *Equisetum pratense*, *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, многочисленны сквозные виды. В более увлажненных и не подвергающихся пожарам и антропогенным воздействиям сообществах изредка встречается таёжное мелкотравье, типичное для темнохвойных лесов – *Trientalis europaea* L., *Adoxa moschatellina* L. Мохово-лишайниковый покров сильно развит, СПП – до 90 %, доминирует *Rhytidium rugosum*, постоянны *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. Из лишайников в напочвенном покрове встречаются *Peltigera canina* (L.) Willd., *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., обильны эпифиты (*Xantoria fallax* (Hepp) Arnold, *Evernia mesomorpha* Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor). Среднее видовое богатство – 41 вид.

В бассейне р. Вилуя Т.Ф. Галактионовой и др. [16] был диагностирован близкий тип «ельник с лиственницей бруснично-моховой» с преобладанием в покрове брусники и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. В.И. Перфильевой и др. [17] для долины среднего течения р. Лены был приведен «ельник политриховый» без диагноза, описаний или таблиц. Нами еловые леса с заметным участием в напочвенном покрове мхов рода *Polytrichum* или *Polytrichastrum* практически не встречены. Судя по тому, что эти виды мхов обычно появляются в лесах после пожаров, вероятно, авторами в этот синтаксон были объединены пройденные пожарами ельники. В

условиях долины Средней Лены пожары по сравнению с водоразделами происходят не часто и, соответственно, подобные еловые леса редки. И.П. Щербаковым [14] для бассейна среднего и верхнего течений р. Вилуя были выделены приаласные ельники бруснично-моховой и бруснично-багульниковый моховой. Оба типа внедолинные, водораздельные, автор считал их климаксными. Диагнозы, экологические характеристики отсутствуют. П.А. Тимофеевым и др. [15] для среднетаёжной подзоны Якутии в группе зеленомошных приречных ельников приводились ельники «кустарниковый хвощево-зеленомошный», «хвощево-зеленомошный», «с листовницей бруснично-зеленомошный» с тремя вариантами по преобладающему виду мха (в ряду поймовыносивости), но без диагнозов, описаний или таблиц (диагноз был дан лишь для группы). Эти более влажные приречные типы ельников с *Equisetum arvense* L. и *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Rhytidadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Pleurozium schreberi* в исследованной части левобережной долины нами не встречены. Практически все ельники изученной нами территории – и разнотравные, и зеленомошные – представлены более сухими вариантами, что связано с засушливостью вегетационного периода и кратковременностью затопления.

Следует также отметить, что исследованные нами в долине р. Лены еловые леса характеризуются иными экологическими, сукцессионными, синморфологическими особенностями, чем описанные разными авторами пойменные ельники из *Picea obovata* в Северо-Западной, Южной и Юго-Восточной Якутии [18–20]. На этих территориях еловые леса преимущественно имеют горно-мелкодолинный облик. Как правило, они формируются в виде ленточных массивов в мелких долинах рек, ручьев, на сильно расчлененном мезорельефе долин рек на дренированных почвах, подстилаемых галечниками или карбонатными породами, и обычно регулярно затапливаются (или недавно освободились из-под поёмного режима). Из-за большого угла падения русел, неразвитости ложа или расчлененности ландшафта половодья здесь бурны и непродолжительны, что позволяет ели произрастать в прибрежной низкой пойме и успешно выдерживать краткие затопления, участвовать на самых начальных стадиях аллювиогенных сукцессий, напрямую сменяя чозенники, топольники или аллювиофильные ивняки. Изученные нами еловые леса долины Средней Лены, напротив, никогда не встречаются в низкой пойме, где затопления продолжительны. Они здесь произрастают лишь на наиболее припод-

нятых частях высокой поймы, в притеррасе, и затопляются кратковременно и не ежегодно. Характерно то, что ельники в этих условиях формируют не только узкие насаждения вдоль проток, но и довольно большие массивы различных конфигураций и площадей. Кроме того, существенным отличием среднененских ельников является их место в динамике долинной растительности – они закономерно сменяют зрелые разнотравно-кустарниковые и грушанково-кустарниковые березняки. Экологические и сукцессионные различия ельников разных районов обуславливают и заметные отличия в их структуре и флористическом составе.

В сукцессионной цепи лесных сообществ левобережной долины Средней Лены еловые леса относятся к завершающим фазам, сменяя разнотравные и кустарниковые березняки. Фитомикроклимат березового древостоя благоприятствует выживанию, динамичному росту всходов ели посредством угнетения конкурирующих видов напочвенного покрова, смягчения резких перепадов температур в приземном слое воздуха и защиты от отрицательного влияния прямых солнечных лучей. Для семян защитная роль березняка настолько важна, что она перекрывает негативное воздействие конкуренции со стороны березы, кустарников и травяного покрова. Как правило, в этих условиях всходы успешно закрепляются, и в последующем формируется благонадежный подрост ели, преимущественно произрастающий группами под тенью крон, на приствольных повышениях березы и кустарников.

По мере роста елового подроста между ним и березовым древостоем, кустарниками происходит конкурентная борьба за влагу и минеральные вещества. Ель, будучи теневыносливой, успешно выдерживает затенение и с достижением среднего возраста начинает существенно менять микроклимат сообщества. Особенно это проявляется в ограничении поступления солнечной радиации под пологом и в охлаждении почв. По сведениям Р.В. Десяткина и др. [21], под полог еловых лесов Центральной Якутии поступает в 4 раза меньше солнечной радиации по сравнению с открытыми участками. При общей суммарной радиации на открытых пространствах в 90–100 ккал/см² под полог ельника попадает 21 ккал/см², что приводит к охлаждению почв. Ограничение прихода солнечной радиации, снижение почвенной температуры вызывает угнетение березового древостоя и нижних ярусов – постепенно деградируют подлесок, травяной покров, причем первым элиминируется наиболее светолюбивое луговое разнотравье. Появляются таёжные травянистые виды и криофильные кустарнички (*Linnaea borealis*

L. Vaccinium vitis-idaea, *V. uliginosum* L., *Ledum palustre*, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu subsp. *erythrocarpa* (Small) M. Ivanov), увеличивается количество и обилие мхов (*Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens*, *Brachythecium salebrosum* (F. W. eber et D. Mohr) B.S.G., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. var. *serpens* и др.) и лишайников (*Cladonia fimbriata* (L.) Fr., *P. aphota* (L.) Willd., *Peltigera canina* и др.). Со времени проявления эдификаторной роли ели в насаждениях в сукцессионной серии долины р. Лены наступает фаза еловых лесов. Стадии в пределах еловой фазы представлены следующей схемой: *Piceetum obovatae mixtoherbosum* → *P. o. mixtoherbosopyrolosum* → *P. o. pyroloso-hylocomiosum* → *P. o. vaccinoso vitis-idaee-hylocomiosum*.

Ельники развиваются и относительно устойчиво функционируют на наиболее приподнятых частях высокой поймы, в притеррасье, а также на первой и второй надпойменных террасах долины. В специфичных зонально-интразональных условиях первой и второй надпойменных террас Средней Лены ельники могут быть признаны как квазиклиматические леса. Благоприятные гидротермические условия почв и практическое отсутствие пожаров на этих частях ландшафта обуславливают относительную стабильность еловых лесов. Необходимо особо подчеркнуть, что о таком статусе речь должна идти лишь в пределах первой и второй надпойменных террас. На высоких террасах, где уровень многолетнемерзлых грунтов выше и стабильнее, доминирование получают зональные лиственничные леса.

Выводы

Таким образом, проведена синтаксономическая классификация еловых лесов левобережной долины среднего течения р. Лены, изучены их флористический, экоценоморфный состав, вертикальная структура и экогенетическая динамика. Установлено, что изученные ельники представлены 4 основными ассоциациями из 2 групп – разнотравной (*Mixtoherbosa*) и зеленомошной (*Hylocomiosa*): *Piceetum obovatae mixtoherbosum* (ельник разнотравный), *P. o. mixtoherbosopyrolosum* (е. разнотравно-грушанковый), *P. o. pyroloso-rhytidiosum* (е. грушанково-ритидиевый), *P. o. vaccinoso-rhytidiosum* (е. бруснично-ритидиевый). Разнотравные ельники представляют собой переходные пойменные типы, унаследовавшие от березняков напочвенный покров с характерным доминированием разнотравья. В моховом покрове зеленомошных ельников чаще доминирует ксеромезофильный *Rhytidium rugosum*, что обусловлено значитель-

ным иссушением приповерхностных слоев почвы в середине вегетационного периода. Представлена принципиальная схема сукцессий еловых лесов левобережной долины Средней Лены, проанализированы движущие факторы, способствующие смене фаз и стадий. В сукцессионной цепи лесных сообществ долины Средней Лены еловые леса относятся к завершающим фазам, сменяя разнотравные и кустарниковые березняки. Близ населенных пунктов ельники не достигают своего потенциального разнообразия из-за многолетней антропогенной нагрузки. В специфичных зонально-интразональных условиях первой и второй надпойменных террас долины Средней Лены ельники должны быть признаны как квазиклиматические леса.

Литература

1. Республика Саха (Якутия): Комплексный атлас. Якутск: ФГУП «Якутское аэрогеодезическое предприятие», 2009. 240 с.
2. Ипатов В.С., Мишин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации: Учебно-методическое пособие. СПб., 2008. 71 с.
3. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: Изд-во ТомГУ, 2007. 304 с.
4. Нештаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
5. Троева Е.И., Зверев А.А., Королюк А.Ю., Черосов М.М. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии // Флора Якутии: географический и экологический аспекты / Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова, Н.К. Сосина и др. Новосибирск: Наука, 2010. С. 114–150.
6. Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / Сост. Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова. Новосибирск: Наука, 2012. 272 с.
7. Разнообразие растительного мира Якутии / В.И. Захарова и др.; отв. ред. Н.С. Данилова; Рос. акад. наук, Сиб.отд-ние, Ин-т биол. проблем криолитозоны. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 328 с.
8. Cajander A.K. Beitrage zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des nordlichen Eurasiens. 1: Die Alluvionen des unteren Lena-Tales / Acta Soc. Sci. Fennica. Helsingfors. B. 32. 1903. № 1. 182 s.
9. Доленко Г.И. Долина р. Лены близ г. Якутска. Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв в 1912 г. СПб., 1913. С. 221–224.
10. Аболин Р.И. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины // Труды Комиссии по изучению Якутской АССР. М., 1929. Т. 10. 378 с.

11. Чугунов Б.В. Основные типы лесов Ленского района ЯАССР и лесовозобновление в них // Труды Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1955. Вып. 1. С. 147–174.

12. Шелудякова В.А. Краткий очерк лугов долины р. Лены в пределах Центральной Якутии // Материалы по изучению растительности Якутии: Труды Ин-та биологии. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 139–156.

13. Уткин А.И. Леса Центральной Якутии. М.: Наука, 1965. 208 с.

14. Щербаков И.П. Леса верхнего и среднего течения реки Вилюй // Ботанические исследования в криолитозоне. Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1992. С. 91–104.

15. Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербаков И.П. и др. Леса среднетаёжной подзоны Якутии. Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1994. 140 с.

16. Растительность бассейна реки Вилюя // Труды Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР / Под ред. И.П. Щербакова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. VIII. 136 с.

17. Перфильева В.И., Галактионова Т.Ф., Пермякова А.А. и др. Растительность р. Лены в среднем течении // Почвенные и ботанические исследования. Якутск, 1972. С. 87–100.

18. Тюлина Л.Н. Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Май. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 224 с.

19. Лукичева А.Н. Растительность северо-запада Якутии и её связь с геологическим строением местности. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 168 с.

20. Черемхин С.С. Леса верхнего течения р. Вилюй // Материалы о лесах Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 7. С. 243–259.

21. Десяткин Р.В., Шурдук И.Ф., Тарабукина В.Г., Пестерев А.Г. Лесной микроклимат и почвы // Лес и вечная мерзлота: особенности состава и структуры лесов мерзлотного региона, проблемы рационального ведения хозяйства и охраны. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2000. С. 33–37.

References

1. Respublika Sakha (Yakutiya): Kompleksnyy atlas. Yakutsk: FGUP «Yakutskoe aerogeodezicheskoe predpriyatie», 2009. 240 s.

2. Ipatov V.S., Mirin D.M. Opisanie fitocenoza. Metodicheskie rekomendatsii: Uchebno-metodicheskoe posobie. SPb., 2008. 71 s.

3. Zverev A.A. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Ucheb. Posobie. Tomsk: Izd-vo TomGU, 2007. 304 s.

4. Neshataev V.Yu. Proekt Vserossiyskogo kodeksa fitotsenologicheskoy nomenklatury // Rastitel'nost' Rossii. 2001. № 1. S. 62–70.

5. Troeva E.I., Zverev A.A., Korolyuk A.Yu., Cherosov M.M. Ekologicheskie shkaly flory i mikobioty Yakutii // Flora Yakutii: geograficheskij i ekologicheskij aspekty / L.V. Kuznetsova, V.I. Zakharova, N.K. Sosina i dr. Novosibirsk: Nauka, 2010. S. 114–150.

6. Konspekt flory Yakutii: Sosudistye rasteniya / Sost. L.V. Kuznetsova, V.I. Zakharova. Novosibirsk: Nauka, 2012. 272 s.

7. Raznoobrazie rastitel'nogo mira Yakutii / V.I. Zaharova i dr.; otv. red. N.S. Danilova; Ros. Akad. nauk, Sib. otd-nie, In-t biologich. problem kriolitozony. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN, 2005. 328 s.

8. Cajander A.K. Beitrage zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des nordlichen Eurasiens. 1: Die Alluvionen des unteren Lena-Tales. / Acta Soc. Sci. Fennical. Helsingfors. B. 32. 1903. №1. 182 s.

9. Dolenko G.I. Dolina r. Leny bliz Yakutska. Predvaritel'nyj otchet ob organizatsii i ispolnenii rabot po issledovaniyu pochv Aziatskoj Rossii v 1912 godu. SPb., 1913. S. 221–224.

10. Abolin R.I. Geobotanicheskoe i pochvennoe opisanie Leno-Vilyujskoj ravniny // Tr. Komissii po izucheniyu Yakutskoj ASSR. M., 1929. T. 10. 378 s.

11. Chugunov B.V. Osnovnye tipy lesov Lenskogo rajona YaSSR i lesovozobnovlenie v nikh // Trudy In-ta biologii YaF SO AN SSSR. 1955. Vyp. 1. S. 147–174.

12. Sheludyakova V.A. Kratkij ocherk lugov doliny r. Leny v predelakh Tsentral'noj Yakutii // Materialy po izucheniyu rastitel'nosti Yakutii: Trudy In-ta biologii. M.: Izd-vo AN SSSR, 1957. S. 139–156.

13. Utkin A.I. Lesa Tsentral'noj Yakutii. M.: Nauka, 1965. 208 s.

14. Scherbakov I.P. Lesa verkhnego i srednego techeniya reki Vilyuj // Botanicheskie issledovaniya v kriolitozone. Yakutsk: YaNTs SO RAN, 1992. S. 91–104.

15. Timofeev P.A., Isaev A.P., Scherbakov I.P. i dr. Lesa srednetaezhnoj podzony Yakutii. Yakutsk: YaNTs SO RAN, 1994. 140 s.

16. Rastitel'nost' bassejna reki Vilyuya // Trudy In-ta biol. YaF SO AN SSSR / Pod red. I.P. Scherbakova. M.;L.: Izd-vo AN SSSR, 1962. Vyp. VIII. 136 s.

17. Perfil'eva V.I., Galaktionova T.F., Permyakova A.A. i dr. Rastitel'nost' r. Leny v srednem techenii // Pochvennye i botanicheskie issledovaniya. Yakutsk, 1972. S. 87–100.

18. Tyulina L.N. Lesnaya rastitel'nost' srednego i nizhnego techeniya r. Yudomy i nizov'ev r. Mai. M.: Izd-vo AN SSSR, 1959. 224 s.

19. Lukicheva A.N. Rastitel'nost' severo-zapada Yakutii i ee svyaz' s geologicheskimi stroeniyami mestnosti. M.;L.: Izd-vo AN SSSR, 1963. 168 s.

20. *Cheremkhin S.S.* Lesa verkhnego techeniya r. Vilyuy // *Materialy o lesakh Yakutii*. M.: Izd-vo AN SSSR, 1961. Vyp. 7. S. 243–259.

21. *Desyatkin R.V., Shurduk I.F., Tarabukina V.G., Pesterev A.G.* Lesnoj mikroklimat i pochvy //

Les i vechnaya merzlota: osobennosti sostava i struktury lesov merzlotnogo regiona, problemy ratsional'nogo vedeniya hozyajstva i okhrany. Yakutsk: Izd-vo Yakutskogo un-ta, 2000. S. 33–37.

Поступила в редакцию 28.11.2018

Об авторах

ЕФИМОВА Айталипа Павловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, Россия, <http://orcid.org/0000-0003-3684-3432>, aytaef@yandex.ru.

About the authors

EFIMOVA Aytalina Pavlovna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Ave., Yakutsk, 677980, Russia, <http://orcid.org/0000-0003-3684-3432>, aytaef@yandex.ru.