

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФЛОРЫ АЛАСНЫХ КОТЛОВИН ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

М.Ф. БЫСЫИНА

ECOCOENOTIC ELEMENTS OF FLORA OF ALASES (CENTRAL YAKUTIA)

M.F. BYSYINA

Томский государственный университет, 634050 Томск, пр. Ленина, 36

Tomsk State University, 634050 Tomsk, Lenina ave., 36

Fax: +7 (3822) 52–95–85; e-mail: bysyina_marya@mail.ru

На основании анализа межвидовых сопряженностей для флоры термокарстовых аласов Центральной Якутии выделено 6 эколого-ценотических элементов. Проведен анализ положения экоценоэлементов на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв.

Ключевые слова: растительность, аласы, Центральная Якутия.

Due to the analysis of correlation between alas species of Central Yakutia 6 ecocoenotic elements were distinguished. Ecocoenotic elements are arranged on the gradients of soil humidity and salinity.

Key words: vegetation, alases, Central Yakutia.

На территории Центральной Якутии криогенные процессы активно влияют на рельеф местности, растительный и почвенный покровы. Широкое распространение имеют проявления термокарста — просадки земной поверхности при протаивании льдистых мерзлых пород и подземного льда. Термокарстовый рельеф в Центральной Якутии занимает огромные пространства и приурочен к террасированным аллювиальным равнинам. Котловины, образовавшиеся при вытаивании пород «ледового комплекса» с сингенетическими повторно-жильными льдами, носят название аласов (Ершов, 2002). Развитие аласов зависит от строения толщ, которые подверглись термокарстовому расчленению: глубина котловин соответствует мощности ледового комплекса, морфология дна аласных котловин определяется стадией развития, режимом обводнения, строением ледового комплекса (Строение ..., 1979). Для термокарстового аласа характерно понижение поверхности от периферии к центру, где часто располагается остаточное озеро. Увлажнение аласов идет за счет надмерзлотного и поверхностного стока, но ре-

шающую роль в режиме увлажнения играют атмосферные осадки. Преобладают солонцеватые почвы, встречаются пятна солончаков (Еловская, 1964). В растительном покрове господствуют луга, состав которых меняется от центра к периферии котловины в следующей последовательности: прибрежно-водная растительность, луга избыточного увлажнения, луга нормального увлажнения, остепненные луга (Пермякова, 1962; Гоголева, 1982). В местах сильного засоления встречаются фрагменты солончаковых сообществ. На границе аласа и леса располагаются заросли кустарников и разнотравные луга (Караваев, Скрыбин, 1975).

Цель работы — изучение закономерностей сложения растительного покрова и выделение эколого-ценотических элементов флоры (далее экоценоэлементов или ЭЦЭФ) термокарстовых аласов. Методической основой для разработки системы экоценоэлементов было выявление групп сопряженно растущих видов с последующей оценкой их экологической приуроченности с использованием экологических шкал растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все модификации термокарстового рельефа представлены в районе Лено-Амгинского междуречья, поэтому данная территория может служить эталонной при изучении аласной области Центральной Якутии (Соловьев, 1959). В геоморфологическом отношении Лено-Амгинское междуречье образует единое целое, являясь частью Центрально-Якутской низменности, представляющей собой впадину с абсолютными отметками высот 60–450 м над ур. м. Преобладающая часть междуречья сформирована аллювиальными равнинами и речными террасами, врезанными в плоскую возвышенность (Якутия, 1965).

В основу анализа легли 560 геоботанических описаний, выполненных автором и охватывающих все типы растительности аласов Лено-Амгинского междуречья. Для выделения групп сопряженно растущих видов применялся метод корреляционных плеяд (Василевич, 1969). Описания были внесены в базу данных IBIS (Зверев, 2008), с помощью которой была построена валовая таблица из 560 описаний и 345 видов. Для всех пар видов был вычислен классический коэффициент Браве, наиболее пригодный для дальнейшего анализа матриц и объективного выделения групп взаимосопряженных видов (плеяд) (Нешатаев, 1987). Для дальнейшего разделения видов на группы рекомендуется использовать виды средних классов константности (20–60 %), но полученные нами значения встречаемости видов показали, что в аласах отсутствуют высококонстантные виды (со встречаемостью более 60 %). Наибольшая встречаемость зафиксирована

у *Puccinellia tenuiflora* — 31.6 %. Данный злак встречается во многих типах растительных сообществ, по нашим оценкам он произрастает на более чем 60 % площади большинства аласов. Низкая встречаемость видов в целом определяется значительным варьированием экологических факторов. В связи с этим, при выделении групп мы учитывали растения со встречаемостью от 5 %. На основе анализа сопряженностей между видами были построены корреляционные плеяды, для каждого вида было подсчитано количество связей с видами из своей плеяды и из других плеяд. Виды, имеющие многие связи преимущественно со своей плеядой, рассматривались как ядро, а растения с единичными связями с данной плеядой рассматривались как аффиные, то есть имеющие повышенное родство к данному типу (Коротков, 1991). Виды, имеющие значительное количество связей с видами других плеяд, рассматривались как переходные внутри данной плеяды. При учете более слабых связей (пороговый уровень менее 0.3) большинство видов анализируемой флоры были отнесены к выделенным ЭЦЭФ.

Для оценки положения видов на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв учитывались оптимумы видов (Королюк и др., 2005; Королюк, 2006), степень толерантности по отношению к данным экологическим факторам оценивалась на основании собственных оценок с привлечением экологических шкал (Методические ..., 1974, 1978).

Названия таксонов приведены по С.К. Черепанову (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Было выделено 6 экоценоэлементов флоры (ЭЦЭФ): водный, прибрежно-водный, болотный, луговой, лугово-лесной и степной. Структуру связей между ними отражает корреляционная плеяда (рис. 1).

Водный ЭЦЭФ характеризуется сильными связями с видами внутри своей плеяды и малым количеством внешних связей. Ядро ЭЦЭФ образуют *Potamogeton perfoliatus*, *P. compressus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Batrachium trichophyllum*, *Ceratophyllum demersum*. Водный экоценоэлемент представлен небольшим числом видов и занимает 5 % изучаемой флоры (рис. 2).

Прибрежно-водный ЭЦЭФ. Ядро данного экоценоэлемента слагают 2 группы видов, связанные между собой на уровне связи 0.34. Основу пер-

вой составляют злаки: *Beckmannia syzigachne*, *Glyceria triflora* и *Scolochloa festucacea*. К этим видам на уровне связи 0.2 примыкают *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia* образующие заросли по берегам аласных озер. Вторая группа представлена *Persicaria amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sparganium emersum*, *Butomus umbellatus*, *Agrostis stolonifera*, *Hippuris vulgaris*. К данному экоценоэлементу относится 12 % флоры.

Болотный ЭЦЭФ является одним из наиболее богатых и охватывает 19 % флоры. По количеству связей с видами своей плеяды выделяются осоки: *Carex juncella*, *C. lithophila*, *C. acuta*, *C. atherodes*, *C. capitata*, высокую степень сопряженности с видами внутри плеяды имеют *Caltha palustris*, *Calamagrostis langsdorffii*, *C. neglecta*, *Poa palustris*, *Ptarmica cartilaginea*.

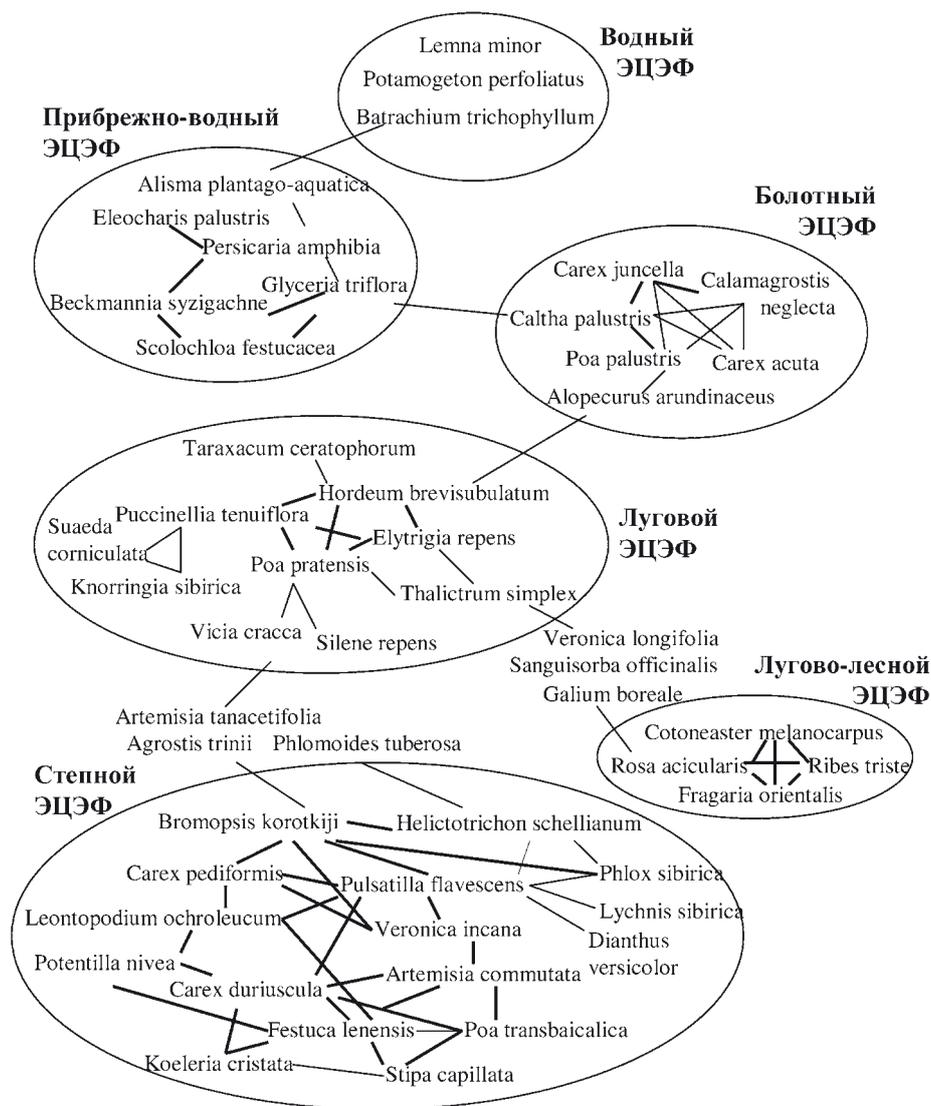


Рис. 1. Корреляционная плеяда экоценоэлементов флоры термокарстовых аласов (жирными линиями показаны связи более 0.5, тонкими — от 0.45 до 0.5)

Значительную часть болотного ЭЦЭФ составляют виды, имеющие невысокий уровень сопряженности внутри плеяды, но отличающиеся высокой активностью в аласах: *Iris setosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Tephrosia palustris*, *Primula serrata*, представители родов *Eriophorum*, *Juncus* и др. Многие виды имеют связи с видами прибрежно-водного ЭЦЭФ: *Equisetum palustre*, *Ptarmica cartilaginea*, *Ranunculus sceleratus*, *Triglochin palustre* и др. Переходное положение к луговому ЭЦЭФ занимают *Alopecurus arundinaceus*, *Potentilla anserina*.

Луговой ЭЦЭФ представлен наибольшим числом видов — около трети флоры аласов (34%). Из-за значительного объема ядро экоценоэлемента выделяется нечетко, по количеству сильных связей

внутри плеяды обособливаются виды, являющиеся доминантами аласных лугов: *Poa pratensis*, *Elytrigia repens*, *Hordeum brevisubulatum*, *Puccinellia tenuiflora*. Высокую сопряженность с данными видами проявляют *Thalictum simplex*, *Vicia cracca*, *Silene repens*. К ядру лугового экоценоэлемента также относятся *Crepis tectorum*, *Geranium pratense*, *Potentilla longifolia*, *P. stipularis*, *Rumex thyrsiflorus*, у которых наблюдаются множественные связи внутри плеяды.

Луговой ЭЦЭФ довольно разнороден и объединяет виды из различных местообитаний. На уровне 0.35 через *Puccinellia tenuiflora* к нему присоединяются растения, индицирующие засоленные местообитания: *Saussurea amara*, *Suaeda corniculata*, *Salicornia perennans*, *Knorringia sibirica*, *Glaux maritima*. В ала-

сах из-за слабого развития солончаков галофитная растительность представлена небольшим количеством видов, которые смешиваются с луговыми видами в составе травяных ценозов. На уровне 0.39 отделяются виды нарушенных местообитаний: *Taraxacum ceratophorum*, *Artemisia jacutica*, *Hordeum jubatum*, *Carduus crispus*, *Chenopodium rubrum*, *C. album*, *Descurainia sophia*, *Lappula squarrosa*, *Lepidium densiflorum*, *Neoleptopyrum fumarioides*, *Polygonum arenastrum*, *Potentilla bifurca*, *Plantago media*. Их распространение в аласах связано с высокой антропогенной трансформацией аласных лугов в результате выпаса. Кроме того, они встречаются на бугристых склонах аласов (байджерахах) и на мерзлотных буграх пучения.

Виды с широкой экологической амплитудой связывают луговой ЭЦЭФ с лугово-лесным (*Galium boreale*, *Linaria acutiloba*, *Sanguisorba officinalis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Veronica longifolia*) и степным ЭЦЭФ (*Agrostis trinii*, *Anemone sylvestris*, *Artemisia mongolica*, *A. tanacetifolia*, *Campanula glomerata*, *Carex obtusata*, *Snidium davuricum*, *Phlomooides tuberosa*). Помимо этого, некоторые виды в аласах имеют множественные связи с видами из разных ЭЦЭФ и по существу являются эвритопными, но наиболее сильные связи у них прослеживаются с луговыми растениями: *Achillea millefolium*, *Campanula rotundifolia*, *Galium verum*, *Senecio jacobaea*, *Viola mauritii* и др.

Лугово-лесной ЭЦЭФ. Ядро экоценоэлемента составляют виды, произрастающие на границе с лесом, по периферии аласных котловин. Сильные сопряженности (0.6) прослеживаются между *Fragaria orientalis*, *Ribes triste*, *Rosa acicularis* и *Cotoneaster melanocarpus*, к которым присоединяются остальные виды, составляющие ядро плеяды: *Aegopodium alpestre*, *Campanula punctata*, *Cerastium maximum*, *Chamenerion angustifolium*, *Equisetum arvense*, *Inula britannica*, *Hieracium umbellatum*, *Moehringia lateriflora*, *Ranunculus borealis*, *Potentilla multifida*, *Scorzonera radiata*, *Stellaria longifolia*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Valeriana alternifolia*, *Vicia amoena*.

Степной ЭЦЭФ характеризуется наиболее сильными связями внутри плеяды. При этом высокий уровень сопряженности наблюдается не только между видами, слагающими ядро, но и между всеми видами, входящими в экоценоэлемент. Сопряженность более 0.65 объединяет виды, являющимися эдификаторами степных сообществ: *Festuca lenensis*, *Poa transbaicalica*, *Carex duriuscula*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*. К ним через *Artemisia commutata*, *Potentilla nivea*, *Pulsatilla flavescens*, *Veronica incana* присоединяется группа луговостепных растений: *Carex pediformis*, *Leontopodium ochroleucum*, *Lychnis sibirica*, *Dianthus versicolor*, *Phlox sibirica*, *Helictotrichon schellianum*, *Bromopsis korotkiji*. На уровне 0.35 к ядру плеяды

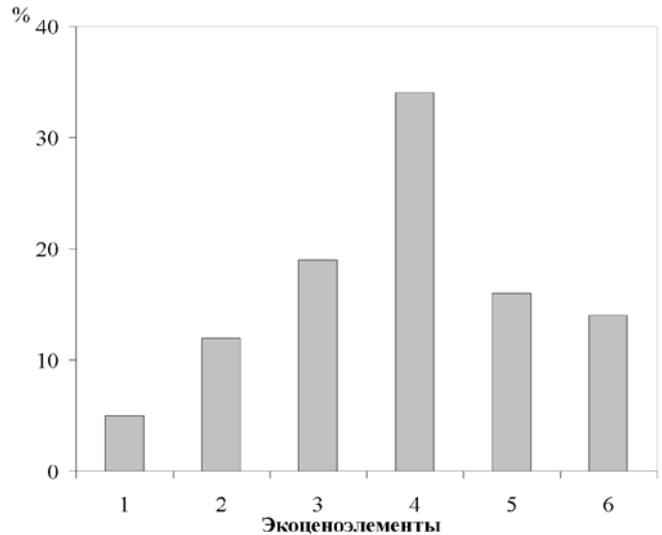


Рис. 2. Распределение видов по экоценоэлементам флоры термокарстовых аласов.

1 — водный, 2 — прибрежно-водный, 3 — болотный, 4 — луговой, 5 — лугово-лесной, 6 — степной

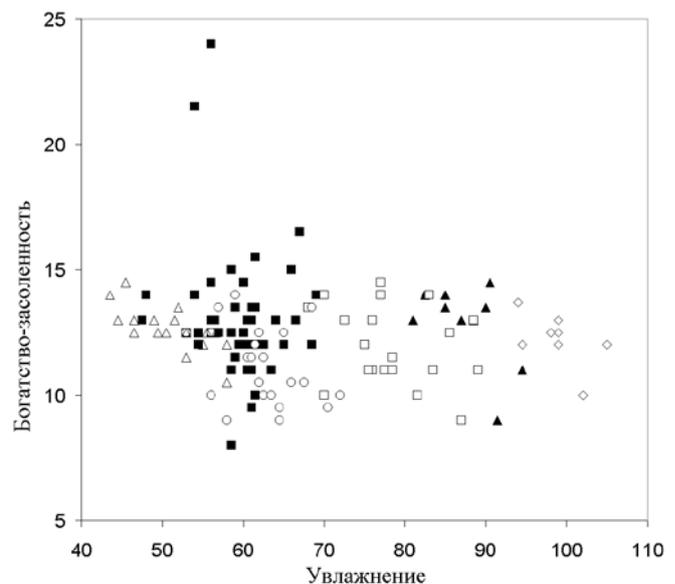


Рис. 3. Ординация видов экоценоэлементов флоры термокарстовых аласов с пороговым уровнем связи более 0.3.

◇ — водный, ▲ — прибрежно-водный, □ — болотный, ■ — луговой, ○ — лугово-лесной, △ — степной

присоединяются *Allium splendens*, *Androsace septentrionalis*, *Artemisia dracunculus*, *Potentilla conferta*.

Использование экологических шкал растений позволяет охарактеризовать положение каждого экоценоэлемента на градиентах экологических факторов. Выделенные экоценоэлементы различаются по степени увлажнения и образуют экологический ряд на оси увлажнения: водный, прибрежно-водный, болотный, луговой, лугово-лесной и степной (рис. 3).

Четкая экологическая приуроченность наблюдается у видов водного (94–105 ступеней), прибрежно-водного (81–94) и степного ЭЦЭФ (43–56). Наиболее широкая амплитуда по градиенту увлажнения у видов, относящихся к луговому (48–69) и болотно-му ЭЦЭФ (70–89). Положение лугово-лесных видов на экологических градиентах сходно с луговыми

видами, но смещено в сторону большего увлажнения (57–70). На оси богатства-засоленности почв флора аласов занимает ступени от 8 до 16, причем ЭЦЭФ по этому фактору не отделяются друг от друга. Исключение представляет лишь часть лугового экоценоэлемента, индицирующая засоленные местообитание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение метода корреляционных плеяд позволило выделить эколого-ценотические элементы флоры термокарстовых аласов и структурировать их. Использование экологических шкал растений показало, что ЭЦЭФ занимают различное положение на градиенте увлажнения. Исключение составляет лугово-лесной ЭЦЭФ, виды которого по характеристикам увлажнения и богатства-засоленности почв не отделяются от видов лугового ЭЦЭФ. Это объясняется широкой экологической амплитудой луговых видов и разнообразностью лугового эко-

ценоэлемента. Экологические оценки, так же, как и анализ сопряженностей, позволяют относить тот или иной вид к определенному ЭЦЭФ. Результаты эколого-ценотического анализа флоры термокарстовых аласных котловин Лено-Амгинского междуречья (Центральная Якутия) показывают преобладание луговых видов, при этом довольно большую часть флоры аласов составляют болотные и лугово-лесные виды.

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ 09-04-90726-моб_ст.

ЛИТЕРАТУРА

- Ершов Е.Д. Общая геоэкология. М., 2002. 452 с.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
- Гоголева П.А. Растительность аласов Лено-Амгинского междуречья (Центральная Якутия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 18 с.
- Еловская Л.Г. Почвы земледельческих районов Якутии и пути повышения и плодородия. Якутск, 1964. 75 с.
- Зверев А.А. Программно-информационное обеспечение исследований растительного покрова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 24 с.
- Караваев М.Н., Скрябин С.З. Растительный мир Якутии. Якутск, 1971. 126 с.
- Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., Гоголева П.А., Миронова С.И. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск, 2005. 108 с.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул-Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
- Коротков К.О. Леса Валдая. М., 1991. 160 с.
- Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.
- Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 302 с.
- Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.
- Пермякова А.А. Растительность аласов Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1962. 16 с.
- Соловьев П.А. Криолитозона северной части Лено-Амгинского междуречья. М., 1959. 141 с.
- Строение и абсолютная геохронология аласных отложений Центральной Якутии / Под ред. Е.М. Катасонова. Новосибирск, 1979. 94 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Якутия. М., 1965. 468 с.