

УДК 574.472

ДИНАМИКА АЛЬФА- И БЕТА-РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ ДОЛИНЫ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯКУТИЯ)

Ефимова А.П.

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск;
Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова,
Якутск, e-mail: aitalina_ef@mail.ru*

Рост населения и усиливающийся антропогенный прессинг в долине среднего течения р. Лены привели к значительному ухудшению экологического состояния территории, что актуализировало необходимость глубокого анализа экосистем долины. Целью исследований является изучение динамики альфа- и бета-разнообразия в лесных и кустарниковых сообществах долины Средней Лены как одного из показателей изменений состава и структуры фитоценозов в ходе сукцессионных процессов. На прирусловой пойме интенсивные процессы поёмности, аллювионакопления обуславливают низкое альфа-разнообразие, в то же время быстрая смена сообществ и заметная доля случайных видов определяют довольно высокое бета-разнообразие. Снижение последнего на высокой пойме при высоком показателе альфа-разнообразия указывает на многолетнее сельскохозяйственное использование, определившее преобладание луговых формаций и снизившее потенциальное разнообразие лесных и кустарниковых сообществ. Причиной снижения альфа-разнообразия в лиственничных лесах надпойменных террас является господство в травяно-кустарничковом покрове арктобореальных виолентных хамефитов, лучше приспособленных к климатическим условиям среднетаёжной подзоны. Это явление носит закономерный характер и свидетельствует о соответствии видового состава и структуры субклимаксовых лиственничных лесов зональным условиям. Повышение бета-разнообразия в поздних фазах сукцессий при вторичном упрощении вертикальной структуры фитоценозов и снижении количества видов не является свидетелем оптимальной «упаковки» экологических ниш, а указывает на относительную «закрытость» субклимаксовых хвойных лесов надпойменных террас и видовую специфичность мохово-лишайникового покрова по типам леса. На завершающих стадиях сукцессий возможный потенциал хвойных лесов лимитируется суровыми условиями континентального климата.

Ключевые слова: первичные аллювиогенные сукцессии, Центральная Якутия, река Лена, альфа- и бета-разнообразие

DYNAMICS THE ALPHA- AND BETA-DIVERSITIES OF FOREST AND SHRUBBY COMMUNITIES OF THE VALLEY OF CENTRAL LENA (THE CENTRAL YAKUTIA)

Efimova A.P.

*The Institute of Biological Problems of Cryolithozone of SD RAS, Yakutsk;
North-Eastern Federal University n.a. M.K. Ammosov, Yakutsk, e-mail: aitalina_ef@mail.ru*

A growth of the population and the amplifying anthropogenous pressure in the valley of the average current of the River Lena led to considerable worsening of ecological conditions of the territory that it actualized necessitate of the deep analysis of valley ecosystems. The purpose of researches is studying of dynamics alpha- and beta diversities in forest and shrubby communities of the Middle Lena valley as one of indicators of changes of composition and structure of communities in the course the of succession processes. On floodplain intensive processes of a flood mode, alluvial accumulation cause a low alpha-variety, at the same time quick change of communities and a significant share of casual species define quite high beta-diversity. Decrease of a beta-diversity on a high floodplain landscapes at simultaneous increasing of an alpha-variety indicates the long-term agricultural use which defined prevalence of meadow formations and reduced a potential variety of forest and shrubby communities. A decrease of an alpha-variety in the *Larix cajanderi* forests on the high terraces of the Middle Lena River valley is caused by domination in herb-dwarf shrub layer of arctoboreal violent chamaephytic species which are successfully adapted for climatic conditions of the middle taiga. It is revealed that this phenomenon has natural character and testifies to compliance of the floristic composition and structure of *Larix cajanderi* subclimax woods to zonal climatic conditions. An increasing of the beta-diversity in late phases of successions of the Middle Lena valley is pointed to specificity, relative «closeness» of coniferous woods on the high terraces, and better differentiation of species composition of mosses-lichens layers in forest types. On final stages of successions the possible potential of coniferous forests is limited by severe conditions of a continental climate.

Keywords: primary alluvial successions, Central Yakutia, River Lena, alpha-, beta-diversities

Современная долина среднего течения р. Лены – наиболее урбанизированная территория Якутии, где сосредоточено свыше 30% жителей республики. В настоящее время наряду с ростом населения здесь развёртывается экстенсивное градостроительство, неуклонно растут объёмы землепользова-

ния. Антропогенный прессинг привел к значительному снижению лесистости долины и поставил под угрозу исчезновения редкие виды растений. Эти проблемы актуализируют необходимость глубоких мониторинговых исследований биоразнообразия долины [9]. Одним из эффективных инструментов

изучения видového разнообразия и динамики сообществ являются альфа- и бета-разнообразием.

Цель исследований – изучение изменений альфа- и бета-разнообразия в лесных и кустарниковых сообществах долины Средней Лены как одного из показателей изменений состава и структуры фитоценозов в ходе сукцессионных процессов.

Материал и методы исследования

Исследованная территория находится между 61° и 63° с.ш., 128° и 130° в.д. в пределах среднего течения долины р. Лены. Основной особенностью климата Центральной Якутии является резкоконтинентальность, проявляющаяся в больших годовых колебаниях температур и недостаточном количестве осадков [2]. По гидрологическому режиму р. Лена относится к восточно-сибирскому типу с характерным высоким весенним половодьем, летне-осенними паводками и низким зимним стоком [4]. В пределах поймы Средней Лены различаются три уровня, обладающие разными режимами поёмности и аллювиальности: низкий, средний и высокий. Течение реки оказывает заметное отепляющее влияние – вегетационный период здесь на 15–20 дней длиннее, а сумма температур воздуха выше 10°С больше на 100–200°С [3].

Исследования проведены на поперечной и продольной трансектах в низкой, средней, высокой поймах и I, II надпойменных террасах левобережья долины. Лесоводственно-геоботанические описания и изучение сукцессий выполнены по В.Н. Сукачеву, С.В. Зонну [10]. Альфа-разнообразие – показатель сложности сообществ, характеризующий видовое богатство и выравненность количественного участия видов, – измерялось нами как количество видов на определенной площади [11, 5]. Учет видов проведен на пробных площадях размером в 400 кв.м. Бета-разнообразие (β) рассчитано по формуле Р. Уиттекера [11]:

$$\beta = (S/\alpha) - 1,$$

где S – количество видов в системе; α – среднее количество видов в сообществах.

Результаты исследования и их обсуждение

Как показали исследования, при сукцессионных сменах сообществ, закономерно происходящих при повышении гипсометрического уровня поймы в результате седиментации и снижения базиса эрозии, наблюдаются заметные изменения альфа- и бета-разнообразия.

На низкой пойме изученной части долины первую фазу сукцессий составляют аллювиофильные ивы (*Salix viminalis*, *S. dasyclados*, *S. trianrda*). Альфа-разнообразие в этих ивняках довольно низко (рис. 1). Это явление связано со спецификой прирусловой поймы: интенсивными процессами поёмности, аллювионакопления, что ограничивает количество видов, способных выдерживать подобный режим. В основном

в этих условиях в травяном покрове ивняков выживают лишь длиннокорневищные виды, способные перемещать узел кущения вверх по мере седиментации песка и ила.

Как показывает диаграмма альфа-биоразнообразия, на высокой пойме отмечается увеличение этого показателя. На этом уровне поймы широко распространены ивняки из аллювиофобных ив, где доминирует ива Бэбба (*Salix bebbiana*), и березняки из *Betula pendula*. В них наблюдается значительное увеличение количества видов, причем в березовых лесах значения видового богатства немного выше. Это явление объясняется снижением поёмности и аллювиальности на уровне высокой поймы. По многим экологическим характеристикам – периодическому увлажнению, плодородию почв – местопроизрастания высокой поймы благоприятны для роста и развития различных растительных сообществ. Стрессирующее воздействие многих параметров зонального климата, особенно аридности, резких колебаний температуры в интразональных условиях проявляются мягче, что во многом отражается на состоянии фитоценозов. Кроме того, свой вклад в увеличение количества видов вносят выпас крупного рогатого скота и рекреация за счет появления рудеральных и полурудеральных видов.

В ельниках – следующей сукцессионной фазе – альфа-разнообразие заметно снижается (рис. 1), что связано с уменьшением количества видов в травяно-кустарниковом покрове и с редукцией подлеска в ельниках, что обусловлено высокими эдификаторными свойствами ели. В напочвенном покрове преобладает мертвая фракция, а в живом покрове регистрируется небольшое количество сциофитных сивльватных видов и зеленых мхов.

Сукцессионный ряд лесной и кустарниковой растительности долины Средней Лены закономерно заканчивается фазой листовенничных лесов из *Larix cajanderi*. На водораздельных пространствах и высоких надпойменных террасах Центральной Якутии листовенничные леса являются субклимаксальными формациями. Как показывает диаграмма, в этих лесах видовое богатство незначительно снижается.

На наш взгляд, уменьшение альфа-разнообразия в хвойных лесах связано с усилением зонально-климатических факторов на надпойменных террасах, среди которых важнейшим является низкая среднегодовая температура почв за счет повышения уровня многолетней мерзлоты. На фоне ограничения деятельного слоя почвы усиливаются конкурентные взаимоотношения, что обуславливает редукцию количества

видов – в напочвенном покрове этих лесов наблюдается господство ограниченного числа виолентов – мезоолиготрофных видов-криофитов, приспособленных к суровым зональным условиям: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и *Ledum palustre*. Яркими приспособительными чертами этих арктобореальных кустарничков выступают их длиннокорневищность, способность к активному вегетативному возобновлению, нетребовательность к условиям среды и микоризность, позволяющие им поддерживать минеральное питание в холодных почвах. В моховом покрове преобладают

один или два вида зеленых мхов, таких как *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens*. Подобная специфичность состава и безальтернативное доминирование виолентных хамефитов связано с ухудшением факторов среды при выходе сообществ на внепойменные условия, где смягчающее влияние русла практически нивелируется, а черты зонального климата проявляются сильнее. В неблагоприятных условиях экотопа и обусловленном ими напряженном фитомикроклимате лишь виоленты могут успешно разрастаться, захватывать ниши и устойчиво их удерживать.

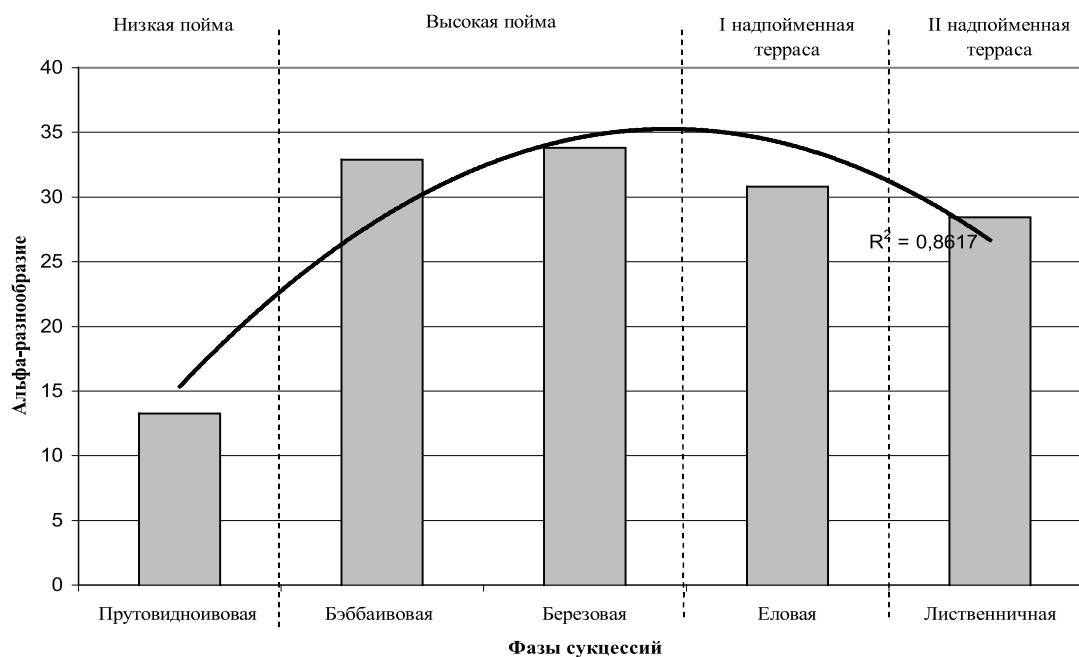


Рис. 1. Изменения альфа-разнообразия лесных и кустарниковых сообществ долины Средней Лены вдоль сукцессионной оси

Если исходить из того, что лиственничные леса являются для Якутии климаксовыми лесами с более-менее стабильным гомеостазом, то факт снижения альфа-разнообразия противоречит тому положению, что устойчивые экосистемы должны обладать высоким видовым разнообразием за счет «упаковки» гиперобъемов популяций в гиперпространстве местообитаний [7, 11, 6]. Это положение также опровергается некоторыми авторами, изучившими первичные сукцессии в других регионах [12, 8, 1]. В то же время Б.М. Миркин с соавт. [6] справедливо отметили, что господство одного-двух видов с выраженным свойством виолентности может привести к резкому снижению вероятности проявления высокого альфа-разнообразия. В исследованных нами сукцессиях наблюдается именно этот

случай. На наш взгляд, в пессимальных условиях резкоконтинентального климата при приближении сукцессии к зональным формациям закономерно вторичное снижение видового состава сообществ, в то время как явление возрастания разнообразия за счет «упаковки» гиперобъемов популяций присуще экосистемам умеренного климата.

Для понимания видового разнообразия лесных и кустарниковых сообществ нами проведен также анализ изменения бета-разнообразия. Как известно, чем меньше общих видов в сообществах или в разных точках градиента, тем выше этот показатель [11]. В настоящее время по результатам оценок бета-разнообразия признано одним из наилучших, удовлетворяющим основным критериям [5]. Применительно к изменению бета-разнообразия вдоль сукцессий

в классической экологии считается, что в типичном случае на первых стадиях сукцессий бета-разнообразие последовательно возрастает с течением сукцессионного времени, но при этом оговаривается, что это не является всеобщим правилом. Кроме того, этот показатель также позволяет косвенно судить об оптимальности заполнения экологических ниш [6].

Как показал анализ, бета-разнообразие выше на низкой пойме (рис. 2), что

нетипично для первых стадий сукцессий. Это явление, на наш взгляд, обусловлено спецификой прирусловой поймы: интенсивными процессами седиментации, что приводит к быстрым сменам сообществ в течение нескольких лет, а также свойственной открытым прирусловым группировкам стохастикой – участием во флористическом составе сообществ случайных видов, в том числе прибрежноводных, полусорных и заносных.

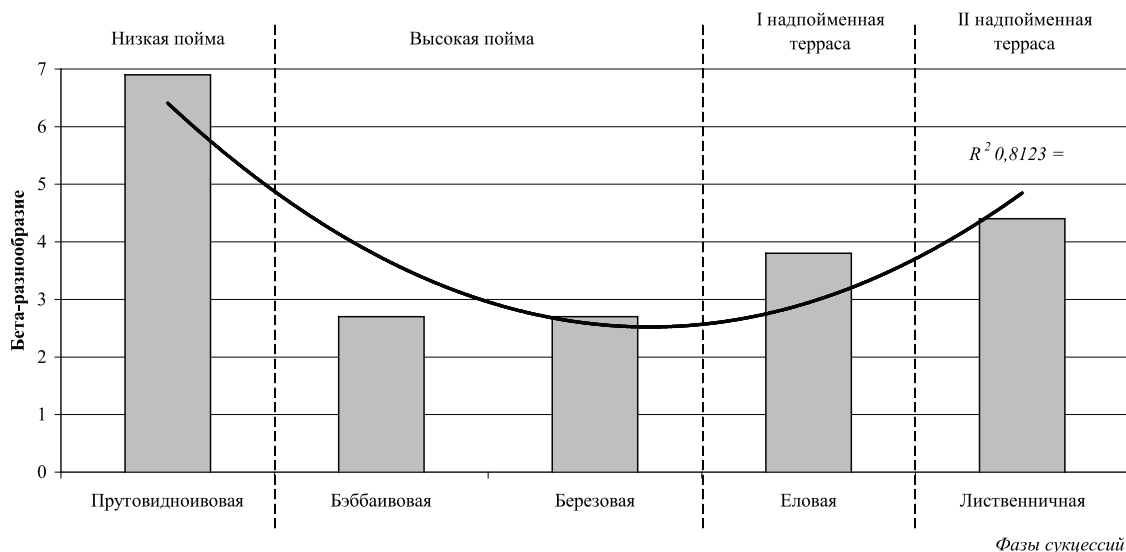


Рис. 2. Изменения бета-разнообразия лесных и кустарниковых формаций долины Средней Лены вдоль сукцессионной оси

На высокой пойме линия тренда бета-разнообразия показывает снижение, затем – заметное увеличение к хвойным лесам на надпойменных террасах. Регресс показателя на высокой пойме обнаруживает, на наш взгляд, многолетнее антропогенное воздействие на бэббаивовые и березовые сообщества. Природная обстановка на этом уровне поймы значительно изменена сельскохозяйственным использованием, обусловившим преобладание луговых формаций, и тем самым потенциальное разнообразие лесных и кустарниковых сообществ не было достигнуто. Одновременное снижение бета-разнообразия и увеличение альфа-разнообразия указывает на нивелирующее влияние антропогенного воздействия на дифференцированность лесных и кустарниковых сообществ высокой поймы.

В хвойных формациях надпойменных террас наблюдается некоторое повышение бета-разнообразия, но при этом оно не достигает больших величин, оставаясь меньше показателя низкой поймы. На наш

взгляд, этот факт обусловлен относительной «закрытостью» еловых и лиственничных лесов надпойменных террас, а также значительной видовой дифференцированностью мохово-лишайникового покрова по типам леса. Уплотнение экологических ниш в этом случае не происходит, о чём призвано свидетельствовать высокое бета-разнообразие. Напротив, в этих лесах наблюдается уменьшение количества видов высших сосудистых растений, а также вторичное упрощение вертикальной структуры – редукция подлеска (в еловых лесах) и снижение ярусности травяно-кустарничкового покрова. В итоге возможный потенциал лесных сообществ не достигается, лимитируясь суровыми условиями континентального климата.

Выводы

В результате проведенных исследований установлено, что на прирусловой пойме интенсивные процессы поёмности, аллювионакопления обуславливают низкое

альфа-разнообразии, в то же время быстрая смена сообществ и заметная доля случайных видов определяют довольно высокое бета-разнообразие. Снижение бета-разнообразия на высокой пойме при сравнительно высоких значениях альфа-разнообразия показывает значительное антропогенное влияние, из-за которого фитоценоотический потенциал растительного покрова не достигнут. Уменьшение альфа-разнообразия в листовенных лесах надпойменных террас долины Средней Лены обусловлено господством в травяно-кустарничковом покрове арктобореальных виолентных хамефитов, успешно приспособленных к зонально-климатическим условиям среднетаёжной подзоны. Выявлено, что это явление носит закономерный характер и свидетельствует о соответствии состава и структуры субклимаксовых лесов зональным климатическим условиям. Повышение бета-разнообразия в поздних фазах сукцессий при вторичном упрощении вертикальной структуры фитоценозов не является свидетелем оптимальной «упаковки» экологических ниш, а указывает на относительную «закрытость» субклимаксовых хвойных лесов надпойменных террас и видовую специфичность мохово-лишайникового покрова по типам леса. На завершающих стадиях сукцессий возможный потенциал хвойных лесов лимитируется суровыми условиями континентального климата.

Статья написана на средства гранта 30.22 программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Список литературы

1. Василевич В.И. Изменение разнообразия сообществ в ходе сукцессии лесной растительности в пойме // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. – Уфа, 1971. – С. 116–123.
2. Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. – Якутск: Якут. кн. изд-во, 1962. – 51 с.
3. Еловская Л.Г., Коноровский А.К. Районирование и мелиорация мерзлотных почв Якутии. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. – 178 с.
4. Кононов К.Е. Луга поймы реки Лены: эколого-фитоценоотический анализ. – Якутск: Кн. изд-во, 1982. – 216 с.
5. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки: учебное пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1999. – 95 с.
6. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
7. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
8. Попова Т.В. Статистический анализ сукцессий пойменных лесов р. Б. Инзер // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. – Уфа, 1971. – С. 134–163.
9. Соломонов Н.Г., Охлопков И.М., Исаев А.П., Борисов З.З., Попова С.Е. Организация экологического мониторинга по изучению динамики биоразнообразия долины Сред-

ней Лены (на примере долин Эркэни, Туймада, Энсели) // Экологическая безопасность реки Лены: мониторинг, природные и техногенные катаклизмы. – Якутск, 2001. – С. 112–113.

10. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
11. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
12. Bliss L.S., Cantlon T.E. Succession on River alluvium in Northern Alaska // Amer. Midland Naturalist. – 1957. – Vol. 58 (2). – P 452–469. – 469 p.

References

1. Vasilevich V.I. Izmenenie raznoobrazija soobshhestv v hode suksessii lesnoj rastitel'nosti v pojme. *Analiz zakonornostej rastitel'nogo pokrova rechnyh pojim* [The analysis of regularities of a floodplains vegetable cover]. Ufa, 1971. pp. 116–123.
2. Gavrilova M.K. *Klimat Central'noj Jakutii* [A climate of the Central Yakutia]. Yakutsk, Yakut. kn. izd-vo, 1962. 51 p.
3. Elovskaja L.G., Konorovskij A.K. *Rajonirovanie i melioracija merzlotnyh pochv Jakutii* [A division into districts and a melioration of permafrost soils of Yakutia]. Novosibirsk, Nauka, Sib. otd-nie, 1978. 178 p.
4. Kononov K.E. *Luga pojmy reki Leny: jekologo-fito-cenoticheskij analiz* [Meadows of the Lena River floodplains: the ecology-phytocoenotical analysis]. Yakutsk, Kn. izd-vo, 1982. 216 p.
5. Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivoluckij D.A. *Bioraznoobrazie i metody ego ocenki. Uchebnoe posobie* [A biological diversity and methods of its estimates]. Moscow, Izd-vo MGU, 1999. 95 p.
6. Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. *Slovar' ponjatij i terminov sovremennoj fitocenologii* [A dictionary of concepts and terms of a modern phytocoenology]. Moscow, Nauka, 1989. 223 p.
7. Odum J. *Osnovy jekologii* [Fundamentals of Ecology]. Moscow, 1975. 740 p.
8. Popova T.V. Statisticheskij analiz suksessij pojmennoj lesov r. B. Inzer. *Analiz zakonornostej rastitel'nogo pokrova rechnyh pojim*. [The analysis of regularities of a floodplains vegetable cover]. Ufa, 1971, pp. 134–163.
9. Solomonov N.G., Ohlopkov I.M., Isaev A.P., Borisov Z.Z., Popova S.E. Organizacija jekologicheskogo monitoringa po izucheniju dinamiki bioraznoobrazija doliny Srednej Leny (na primere dolin Jerkjeni, Tujmada, Jenseli). *Jekologicheskaja bezopasnost' reki Leny: monitoring, prirodnye i tehno-gemnye kataklizmy* [An ecological safety of the Lena River: a monitoring, natural and technogenic cataclysms]. Yakutsk, 2001, pp. 112–113.
10. Sukachev V.N., Zonn S.V. *Metodicheskie ukazaniya k izucheniju tipov lesa* [Methodical instructions to studying of forest types]. Moscow, Izd-vo AN SSSR. 1961. 144 p.
11. Uitteker R. *Soobshhestva i jekosistemy* [Communities and ecosystems]. Moscow, Progress, 1980. 328 p.
12. Bliss L.S., Cantlon T.E. *Succession on River alluvium in Northern Alaska*. Amer. Midland Naturalist, 1957, v. 58 (2): 452–469. 1957. 469 p.

Рецензенты:

Исаев А.П., д.б.н., заведующий лабораторией мерзлотного лесоведения, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск;

Данилова Н.С., д.б.н., профессор, ведущий научный сотрудник Ботанического сада, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск.

Работа поступила в редакцию 16.12.2014.