А. А. Егорова

Биологические особенности кочкообразующих осок в субарктической тундре Якутии

ЯКУТСК • 1994

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Якутский институт биологии

А.А. Егорова

Биологические особенности кочкообразующих осок в субарктической тундре Якутии

Якутский Институт Биологии
ГЕРБАРИЙ
11
Сибирское отделение АН СССР

ЯКУТСК
Якутский научный центр СО РАН 1994

УДК 633.5

Егорова А.А. **Биологические особенности кочкообразующих осок в субарктической тундре Якутии.** — Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1994. — 94 с.

В монографии дается описание флоры сосудистых растений (226 видов) и подводятся итоги многолетних исследований кочкообразующих осоковых тундровой зоны Якутии, проводившихся в низовьях реки Колымы в 1970-80-е годы Якутским институтом биологии СО РАН. Исследованы два вида кочкообразующих осок: придатконосная и блестящая, наиболее широко распространенные на северо-востоке Якутии. Для каждого вида приведены данные по возрастному составу популяций и сезонному развитию, морфологии и экологии, а также определен характер годичного формирования запаса надземной фитомассы. Установлены четыре фазы формирования кочек осок и дана их характеристика.

Книга представляет интерес для экологов, ботаников, специалистов в области биологических ресурсов Севера, сельского хозяйства и охраны природы, а также предназначена для студентов.

Ответственный редактор
д-р биол. наук **И.И. Васильева**

Рецензенты:
канд. биол. наук **П.А. Тимофеев**
канд. биол. наук **П.А. Гоголева**

ISBN 5-7623-0856-1

© Егорова А.А., 1994

ВВЕДЕНИЕ

Представители семейства осоковых, включающего около 90 родов и 4 тысячи видов, широко распространены по всему земному шару. Во флоре нашей страны насчитывается около 400 видов осок (Арктическая флора..., 1966), из них в Сибири — 173 (Флора..., 1990) и Якутии — 116 видов (Определитель..., 1974).

Для создания прочной кормовой базы для оленеводства (наиболее рентабельной отрасли сельского хозяйства в районах Крайнего Севера) необходимо всестороннее и углубленное изучение местных кормовых растений, в том числе и кочкообразующих осок. Основные кочкообразующие осоковые (пушица влагалищная, осоки придатконосная и блестящая) являются доминантами и содоминантами растительных сообществ в тундровой зоне Якутии и дают большую массу высококачественного зеленого и ветошного корма для северных оленей, лошадей и мелких грызунов. Даже побуревшие, лежащие под снегом, листья осоки придатконосной (Кормовые растения.., 1950) представляют ценность как белковый и углеводистый корм (протеина 9,3%, белка 7,5%, крахмала 1,54%). По опросным данным, она удовлетворительно поедается на пастбищах лошадьми, в молодом состоянии — оленями и крупным рогатым скотом. Осока блестящая весной и летом охотно поедается оленями, по химическому составу представляет интерес как белковый корм — 14,5% белка зимой (Тихомиров, 1935). В зимнем рационе харгина (перспективной породы оленя в тундровой зоне) доля травяных кормов, в основном состоящая из кочкообразующих осоковых, составляет 70%. Сохранение осок на пастбищах имеет существенное значение в повышении качества оленьих пастбищ.

Биология растений-кочкообразователей, в том числе осок придатконосной и блестящей, почти не изучена. Имеются лишь геоботанические описания осоково-пушицевых тундр (Городков, 1935; Сочава, 1933 а, б, 1934; Душечкин, 1937; Шелудякова, 1938; Лукичева, 1963 а, б; Носова, 1964; Крючков, 1968; Андреев, Перфильева, 1980; Хусаинов, Пестряков, 1989, 1990; Перфильева, Тетерина, Карпов, 1991; Пестряков, 1992

и др.) и заболоченных лугов с участием осок ситничковой, придатконосной, мелкой и Шмидта (Иванова, 1961; Добрецова, 1962; Куваев, 1956; Куваев, Самарин, 1961; Пермякова, 1961, 1962, 1972; Иванова, 1970; Щелкунова, 1970; Кононов, 1971; Тебеневочные пастбища..., 1974; Луга..., 1975; Основные особенности..., 1987 и др.).

Сведения по морфологии, эколого-биологическим особенностям и по формированию кочек осоковыми имеются лишь в немногих небольших работах (Dawkins, 1939; Куркин, 1954; Полозова, 1970; Чекань, 1974, 1975 а, б; Дымина, 1979, 1982, 1985; Сподобцева, 1980, 1983). В.В. Крючковым (1968) и М.Ю. Кононовой (1978) рассмотрены географические особенности распределения кочкарных тундр северо-востока Азии и Сибири, вертикальная и горизонтальная структура пушицевых кочкарников Чукотки.

В 1970 г. Якутский институт биологии СО РАН организовал в окрестностях пос.Походск Нижнеколымского улуса Республики Саха (Якутия) стационар для проведения комплексных исследований в тундровой зоне. В связи с расширением исследований в период проведения Международной биологической программы (МБП) на стационаре выполнялись работы по изучению биологии, сезонной и погодовой динамики надземной фитомассы важнейших видов субарктической флоры, в том числе видов из семейства осоковых (Андреев, Галактионова, Захарова и др., 1972; Андреев, Галактионова, Неустроева, 1974, 1975, 1976; Матвеева, 1974; Егорова, 1974 а, б, 1976, 1980, 1989; Захарова, 1975, 1977; Галактионова, Егорова и др., 1976; Сезонная и погодовая динамика..., 1978; Галактионова, Неустроева, 1980; Андреев, Галактионова, 1981, 1993; Галактионова, 1986; Галактионова, Матвеева, Неустроева, 1986).

Исследования по изучению биологических особенностей осок придатконосной и блестящей проводились на Нижнеколымском стационаре в 1971—1975 гг. и в августе 1987 г. под руководством лауреата Государственной премии, заслуженного деятеля наук РСФСР и Республики Саха (Якутия), доктора биологических наук, профессора В.Н. Андреева.

1 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

1.1. РЕЛЬЕФ И ГИДРОГРАФИЯ

Нижнеколымский стационар Института биологии СО РАН базируется в пос. Походск Нижнеколымского улуса Якутии, находящегося в дельте р. Колымы в восточной части Халарчинской тундры, которая, в свою очередь, расположена к западу от дельты и низовьев Колымы в пределах Колымской низменности. Колымская низменность занимает северо-восток Якутии между Алазейским и Юкагирским плоскогорьями и представляет собой равнину, примыкающую к берегу Восточно-Сибирского моря. Средняя высота низменности — 50 м, а по периферия и близ Алазейского плоскогорья имеются пологосклонные повышения до 220—291 м (Пармузин, 1967).

В формировании современного рельефа озерно-аллювиальной равнины Колымской низменности значительное участие принимают термокарстовые процессы. Интенсивное проявление термокарста способствует образованию сильно расчлененной холмистой и холмисто-увалистой формы рельефа. Здесь широко распространены плосковерхие трапециевидные холмы (местное название "едома") и байджерахи. Едомы представляют собой останцы аллювиальной равнины и распространены на территории между реками Колымой и Бол. Коньковой (Баранова, 1957). Байджерахи — земляные конусовидные холмы, образуются в результате поверхностного протаивания грунтовых льдов и оседания мерзлых пород.

Равнина изобилует неглубокими термокарстовыми озерами. Огромное количество озер разного размера и разной конфигурации соединяются, большей частью, протоками, носящими местное название "виски". У пос. Походск протекает виска Походская. Ее ширина — 50—60 м, глубина 2,5 м. Большинство озер деградирует, происходит распад единого озера на ряд изолированных водоемов. При этом происходит выпучивание части днища озера и образование одного или нескольких гидролакколитов (местное название "булгуннях"). В Халарчинской тундре они встречаются часто.

Кроме булгунняхов, едом и байджерахов, однообразие равнины нарушается присутствием более высоких четвертичных террас, абсолютные высоты которых не превышают в среднем 40—80 м и лишь иногда достигают 100 м (Чистяков, 1964).

Существенное влияние на рельеф оказывают эрозионно-аккумулятивные процессы. Развитие поймы и дельты Колымы идет в условиях тектонического поднятия Колымской низменности, вследствие чего в ряде участков высокая пойма имеет тенденцию к переходу в первую надпойменную террасу, а низкая пойма — к переходу на место высокой (Баранова, 1957).

Крупнейшая река в районе работ — Колыма. Ее длина составляет 2600 км, площадь водосбора 665 тыс. км^2, в том числе дельты — 13400 км^2 (Чистяков, 1964). Ширина реки ниже пос. Нижнеколымск — 2,0—3,2 км. Современная дельта Колымы простирается на 110 км, начинаясь ниже пос. Черский, где река делится островом Мархояновским на две протоки: Колымская (Каменная) и Походская. Эти протоки широки и глубоководны. Река Колыма имеет дождевой и снеговой тип питания с преобладанием первого и незначительным участием грунтового и ледникового. Она характеризуется летне-осенним стоком (июнь, июль, август), когда совпадают максимальные температуры воздуха с максимумом осадков (Пармузин, 1967). Весеннее половодье начинается еще при ледоставе (в конце мая — начале июня) и проходит довольно интенсивно. Пик половодья наблюдается в июне и нередко совпадает по времени с ледоходом.

1.2. КЛИМАТ

Район стационара находится в 40 км от побережья холодного Восточно-Сибирского моря, оказывающего сильное влияние на климат района. В прибрежной полосе континентальность климата ослабевает и годовые амплитуды уменьшаются. На большей части Колымской низменности они равны 52—54°С, в низовье Колымы составляют 48°, а на побережье Восточно-Сибирского моря (метеостанция Амбарчик) — всего 38°С (Щербакова, 1961). Кроме того, климат района определяется его высокоширотным положением (69° с.ш.). С возрастанием широты увеличиваются различия между притоком солнечного тепла зимой и летом. В декабре и январе отмечается явление полярной ночи. В связи с этим суммарный приток солнечного тепла отсутствует. С октября по март приток солнечной радиации очень мал и не восполняет потерю тепла отражением и излучением, в результате чего радиационный баланс отрицательный. Летом продолжительность солнечного сияния значительна. С мая по июль наблюдается полярный день. Радиационный баланс летом положительный. Это приводит к интенсивному прогреванию земной поверхности и воздуха. Район стационара получает в среднем 80—90 ккал суммарной радиации в год, в два раза меньше, чем в Средней

Азии (Пармузин, 1967), ненамного отличаясь от районов в Центральной Якутии, где суммарная радиация составляет в год 90—100 ккал (Гаврилова, 1973). Более 80% из этого количества падает на лето. Резкие отличия между притоками солнечного тепла зимой и летом обуславливают и большие годовые колебания температур.

Низкие зимние температуры воздуха обуславливаются также арктическими вторжениями. В холодное время года Колымская низменность оказывается в зоне влияния восточной половины Азиатского антициклона, т.е. в северном потоке арктического воздуха (Щербакова, 1961). Зимний период продолжается с октября по апрель включительно (205—220 дней). Большую часть года температура воздуха держится ниже 0°С. Средняя годовая температура воздуха, по данным метеостанции (м/с) Черский, минус 11,6°. В самом холодном месяце (январе) средняя температура воздуха -33°, а абсолютный минимум в январе и феврале достигает -60°С (Щербакова, 1961).

Устойчивые морозы прекращаются в мае. С начала мая начинается интенсивное таяние снега. На таяние морских льдов и снега, а затем на прогревание холодных вод затрачивается огромное количество тепла. Это понижает температуру воздуха в прибрежной полосе. В низовьях Колымы среднемесячная температура мая равна -1,5°, а на побережье -6°С (Климат, 1961). В третьей декаде мая происходит переход температуры воздуха через 0°С, вследствие чего сходит снежный покров.

Лето в низовьях Колымы холодное. Средняя температура июля равна 12°С (по многолетним данным м/с пос. Черский). Среднемесячные температуры воздуха за вегетационный период 1971—1975 и 1987 гг. даны в табл. 1.

За все годы наблюдений более высокая сумма положительных температур была в 1974 г. Самым теплым месяцем является июль, в отдельные годы июнь (1973 г.). Абсолютный максимум дневных температур

Таблица 1

Среднемесячные температуры воздуха (°С) в пос.Черский

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Сумма
1971	-1,3	10,0	10,3	9,6	3,1	969,6
1972	1,6	5,7	13,1	8,6	2,6	974,1
1973	-2,6	14,4	13,3	7,1	0,4	1014,8
1974	-1,7	10,8	15,1	12,0	2,7	1192,4
1975	0,7	6,6	12,1	11,6		1139,3
1987	-0,8	8,5	15,4	9,3	0,9	1065,5
Многолетняя 1882—1960	-1,5	9,4	12,0	8,4	2,4	939,9

около 30°С (23 июля 1973 г. — 31,2°). Заморозки наступают рано, начиная со второй декады августа. Безморозный период на северо-востоке Якутии длится 74 дня. За это время накапливается 1200—1300°С активных температур. Низкие температуры воздуха и краткий безморозный период на северо-востоке Якутии являются основной причиной безлесья.

Близ пос. Черский годовое количество осадков составляет 285 мм. Преобладающая часть осадков приходится на теплое время года: с мая по сентябрь выпадает 50—70% их годового количества (табл. 2).

Таблица 2

Среднемесячное количество осадков (мм) в пос.Черский

Год	I	II	III	IV	V	VI	VII	IIX	IX	X	XI	XII	Сумма
1971	23	20	12	1	10	11	11	2	51	22	30	10	203
1972	11	17	5	8	5	1	27	20	23	35	5	10	167
1973	23	4	6	8	2	3	70	2	26	42	34	12	232
1974	5	10	7	0	2	3	28	22	25	11	17.	10	140
1975					2	8	8	40					
Многолетняя 1882—1960	24	18	12	12	9	23	36	45	26	38	26	16	285

По сравнению с многолетними данными, в период наших работ наблюдается уменьшение количества осадков за год. Наиболее сухим годом оказался 1974 г. (140 мм), а дождливыми месяцами являются июль и август. В октябре выпадает наибольшее количество осадков в виде снега. Общее количество дней с осадками за год составляет 138—235.

Несмотря на малое количество осадков за год, его оказывается больше, чем может испариться. Особенно это наблюдается летом. Количество осадков за летние месяцы заметно превышает испарение. Поэтому почвогрунты летом всегда переувлажнены.

Относительная влажность воздуха меняется в течение года в широких пределах. Наибольшая относительная влажность — в октябре и ноябре (более 80%), затем наблюдается снижение. Наименьших значений она достигает весной и летом. С более высокой относительной влажностью в Арктике связана большая облачность.

По многолетним данным, число дней со снежным покровом — 229 (табл.3). Глубина снегового покрова на открытых местах в среднем составляет 41—42 см. Распределение снега неравномерное. На озерах снег обычно рыхлый и неглубокий, 3—4 см. В закочкаренной тундре глубина и мощность снегового покрова неравномерны (табл. 4). Наибольшие глубина снегового покрова и его плотность наблюдаются между кочками (36 см и 0,20 г/см^3), а на кочках снег более рыхлый (0,10 г/см^3). К

Таблица 3

Сроки появления и схода снегового покрова и продолжительность его залегания в пос.Черский

Сроки	Продолжительность		
	Ранняя	Средняя	Поздняя
Дата появления	22.VIII	22.IX	15.X
Дата установления устойчивого снегового покрова	17.IX	2.X	15.X
Дата разрушения	7.V	16.V	1.VI
Дата схода	14.V	26.V	15.VI
Число дней со снежным покровом		229	

Таблица 4

Глубина и плотность снегового покрова в окрестностях пос.Походск в 1971 г. (по данным Т.Ф. Галактионовой и В.И. Захаровой)

Ассоциации	Микрорельеф	Глубина, см		Плотность, г/см^3	
		декабрь	март	декабрь	март
Пушицевое болото		31,4	29,0	0,12	0,31
Закустаренная влаголишнепушицевая тундра	Кочка	26,0	20,0	0,10	0,30
	Между кочек	36,0	34,0	0,20	0,33
	У кустов	32,0	36,0	0,16	0,23

весне увеличивается плотность снега, наряду со снижением глубины снегового покрова в апреле.

Снежный покров устанавливается одновременно с наступлением устойчивых морозов в конце третьей декады сентября или в начале октября. В конце мая с наступлением устойчивых положительных температур происходит полное таяние снега. Но в холодные годы он может лежать и в начале июня. Например, близ пос. Походск в 1975 г. снег пятнами лежал почти до 10 июня. Разница в сроках схода снега отражается на продолжительности вегетационного периода. Поздние сроки схода снега приводят к сдвигу фенологических фаз развития и сокращают время для развития растений (Александрова, 1961).

Снежный покров оказывает существенное влияние на почву и растительность. Зимой снег предохраняет почву от сильного выхолаживания,

а весной обогащает ее влагой. Также он предохраняет растения от промерзания и излишнего испарения и частично обуславливает пестроту растительного покрова.

Зимой с сентября по март господствуют холодные ветры южных румбов с суши. В летнее время преобладают ветры северных румбов. Скорость ветра в период с декабря по февраль наименьшая за год — около 2 м/с (Щербакова, 1961). Сильные ветры на Колымской низменности нечасты, но ближе к побережью Восточно-Сибирского моря скорость ветра возрастает. Ветры имеют огромное значение в распределении снегового покрова, создавая пестроту в растительном покрове. Они местами уносят с поверхности земли не только снег, но и минеральные частицы, местами уплотняют снег, местами создают снежные сугробы, укрывающие растения в зимний период. Сильные ветры способствуют усиленному испарению влаги, что отрицательно сказывается на растениях. В целях защиты растения приобретают приземистые формы (нанизм), иногда подушковидные. Велико значение ветра и в оленеводстве. В июле, в период наибольшего количества гнуса, ветер способствует лучшему стравливанию кормов оленями, сохраняя их упитанность. Поэтому летние пастбища расположены вдоль побережья моря и в высокогорьях, где скорость ветра наибольшая.

1.3. ПОЧВЫ

Вследствие малого количества осадков, сильных ветров и низких температур воздуха в районе работ исследований отмечается сплошное распространение многолетней мерзлоты. В связи с тем, что почвенные процессы в Якутии протекают на фоне мерзлоты, все почвы являются мерзлотными (Еловская и др., 1965; Почвы..., 1979).

В районе работ, благодаря высокой относительной влажности, наличию мерзлоты и отсутствию стока воды, наблюдается постоянное избыточное увлажнение, в условиях которого преобладают мерзлотные тундровые почвы разнообразного морфологического облика. Здесь распространены торфянисто- и торфяно-болотные почвы.

Почвы района очень холодные, даже летом на небольшой глубине сохраняется довольно низкая температура (7—9°С). Низкие температуры в корнеобитаемом слое почвы с близким залеганием многолетней мерзлоты оказывают существенное влияние на физиологические процессы в растениях. Так, В.П. Дадыкин (1952, 1954) указывает на сильно пониженную способность корневых систем к восприятию азотистых соединений, что ведет к снижению производительности растений. Корни растений в этих условиях могут использовать лишь небольшой слой почвы.

По данным сотрудников Института биологии СО РАН Л.В. Тетериной, Д.Д.Саввинова и В.И. Романова (1974), почвенный покров на территории стационара "Походск" дифференцирован по элементам

микрорельефа. В окрестностях пос. Походск преобладающей формой микрорельефа являются полигонально-валиковые образования на тундре, болотах и болотах. На валиках развиты мерзлотные тундровые перегнойно-торфянисто-глеевые почвы, оттаивающие за лето на 60—70 см. На полигонах распространены мерзлотные торфяно-болотные почвы, которые за лето оттаивают всего на 40—50 см. Реже встречаются тундровые супесчаные почвы под осоково-кустарничковой мелкобугорковой тундрой с глубиной оттаивания до 80 см.

В поймах речек (висок) под злаково-хвощевыми лугами встречаются мерзлотные пойменные дерновые почвы, оттаивающие на 70—80 см. Редко на гидролакколитах (булгунняхи) развиты маломощные торфяники.

Мерзлотные тундровые почвы в окрестностях пос. Походск характеризуются малым оттаиванием и большой степенью оглеения минеральной части, особенно над средним уровнем залегания мерзлоты. По механическому составу эти почвы суглинистые. Они имеют кислую реакцию (pH 4,2—5,5), гумусированы по всему профилю (6—10%), верхние органические горизонты малозольны (3—5%), не насыщены основаниями, содержат незначительное количество питательных веществ (Сезонная и погодовая динамика..., 1978).

2 МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОПЫТНЫХ УЧАСТКОВ

Были выбраны два вида осок-кочкообразователей, широко распространенных в низовьях Колымы. Осока придатконосная (Carex appendiculata (Trautv.et Mey.) Kük.) — восточносибирский бореальный вид, встреченный только в южной части тундровой зоны. Осока блестящая (Carex lugens Holm) — западноамерикано-восточносибирский гипоарктический вид, характерный для северных мелкобугорковых тундр.

Для выяснения биологических особенностей осок придатконосной и блестящей проводилось изучение морфологии кочек осок, велись фенологические наблюдения, проводились учеты возрастного состава популяций, определялись запас надземной фитомассы и его погодовая и сезонная динамика.

Изучение морфологических особенностей осок проводилось на 100 кочках каждого вида. Для этого измерялись высота и диаметр кочек, по вертикальному разрезу определялась мощность слоя живых корней и отмерших остатков растений, изучался характер побегообразования.

Фенологические наблюдения проводились в течение вегетационного периода через каждые 3 дня для осоки придатконосной и через 10 дней для осоки блестящей. Фенологическое состояние вида оценивалось по пятибалльной системе (Бейдеман, 1954, 1974). Данные фенологических наблюдений сведены в феноспектры по А.П. Шенникову (1928).

Изучение возрастного состава популяций проводилось по методике, предложенной Т.А. Работновым (1950 а). Наблюдения велись на площадках размером 25 м^2 (5x5 м). Возрастной состав популяций осоки придатконосной изучен на 11 площадках, а осоки блестящей — на 5. Каждая площадка для удобства разбивалась на квадраты (1 м^2). По углам квадратов вбивались колышки. На площадке учитывались все особи осок придатконосной и блестящей (условно каждая кочка принималась за одну особь). Все особи, согласно классификации Т.А. Работнова, подразделялись на следующие возрастные группы: всходы, ювенильные особи и взрослые. Взрослые, в свою очередь, подразделялись на молодые вегетативные, молодые генеративные, средневозрастные вегетативные и генеративные, старые (сенильные) особи. Возраст кочек осок придатконосной и блестящей определялся по сопутствующим растениям. Поскольку брусника поселяется уже на самых ранних фазах развития кочек, максимальный возраст ее может дать предположение об относительном возрасте кочек осок. Возраст определялся по числу годичных колец на парциальных кустах брусники.

Кроме того, на вертикальном разрезе 100 кочек разных фаз развития изучен характер побегообразования осок. Выявлен видовой состав растений, поселяющихся на кочках осок.

Для выяснения экологии и границ распространения обоих видов осок в низовьях Колымы выполнены маршруты с геоботаническим описанием растительных сообществ и определением обилия осок по экологическому профилю. Общая протяженность пешеходных маршрутов составила около 80 км.

Для определения величины надземной фитомассы осок использован метод моделей, разработанных сотрудниками лаборатории геоботаники и споровых растений Якутского института биологии СО РАН (Андреев и др., 1972). Для этой цели в пределах двух растительных сообществ были выбраны площадки размером 2x2 м с исследуемыми видами осок. В пределах опытных участков взяты по 4 кочки осок, находящихся на разных фазах развития. Опытные растения не срезались. Учет величины надземной фитомассы осок проводился два раза в месяц. Всего за вегетационный период каждого года наблюдений сделано 8 учетов. В ходе учетов путем измерения определялись размеры всех надземных органов: листьев и генеративных побегов. В зависимости от амплитуды изменчивости размеров установлены несколько градаций, обычно около 10. По этим градациям за пределами опытных участков в аналогичных условиях срезалось по 20 экземпляров соответствующих органов, затем они взвешивались в абсолютно сухом состоянии, это обеспечивает точность в среднем ±10—15%. Зеленая и бурая масса осок определялась раздельно. Таким образом, определялись абсолютно сухая масса 20 экземпляров каждого органа, а отсюда легко высчитывалась масса одного экземпляра. Зная ее и количество органов на данном участке, можно подсчитать запас надземной фитомассы каждого вида. Разность между результатами двух сроков учета дает нам прирост фитомассы за учетный период. Сезонные изменения величины запаса надземной фитомассы осок в соответствии с данной методикой устанавливаются по трем показателям: 1 — линейные размеры листьев и генеративных побегов; 2 — количество экземпляров и 3 — "весовой индекс", т.е. масса 1 см длины органа (масса органа делится на его длину). "Весовой индекс" каждого органа подвержен сезонным изменениям, поэтому его приходится определять заново в каждый срок учета. Так, "весовой индекс" листа осоки придатконосной увеличивается с его ростом и удлинением до середины июля. Затем "весовой индекс" стабилен, с отмиранием листьев с середины августа он уменьшается. У генеративных побегов он увеличи-

вается до разгара цветения, после чего постепенно уменьшается, к середине сентября сокращаясь почти в два раза.

Количество органов и их линейные размеры также подвержены сезонным изменениям. Прослеживаются определенные закономерности в изменении количества органов, их длины как по сезонам, так и по годам.

Учет величины запаса надземной фитомассы у осок проводили на кочках разных фаз развития. На каждом опытном участке подсчитывалось количество кочек по фазам их развития на единицу площади. Суммируя массу всех листьев и генеративных побегов на одной кочке определенной фазы развития, получали величину запаса надземной фитомассы осок. Умножение величины запаса надземной фитомассы одной кочки на количество кочек на 1 га дает величину общего запаса надземной фитомассы вида.

Высушивание образцов до абсолютно сухой массы проводилось в полевой период. За весь период исследований проведено 32 учета для каждого вида и собрано около 2000 образцов.

Нами определена ошибка средней арифметической величины запаса надземной фитомассы по формуле, предложенной И.А. Плохинским (1970):

$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, где m — ошибка средней арифметической величины,

σ — среднее квадратическое отклонение, n — количество выборок.

σ определена по формуле: $\sigma = \sqrt{\frac{\sum (V-M)^2}{n-1}}$;

M — средняя арифметическая, вычисленная по формуле:

$M = \frac{\Sigma V}{n}$, где ΣV — сумма результатов, n — число объектов.

Кроме того, определены достоверность по формуле $P = \frac{m \cdot 100}{Mср}$

и коэффициент вариации — $CV = \frac{\sigma \cdot 100}{Mср}$.

Характеристика опытных участков. Для изучения формирования и динамики запаса надземной фитомассы осоки придатконосной была заложена площадка (4 м^2), удаленная на 1 км к югу от пос. Походск. Площадка расположена на первой надпойменной террасе долины Колымы, среди полигонально-валикового тундроболотного комплекса с закустаренной влагалищнопушицевой тундрой на валиках и многоколосково-пушицевым болотом на полигонах. Микрорельеф — кочковатый.

Наряду с кочками пушицы влагалищной на краю полигона и валика встречаются многочисленные кочки осоки придатконосной, где и выбрана площадка.

По элементам микрорельефа дифференцирован почвенный покров. По данным ст.научного сотрудника Якутского института биологии к.с.-х. н. Тетериной Л.В., почва торфяно-болотная (описание от 7 августа 1971 г.).

Почва валика: A_0 0—18 — из живых корней осоки и частично пушицы, органический, густо переплетенный корнями, светло-коричневой или желто-коричневой окраски.

AO_1 18—38 — мокрый, темно-коричневой окраски, слаборазложившийся, хорошо видны отдельные части растений.

AO_3 38—50 — мокрый, темно-бурой окраски, сильно разложившийся, перегнойный.

B 50—58 — мокрый, сизовато-серой окраски, суглинистый, оглеенный, книзу с льдистыми прослойками.

Почва полигона: A_0 0—8 — очес живых и отмерших сфагновых мхов, рыхлый, с корнями растений, с листьями кустарников.

AO_2 8—16 — мокрый, темно-бурой окраски, органический, книзу более разложившийся, торфяный.

B_g 16—33 — мокрый, сизовато-серой окраски, суглинистый, глеевый.

Мощность верхних торфянистых горизонтов 16—45 см, степень разложения различная. Степень оглеения увеличивается с глубиной.

Химические свойства этих почв таковы: реакция почв кислая и мало изменяется по профилю (pH воды — 4,2—5,5). Содержание поглощенных катионов равно 25—40 мг-экв на 100 г, в составе которых преобладает кальций. Органические горизонты характеризуются большой потерей при прокаливании (50—90%). Почвы содержат мало кремневой кислоты, но зато обогащены полуторными окислами, особенно железа.

По составу питательных веществ почвы малоплодородны, хотя валовое количество гумуса, азота и фосфора велико.

Травостой на полигонах густой с общим покрытием около 40% и высотой до 50 см. Основной фон дают Eriophorum polystachyon и Carex stans. Кроме фоновых растений, здесь растут Comarum palustre, Carex appendiculata. Редко произрастают кусты Salix pulchra.

На валиках отмечена закочкаренная влагалищнопушицевая закустаренная тундра. Здесь выражены две микрогруппировки: кустарничково-влагалищнопушицевая — 80% площади и мохово-ивовая — 20% площади. В первой микрогруппировке травостой густой, образован пушицей влагалищной, осокой придатконосной, вейником Холма. На кочках растут брусника, голубика, багульник. Вторая микрогруппировка занимает междукочья. Обычны ива красивая, береза тощая, ольха кустарниковая, голубика, брусника. Между кочками и на кочках хорошо развит моховой покров. В его сложении участвуют Aulacomnium turgidum, Tomenthypnum nitens, Drepanocladus revolvens, D. uncinatus и др.

В 1972 г. в 10 км к северо-востоку от пос. Походск в урочище "Роговатка" заложена вторая опытная площадка на мелкобугорковой блестящеосоковой кустарничковой тундре. Участок находится на второй надпойменной террасе р.Колымы. Микрорельеф — мелкобугорковый с блюдцеобразными понижениями. Описание почвы дано Тетериной Л.В. (от 30 августа 1971 г.). Почва от соляной кислоты не вскипает.

A_0 0—1 см — сухой, из опада листьев кустарников и лишайников.

A_0 1—9 см — слабовлажный, темно-бурой окраски, органический, с корнями, с небольшим количеством песка.

В 9—20 (30) см — влажный, темно-бурой окраски, гумусированный, супесчаный, рыхлый, пронизан корнями растений, граница перехода в следующий горизонт неровная.

Bg 20(30)—50 см — влажный, пестроцветный, ржаво-желтый с серыми прослойками, песчаный, рыхлый, переход ясный.

С 50—80 см — влажный, темно-серый, песчаный.

Почва мерзлотная тундровая неглеевая песчаная.

Реакция почвы кислая (pH воды 4,4—6,5). Верхние органические горизонты при прокаливании имеют 70% потери и 35—40 мг-экв обменных катионов. По механическому составу почвы супесчаные. Нижние минеральные горизонты обеднены всеми питательными веществами.

Растительный покров мозаичный, пестрый. На площадке выделяются следующие микрогруппировки (Сезонная..., 1978):

1) красивоивняковая бруснично-аулякомниевая. Приурочена к плоским бугоркам или депрессиям между ними, занимает около 2% общей площади. Высота ивы 30—40 см;

2) тощеберезовая бруснично-политриховая по неглубоким микродепрессиям, занимает 28% площади. Высота березы около 20 см;

3) бруснично-багульниковая с голубикой с кустистыми лишайниками и злаками на сухих минеральных бугорках (38% площади);

4) блестящеосоковая с зелеными мхами и кустистыми лишайниками на оторфованных бугорках (3% общей площади). Кочки осоки блестящей небольшие, до 10 см высотой, в диаметре до 25 см;

5) арктоусовая на минеральных бугорках (1% общей площади). Небольшое участие Salix sphenophylla;

6) ягельно-политриховая занимает склоны бугорков и плоские микродепрессии между ними (26% площади). Из кустистых лишайников характерны Cetraria cucullata, C.islandica, Cladina sylvatica, C.rangiferina с покрытием 20%. Из зеленых мхов преобладает Polytrichum hyperboreum;

7) корковолишайниковая на зарастающих минеральных пятнах с накипными лишайниками (2% площади). Разбросанно видны Dactylina arctica, Alectoria ochroleuca, Cornicularia divergens, Polytrichum alpestre.

Опытная площадка расположена на чистой мелкобугорковой блестящеосоковой тундре. Из кустарников обычны ива красивая и береза тощая. Высота их в среднем 30 см. В травяно-кустарничковом покрове с покрытием около 40% встречаются брусника, голубика, багульник,

шикша, мытник лапландский, горец трехкрылоплодный. Мхи растут отдельными дернинками, обычны Polytrichum hyperboreum, Dicranum elongatum и др. Среди них редко разбросаны лишайники: Cetraria cucullata, C. islandica, Cladina sylvatica, C. rangiferina, Cornicularia divergens, Thamnolia vermicularis.

3 ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Глава написана по материалам автора. По данным Т.Ф. Галактионовой и др. (Сезонная и погодовая динамика..., 1978), во флоре окрестностей пос. Походск встречается 182 вида, в работе В.В. Петровского и Т.М. Королевой (1979) — 198 видов. По исследованиям автора, флора сосудистых растений стационара значительно богаче и насчитывает 226 видов из 46 семейств и 106 родов.

Ниже приводится список сосудистых растений, отмеченных в районе пос. Походск, указывается место и частота их произрастания. При составлении списка использованы литературные источники последних лет (Сезонная и погодовая динамика..., 1978; Труфанова, Галактионова, 1975; Петровский, Королева, 1979; Флора..., 1991). Данные по широтно- и долготно-географическим группам элементов взяты из работ Б.А. Юрцева (1968, 1974) и В.В. Петровского, Т.М. Королевой (1979).

Семейство Lycopodiaceae

Lycopodium dubium Zoega — циркумполярный гипоарктический вид. Валики полигонально-валиковых тундроболот, бугры. Редко, необильно.

Семейство Equisetaceae

Equisetum arvense L. — циркумполярный гипоарктический вид. Обильно на пойменных лугах и ивняках, изредка в тундрах.

E. fluviatile L. — циркумполярный бореальный вид. Берега озер, образует местами чистые заросли.

E. scirpoides Michx. — циркумполярный арктобореальный вид. Полигонально-валиковые тундроболота. Редко, необильно.

E. variegatum Schleich.ex Web. et Mohr. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Заросли кустарников. Нередко, необильно.

Семейство Huperziaceae

Huperzia arctica (Tolm.) Sipl. — циркумполярный арктоальпийский вид. Полигонально-валиковые тундроболота. Редко, необильно.

Семейство Pinaceae

Larix cajanderi Mayr. — восточносибирский бореальный вид. Валики полигонально-валиковых тундроболот. Единично.

Семейство Sparganiaceae

Sparganium hyperboreum Laest. — циркумполярный гипоарктический вид. В воде озер, образует разреженные заросли.

S. minimum Wallr. — циркумполярный бореальный вид. В мелких озерах. Редко, необильно.

Семейство Potamogetonaceae

Potamogeton alpininis Balb. ssp. tenuifolius (Raf.) Hult. — восточносибирско-американский гипоарктический подвид. В воде речек. Нередко.

P. filiformis Pers. — циркумполярный бореальный вид. В воде мелких озер. Нередко, необильно.

P. friesii Rupr. — циркумполярный гипоарктический вид. В воде мелких озер и мочажинах болот. Нередко, необильно.

P. perfoliatus L. — циркумполярный бореальный вид. В глубоководных озерах и речках. Нередко образует подводные чистые заросли.

P. praelongus Wulf — циркумполярный гипоарктический вид. В озерах. Нередко, необильно.

P. subretusus Hagstr. — восточносибирский гипоарктический вид. В воде речек. Редко, необильно.

Семейство Juncaginaceae

Triglochin maritimum L. — циркумполярный арктоальпийский вид. В мочажинах болот, приозерных осоковых болотах. Редко, необильно.

Семейство Poaceae (Gramineae)

Hierochloë alpina (Sw.) Roem.et Schult. — циркумполярный арктоальпийский вид. Прибрежные ивняки, валики тундроболот. Обычно, необильно.

H. odorata (L.) Beauv. — циркумполярный бореальный вид. Песчаные гривы. Редко, необильно.

Alopecurus alpinus Smith — циркумполярный арктоальпийский вид. Пойменные луга, тундры. Обычно, местами обильно.

A. glaucus Less. — сибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Пойменные луга. Обычно, местами обильно.

Arctagrostis latifolia (R.Br.) Griseb. — циркумполярный арктический вид. Тундры, пойменные луга. Нередко, необильно.

A. arundinacea (Trin.) Beal. — сибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. В тундрах на местах с нарушенной дерниной, пойменные луга, у дорог. Обычно, местами обильно.

Agrostis anadyrensis Socz. — восточносибирский гипоаркто-монтанный вид. Сырые берега водоемов. Редко, необильно.

A. gigantea Roth — циркумполярный бореальный вид. У дорог, пойменные луга, Редко, необильно.

Calamagrostis angustifolia Kom. — евразиатско-западноамериканский арктобореальный вид. Приречные кустарники, пойменные луга. Редко, необильно.

C. holmii Lange — сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

C. langsdorffii (Link) Trin. — циркумполярный арктобореальный вид. Кустарники, пойменные луга, приречные пески. Нередко, местами обильно.

C. lapponica (Wahlenb.) C.Hartm. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Нарушенные участки тундр, пойменные луга. Нередко, необильно.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn. — циркумполярный бореальный вид. Приозерные болота, полигонально-валиковые тундроболота. Нередко, необильно.

Deschampsia obensis Roshev. — евразиатский гипоарктический вид. Приречные пески, местами обильно.

D. sukatschewii (Popl.) Roshev. — восточносибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Пойменные луга. Обычно, необильно.

Trisetum sibiricum Rupr. — циркумполярный арктоальпийский вид. Тундры. Нередко, необильно.

T. molle Kunth — восточносибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Склоны берегов и гидролакколитов. Редко, необильно.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. — циркумполярный бореальный вид. Арктофиловые луга, как сорное у жилья. Редко, необильно.

Koeleria asiatica Domin — сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Песчаные склоны. Редко, необильно.

Poa arctica R. Br. — циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

P. glauca Vahl — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Мелкобугорковые тундры, на гидролакколитах. Нередко, необильно.

P. palustris L. — циркумполярный бореальный вид. Приречные заросли кустарников. Редко, необильно.

P. alpigena (Blytt) Lindm. — циркумполярный арктоальпийский вид. Береговые склоны, пойменные луга. Обычно, необильно.

P. pratensis L. — циркумполярный бореальный вид. Пойменные луга. Нередко, местами необильно.

Dupontia fisheri R. Br. — циркумполярный арктический вид. Приозерные осоковые болота. Обычно, местами обильно.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — циркумполярный гипоарктический вид. Берега рек, озер и проток. Обычно, обильно.

Puccinellia borealis Swall. — восточносибирско-западноамериканский арктический вид. Тундроболота, пойменные луга, берега озер. Обычно, необильно.

P. hauptiana V.Krecz. — циркумполярный бореальный вид. Сорное, у жилья. Обычно, местами обильно.

Festuca altaica Trin. — восточносибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Валики полигонально-валиковых тундроболот, бугры. Нередко, необильно.

F. brachyphylla Schult. et Schult. — циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

F. rubra L. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Пойменные луга, тундры. Нередко, необильно.

Elymus macrourus (Turcz.) Tzvel. — сибирско-западноамериканский бореальный вид. Пойменные луга. Обычно, необильно.

E. subfibrosus (Tzvel.) Tzvel. — восточносибирский бореальный вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

E.vassiljevii Czer. — восточносибирский арктический вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Bromopsis sibirica (Drob.) Peschkova — восточносибирский бореальный вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Hordeum jubatum L. — циркумполярный гипоарктический вид. Сорное, у жилья. Обычно, необильно.

Семейство Cyperaceae

Eriophorum gracile Koch — циркумполярный бореальный вид. Тундроболота, пушицево-осоковые болота. Нередко, местами обильно.

E. polystachyon L. — циркумполярный арктобореальный вид. Повсеместно, доминирует в сырых тундрах и болотах.

E.russeolum Fries — циркумполярный арктобореальный вид. В мочажинах полигонально-валиковых тундроболот, местами обильно.

E. schechzeri Hoppe — циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, местами обильно.

E. vaginatum L. — циркумполярный арктобореальный вид. Повсеместно, обильно.

Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. — восточносибирский бореальный вид. Тундроболота, кочкарные тундры. Обычно, местами обильно.

C. arctisibirica (Jurtz.) Czer. — циркумполярный арктоальпийский вид. Мелкобугорковые тундры. Обычно, местами обильно.

C. capitata L. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Склоны гидролакколитов. Нередко, необильно.

C. chordorrhiza Ehrh. — циркумполярный арктобореальный вид. Приозерные осоковые болота, тундроболота. Обычно, обильно.

C. lugens H.T. Holm — восточносибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Мелкобугорковые тундры. Обычно, обильно.

C. minuta Franch. — сибирский бореальный вид. Тундроболота, кочкарные тундры. Нередко, необильно.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith — циркумполярный арктоальпийский вид. Ивняки, тундроболота. Обычно, необильно.

C. rostrata Stokes — циркумполярный бореальный вид. В воде небольших озерков. Редко, необильно.

C. rotundata Wahlenb. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Тундроболота, мелкобугорковые тундры. Нередко, необильно.

C. physocarpa C. Presl — сибирско-американский гипоаркто-монтанный вид. Пойменные луга, приречные ивняки. Обычно, необильно.

C. stans Drey. — циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, часто обильно.

C. supina Wahlenb. ssp. spaniocarpa (Steud.) Hult. — восточносибирско-американский подвид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

C. tripartita All. — циркумполярный арктоальпийский вид. Тундроболота. Нередко, необильно.

C. vaginata Tausch — евразиатский арктоальпийский вид. Валики тундроболот, мелкобугорковые тундры. Нередко, необильно.

C. williamsii Britt. — сибирско-американский арктоальпийский вид. Валики тундроболот. Редко, необильно.

Семейство Lemnaceae

Lemna trisulca L. — циркумполярный бореальный вид. В воде мелких озер. Редко, необильно.

Семейство Juncaceae

Juncus arcticus Willd. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Арктофиловые луга, приречные заросли кустарников, мочажины полигонально-валиковых тундроболот. Редко, необильно.

J. biglumis L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Тундро-болота, приречные пески. Нередко, необильно.

J. castaneus Smith — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Валики тундроболот. Редко, необильно.

J. brachyspathus Maxim. — сибирский бореальный вид. Пойменные луга. Редко, необильно.

Luzula confusa Lindb. — циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

L. nivalis Laest. — циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

L. rufescens Fisch. ex E. Mey. — сибирско-западноамериканский арктобореально-монтанный вид. Ивняки, тундры и болота. Нередко, необильно.

L. sibirica V. Krecz. — сибирский арктоальпийский вид. Заросли кустарников, тундры. Нередко, необильно.

L. wahlenbergii Rupr. — циркумполярный арктоальпийский вид. Болота. Редко, необильно.

Семейство Liliaceae

Veratrum lobelianum Bernh. — евразиатский бореальный вид. Прибрежные ивняки. Редко, необильно.

V. oxysepalum Turcz. — восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Валики тундроболот. Нередко, необильно.

Smilacina trifolia (L.) Desf. — восточносибирский бореальный вид. Мочажины полигонально-валиковых тундроболот. Редко, необильно.

Семейство Salicaceae

Salix alaxensis Cov. — восточносибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Приречные ивняки. Обычно, местами обильно.

S. boganidensis Trautv. — восточносибирский гипоарктический вид. Приречные ивняки. Обычно, местами обильно.

S. fuscescens Anderss. — восточносибирско-американский арктобореально-монтанный вид. Тундры, травяные болота. Обычно, необильно.

S. glauca L. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Приречные ивняки, тундры. Обычно, обильно.

S. hastata L. — евразиатско-западноамериканский арктобореально-монтанный вид. Приречные ивняки. Обычно, местами обильно.

S. myrtilloides L. — евразиатский бореальный вид. Ивняки и осоково-пушицевые болота. Обычно, необильно.

S. lanata L. — восточносибирско-американский гипоаркто-монтанный вид. Приречные ивняки. Обычно, обильно.

S. pulchra Cham. — восточносибирский гипоарктический вид. Повсеместно, обильно.

S. sphenophylla A. Skvorts. — восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Во многих типах тундр. Обычно, необильно.

S. udensis Trautv. et Mey. — восточносибирский бореальный вид. Приречные ивняки. Редко, необильно.

Семейство Betulaceae

Betula exilis Sukacz. — восточносибирско-американский арктобореально-монтанный вид. Повсеместно, обильно.

Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar — евразиатско-западноамериканский арктобореально-монтанный вид. Приречные заросли кустарников, по валикам тундроболот, мелкобугорковые тундры. Обычно, местами обильно.

Семейство Polygonaceae

Rumex aquaticus L. ssp. protracrus (Rech. fil.) Rech. — евразиатско-западноамериканский гипоарктический подвид. Пойменные луга. Редко, необильно.

R. arcticus Trautv. — евразиатско-западноамериканский гипоарктический вид. Пойменные луга. Нередко, необильно.

R. sibiricus Hult. — восточносибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Приречные заросли кустарников, пойменные луга. Нередко, необильно.

Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng. — восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Мелкобугорковые тундры. Нередко, необильно.

P. humifusum Merk ex C.Koch — евразиатско-западноамериканский гипоарктический вид. Сорное, у жилья. Обычно, необильно.

P. tripterocarpum A. Gray. — восточносибирский гипоарктический вид. Тундры, тундроболота, заросли кустарников. Обычно, необильно.

P. viviparum L. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Приречные заросли кустарников, болота. Нередко, необильно.

Семейство Chenopodiaceae

Chenopodium album L. — циркумполярный бореальный вид. Сорное, у жилья. Обычно, необильно.

Monolepis asiatica Fisch. et Mey. — восточносибирский гипоарктический вид. Сорное, у жилья. Обычно, необильно.

Семейство Caryophyllaceae

Stellaria ciliatosepala Trautv. — сибирско-американский гипоарктический вид. Приречные заросли кустарников, мелкобугорковые тундры. Нередко, необильно.

S. crassifolia Ehrh. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Пойменные луга, болота. Нередко, необильно.

S. edwardsii R. Br. — циркумполярный арктический вид. Тундры. Нередко, необильно.

S. kolymensis A. Khokhr. — чукотский гипоарктический вид. Арктофиловые луга. Редко, необильно.

S. laeta Richards. — восточносибирско-американский арктический вид. Склоны гидролакколитов, берега речек. Редко, необильно.

S. monantha Hult. — восточносибирско-американский арктоальпийский вид. Береговые склоны, вершины и склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

S. palustris Retz. — евразиатский бореальный вид. Заросли кустарников, болота. Редко, необильно.

S. fisheriana Ser. — восточносибирский арктический вид. Речные аллювии. Редко, необильно.

S. peduncularis Bunge — евразиатский арктобореально-монтанный вид. Пойменные луга, заросли кустарников, по валикам тундроболот. Нередко, необильно.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. — сибирско-американский гипоарктический вид. Склоны гидролакколитов и берегов. Нередко, необильно.

C. bialynickii Tolm. — циркумполярный арктический вид. Мелкобугорковые тундры, валики тундроболот. Нередко, необильно.

C. jenisejense Hult. — евразиатско-западноамериканский арктобореально-монтанный вид. Речные пески. Нередко, необильно.

C. maximum L. — сибирско-западноамериканский арктобореальный вид. Склоны гидролакколитов и берега рек. Нередко, необильно.

Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern — циркумполярный арктоальпийский вид. Мелкобугорковые тундры. Редко, необильно.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Приречные заросли кустарников. Нередко, необильно.

Wilhelmsia physodes (Ser.) Mc. Neill — восточносибирско-западноамериканский арктобореально-монтанный вид. Пойменные луга, приречные заросли кустарников. Обычно, необильно.

Lychnis sibirica L. — восточносибирский гипоарктический вид. Склоны берегов речек, озер и гидролакколитов. Редко, необильно.

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov — циркумполярный арктоальпийский вид. Тундры, заросли кустарников. Редко, необильно.

G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve — циркумполярный арктоальпийский вид. Мелкобугорковые тундры. Редко, необильно.

G. ostenfeldii (A. Pors.) Petrovsky — чукотско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

G. taimyrensis (Tolm.) Czer. — евразиатский арктоальпийский вид. Валики тундроболот, береговые склоны. Редко, необильно.

Семейство Ceratophyllaceae

Ceratophyllum demersum L. — чукотский арктоальпийский вид. В воде мелких озер. Редко, необильно.

Семейство Ranunculaceae

Caltha arctica R. Br. — циркумполярный арктический вид. Пойменные луга, приозерные болота. Обычно, необильно.

C. palustris L. — евразиатский бореальный вид. Пойменные луга, болота. Нередко, необильно.

Batrachium eradicatum (Laest.) Fries — циркумполярный арктоальпийский вид. Мелкие озера и берега речек. Редко, необильно.

Ranunculus gmelinii DC. — циркумполярный арктобореальный вид. Обводненные мочажины и трещины, сырые места пойменных лугов. Обычно, местами обильно.

R. jacuticus Ovcz. — восточносибирско-западноамериканский арктический вид. Кустарники, по берегам речек и проток. Нередко, необильно.

R. lapponicus L. — циркумполярный арктобореальный вид. Тундры. Нередко, необильно.

R. nivalis L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Тундры, береговые склоны. Нередко, необильно.

R. pallasii Schlecht. — циркумполярный арктический вид. В воде мелких озерков и по берегам озер. Нередко, необильно.

R. repens L. — евразиатский бореальный вид. Заросли кустарников. Нередко, необильно.

R. reptans L. — циркумполярный бореальный вид. Арктофиловые луга, болота. Нередко, местами обильно.

Семейство Brassicaceae (Cruciferae)

Eutrema edwarlsii R.Br. — циркумполярный арктоальпийский вид. Валики тундроболот, заросли кустарников. Редко, необильно.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. — восточносибирский гипоарктический вид. Берега речек, склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Descurania sophioides (Fisch. ex Hook.) O.E. Schulz — сибирский гипоарктический вид. Сорное, у жилья, склоны гидролакколитов. Обычно, местами обильно.

Rorippa palustris (DC.) Bess. — циркумполярный бореальный вид. Сорное, у жилья, тундроболота. Редко, необильно.

Erysimum hieracifolium L. — евразиатский бореальный вид. Береговые склоны. Редко, необильно.

Cardamine pratensis L. — циркумполярный гипоарктический вид. Пойменные луга. Обычно, необильно.

Barbarea orthoceras Ledeb. — восточносибирско-американский бореальный вид. Приречные заросли кустарников, береговые откосы. Редко, необильно.

Neuroloma nudicaule (L.) DC. — евразиатско-западноамериканский арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

Draba cinerea Adam — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Береговые откосы. Редко, необильно.

D. hirta L. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Повсеместно, необильно.

D. parvisiliquosa Tolm. — восточносибирский арктоальпийский вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

D. pauciflora R. Br. — восточносибирский арктоальпийский вид. Валики тундроболот, у дорог. Редко, необильно.

Семейство Saxifragaceae

Saxifraga cernua L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Пойменные луга, болота, заросли кустарников. Обычно, необильно.

S. foliolosa R. Br. — циркумполярный арктоальпийский вид. Мелкобугорковые тундры, болота. Нередко, необильно.

S. hieracidolia Waldst. et Kit. — циркумполярный арктоальпийский вид. Заросли кустарников, болота, склоны гидролакколитов. Нередко, необильно.

S. hirculis L. — циркумполярный арктобореальный вид. Болота, тундры. Обычно, необильно.

S. radiata Small — сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Заросли кустарников, болота. Нередко, необильно.

Chrysosplenium alternifolium L. — циркумполярный арктобореальный вид. Пойменные луга, заросли кустарников, береговые склоны. Нередко, необильно.

C. tetrandrum (Lund) Th. Fries — циркумполярный арктоальпийский вид. Заросли кустарников, болота, у жилья. Нередко, необильно.

Семейство Parnassiaceae

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. — восточносибирско-американский арктический вид. Склоны гидролакколитов, заросли кустарников. Редко, необильно.

P. palustris L. — циркумполярный арктобореальный вид. Пойменные ивняки. Редко, необильно.

Семейство Grossulariaceae

Ribes triste Pall. — восточносибирско-западноамериканский бореальный вид. Приречные заросли кустарников. Редко, необильно.

Семейство Rosaceae

Rubus arcticus L. — циркумполярный арктобореальный вид. Заросли кустарников. Нередко, необильно.

R. chamaemorus L. — циркумполярный гипоарктический вид. Тундроболота, заросли кустарников. Часто, местами обильно.

Comarum palustre L. — циркумполярный бореальный вид. Болота. Обычно, местами обильно.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — сибирско-западноамериканский арктобореальный вид. Береговые склоны. Редко, необильно.

P. nivea L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Склоны, тундры. Редко, необильно.

P. stipularis L. — сибирский гипоарктический вид. Заросли кустарников, склоны. Нередко, необильно.

Dryas punctata L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Тундры. Редко, необильно.

Семейство Fabaceae (Leguminosae)

Astragalus alpinus L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Заросли кустарников, тундры. Часто, необильно.

A. norvegicus Web. — евразиатский гипоаркто-монтанный вид. Заросли кустарников. Редко, необильно.

Oxytropis ochotensis Bunge — восточносибирский арктический вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. ssp. arcticum (B. Fedtsch.) P.W. Ball — евразиатский гипоаркто-монтанный подвид. Мелкобугорковые тундры. Редко, необильно.

Lathyrus pilosus Cham. — циркумполярный бореальный вид. Заросли кустарников. Редко, необильно.

Семейство Empetraceae

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — сибирский гипоаркто-монтанный вид. Тундры, тундроболота. Обычно, необильно.

Семейство Onagraceae

Chamerion angustifolium (L.) Holub — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Заросли кустарников, склоны гидролакколитов, береговые откосы. Обычно, местами обильно.

C. latifolium (L.) Holub — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Склоны речек и озер, отмели. Редко, необильно.

Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Болота, пойменные луга. Редко, необильно.

E. palustre L. — циркумполярный бореальный вид. По берегам озер, на сырых аллювиях. Обычно, необильно.

Семейство Haloragaceae

Myriophyllum spicatum L. — циркумполярный бореальный вид. В воде озер. Редко, необильно.

Семейство Hippuridaceae

Hippuris tetraphylla L. — циркумполярный гипоарктический вид. Арктофиловые заросли, озерки. Обычно, местами обильно.

H. vulgaris L. — циркумполярный бореальный вид. В воде озер. Обычно, местами обильно.

Семейство Apiaceae

Cicuta virosa L. — евразиатский бореальный вид. У озер. Редко, необильно.

Семейство Pyrolaceae

Pyrola rotundifolia L. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Тундры, валики тундроболот. Обычно, необильно.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — сибирско-американский арктобореально-монтанный вид. Заросли кустарников, склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Семейство Ericaceae

Ledum decumbens (Ait.) Zodd, ex Steud. — восточносибирско-американский гипоаркто-монтанный вид. Повсеместно, местами доминирует.

Andromeda polifolia L. — евразиатско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Тундроболота. Нередко, необильно.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. — циркумполярный бореальный вид. Тундроболота. Редко, необильно.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Мелкобугорковые тундры, валики тундроболот. Обычно, местами обильно.

Vaccinium uliginosum L. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Тундры, валики тундроболот. Обычно, местами обильно.

V. vitis-idaea L. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Тундры, валики тундроболот. Обычно, местами обильно.

Семейство Diapensiaceae

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Мелкобугорковые тундры. Редко, необильно.

Семейство Primulaceae

Androsace septentrionalis L. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Семейство Plumbaginaceae

Armeria maritima (Miller) Willd. — циркумполярный арктоальпийский вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Семейство Gentianaceae

Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni — циркумполярный арктоальпийский вид. Приозерные злаковые луга, заросли кустарников. Редко, необильно.

Семейство Menyanthaceae

Menyanthes trifoliata L. — циркумполярный бореальный вид. Прибрежные заросли вокруг озер. Обычно, обильно.

Семейство Polemoniaceae

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — евразиатско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Повсеместно, необильно.

P. boreale Adam — евразиатско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Склоны гидролакколитов. Редко, необильно.

Семейство Scrophulariaceae

Pedicularis amoena Adam ex Stev. — сибирский арктоальпийский вид. Тундры. Редко, необильно.

P. labradorica Wirsing — сибирско-американский гипоаркто-монтанный вид. Ивняки, тундры. Нередко, необильно.

P. langsdorffii Fisch. ex Stev. — восточносибирско-американский арктоальпийский вид. Редко, необильно.

P. lapponica L. — циркумполярный гипоаркто-монтанный вид. Тундры, болота, заросли кустарников. Часто, необильно.

P. oederi Vahl — евразиатско-западноамериканский арктоальпийский вид. Тундры. Редко, необильно.

P. sceptrum-carolinum L. — евразиатский бореальный вид. Заросли кустарников, тундроболота. Нередко, необильно.

P. sudetica Willd. sp. gymnostachya (Trautv.) Jurtz. — восточносибирский гипоарктический подвид. Тундроболота, тундры, пойменные ивняки. Обычно, необильно.

P. verticillata L. — евразиатско-западноамериканский арктоальпийский вид. Тундроболота. Редко, необильно.

Семейство Orobanchaceae

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — сибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Паразитирует на корнях ольховника. Редко, необильно.

Семейство Lentibulariaceae

Utricularia intermedia Hayne — циркумполярный бореальный вид. Осоковые болота. Нередко, необильно.

U. vulgaris L. — циркумполярный бореальный вид. В воде мелких озер. Нередко, необильно.

Семейство Rubiaceae

Galium boreale L. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Приречные заросли кустарников. Обычно, необильно.

G. densiflorum Ledeb. — циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Приречные заросли кустарников. Редко, необильно.

Семейство Adoxaceae

Adoxa moschatellina L. — циркумполярный бореальный вид. Приречные заросли кустарников. Обычно, необильно.

Семейство Valerianaceae

Valeriana capitata Pall. — евразиатско-западноамериканский гипоаркто-монтанный вид. Повсеместно, необильно.

Семейство Campanulaceae

Campanula rotundifolia L. — евразиатский бореальный вид. Склоны гидролакколитов, по берегам озер. Редко, необильно.

Семейство Asteraceae (Compositae)

Erigeron acris L. — циркумполярный бореальный вид. Приречные заросли кустарников. Редко, необильно.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman — сибирско-американский арктоальпийский вид. Склоны коренных берегов озер. Редко, необильно.

Tripleurospermum hookeri Sch. Bip. — циркумполярный арктический вид. Береговые откосы, приречные заросли кустарников, пойменные луга. Обычно, местами обильно.

T. inoporum (L.) Sch. Bip. — евразиатский бореальный вид. Сорное, у жилья. Обычно, местами обильно.

Tanacetum boreale Fisch. — циркумполярный бореальный вид. На береговых песчаных гривах. Редко, необильно.

Petasites frigidus (L.) Cass. — чукотско-западноамериканский арктоальпийский вид. Приречные заросли кустарников, тундроболота. Часто, необильно.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin — сибирский гипоарктический вид. Склоны гидролакколитов, берега озер. Редко, необильно.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Почти повсеместно, необильно.

S. congestus (R. Br.) DC. — циркумполярный гипоарктический вид. Заросли кустарников, берега озер. Обычно, местами обильно.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. — восточносибирский арктоальпийский вид. Повсеместно, необильно.

Lactuca sibirica (L.) Maxim. — евразиатский бореальный вид. Сорное, у жилья. Нередко, необильно.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. — евразиатский арктический вид. Склоны и вершины гидролакколитов. Редко, необильно.

T. ceratophorum (Ledeb.) DC. — циркумполярный арктоальпийский вид. Приречные заросли кустарников, склоны гидролакколитов. Нередко, необильно.

T. jacuticum Tzvel. — восточносибирский арктобореальный вид. Эродированные участки гидролакколитов. Редко, необильно.

Ведущая десятка семейств составляет 71,3%, а родов — 31,8% всей флоры (табл. 5).

Таблица 5

Ведущие семейства и роды сосудистых растений в окрестностях пос.Походск

Семейство	Число видов	%	Род	Число видов	%
Poaceae	36	15,9	Carex	15	6,6
Caryophyllaceae	21	9,3	Salix	10	4,4
Cyperaceae	20	8,9	Stellaria	9	4,0
Asteraceae	14	6,2	Ranunculus	7	3,1
Brassicaceae	12	5,3	Potamogeton	6	2,7
Salicaceae	10	4,4	Calamagrostis	5	2,2
Ranunculaceae	10	4,4	Poa	5	2,2
Juncaceae	9	4,0	Eriophorum	5	2,2
Scrophulariaceae	8	3,6	Luzula	5	2,2
Polygonaceae	7	3,1	Saxifraga	5	2,2
Rosaceae	7	3,1			
Saxifragaceae	7	3,1			
Всего	161	71,3		72	31,8

Спектр ведущих семейств полностью отражает северный характер флоры данной территории. Наиболее богаты видами семейства Ranunculaceae, Salicaceae, Brassicaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, Poaceae, содержащие от 10 до 36 видов. Об этом же говорит присутствие свыше 41% семейств, имеющих по одному виду Lycopodiaceae, Huperziceae, Pinaceae, Juncaginaceae, Ceratophyllaceae и др. Самыми богатыми по видовому разнообразию являются роды Carex (15) и Salix (10). Среди ведущих с 5—9 видами — роды Saxifraga, Luzula, Eriophorum, Poa, Calamagrostis, Potamogeton, Panunculus, Stellaria, Salix,Carex, а 61 род или 57,7% содержат всего по одному виду (Lycopodium, Huperzia, Larix, Triglochin, Beckmannia, Koeleria, Arctophila, Bromopsis, Hordeum, Lemna, Smilacina, Betula, Duschekia, Chenopodium и др.).

На одно семейство приходится лишь 2,4 рода и 4,9 вида. Такие соотношения характерны для бедных северных флор, обусловленных экстремальными условиями существования.

По соотношению широтно-географических элементов флора окрестностей пос.Походск представляет собой модель равнинной гипоарктической флоры (табл. 6). Это подтверждается высоким процентом гипоарктических видов (30,6%) и ландшафтно-ценотической ролью, которую занимают эти виды в сложении растительного покрова. Многие гипоарктические виды произрастают в самых разнообразных экотопах и являются доминантами в растительных группировках. Это относится к

Таблица 6

Соотношение широтно-географических элементов во флоре окрестностей пос.Походск

Группа видов	Кол-во видов	В % от флоры
Арктическая	15	6,6
Арктоальпийская	55	24,3
Гипоарктическая	34	15,1
Гипоаркто-монтанная	35	15,5
Арктобореальная	17	7,5
Арктобореально-монтанная	19	8,4
Бореальная	51	22,6
Всего	226	100,0

многим кустарникам, кустарничкам и пушицам. К числу активных видов можно отнести Salix pulchra, S. glauca, S. lanata, Ledum decumbens, Vaccinuim uliginosum, V. vitis-ideaea, Eriophorum vaginatum, E. polystachyon, Carex appendiculata, C. lugens.

Во флоре также значительно участие бореальных видов (22,6%), что

объясняется ее зональным положением и почвенно-гидрологической обстановкой. На территории района господствуют пойменно-аллювиальные условия. Здесь проходят северные границы распространения многих бореальных видов.

Арктические и арктоальпийские виды встречаются на местах, где ослаблены позиции гипоарктических видов. Это болотные комплексы и сухие участки берегов, террас, бугров, байджерахов и гидролакколитов.

Среди долготно-географических элементов господствуют циркумполярные виды (51,8%), что характерно для всех гипоарктических флор (табл. 7). Из видов с более узким ареалом доминируют восточносибирские (20,7%): Agrostis anadyrensis, Deschampsia sukatschewii, Trisetum molle, Festuca altaica, Elymus subfibrosus, Carex appendiculata, C. lugens, C. supina ssp. spaniocarpa, Veratrum oxysepalum, Salix boganidensis, S. lanata, S. pulchra, Betula exilis, Rumex sibiricus, Polygonum tripterocarpum, Ranunclus jacuticus, Parnassia kotzebuei, Ribes triste, Ledum decumbens, Pedicularis langsdorffii и др.

Таблица 7

Соотношение различных долготно-географических групп видов во флоре окрестностей пос.Походск

Долготные группы	Кол-во видов	% от флоры
Циркумполярная	117	51,8
Евразиатская	18	8,0
Евразиатско-западноамериканская	14	6,2
Сибирская	8	3,5
Американо-сибирская	7	3,1
Западноамерикано-сибирская	11	4,9
Восточносибирская	22	9,7
Американо-восточносибирская	12	5,3
Западноамерикано-восточносибирская	13	5,7
Чукотская	2	0,9
Западноамерикано-чукотская	2	0,9
Всего	226	100,0

Флора окрестностей пос.Походск почти не отличается от индигирской, находящейся к западу (Боч, Царева, 1974).

Таким образом, флору района стационара можно рассматривать как

восточный вариант сибирских — восточносибирских флор (Юрцев, 1974).

Территория стационара располагается в пределах южной подзоны субарктической тундры (Андреев, Нахабцева 1974; Основные особенности ..., 1987), которая на севере граничит с северной подзоной субарктической тундры, а южная граница совпадает с границей притундровых редкостойных лиственничных лесов, проходящей в 20 км южнее пос.Походск.

Растительный покров района стационара, по многолетним наблюдениям автора и по литературным данным (Сезонная и погодовая динамика..., 1978), на возвышенных и дренированных местах рельефа представлен тундрами, на ровных заболоченных террасах долины Колымы — болотами и тундроболотными комплексами; вдоль проток Колымы — узкие полосы лугов и зарослей кустарников, по берегам озер и проток обычны прибрежно-водные и водные группировки. На южных склонах холмов (булгунняхов) можно встретить небольшие группировки степной растительности с участием Carex supina ssp. spaniocarpa.

На высоких уровнях надпоймы и на водораздельных плато встречаются весьма специфические мелкобугорковые блестящеосоково-кустарничковые тундры на хорошо дренированных повышениях. На поверхности почвы имеются голые пятна, где растительность уничтожена в результате выдувания снега. Кустарники и кустарнички низкие и представлены Betula exilis, Salix pulchra, Vaccinuim vitis-idaea, V. uliginosum, Ledum decumbens, Arctous alpina. Среди них по микродепрессиям отмечены фрагменты кочкарников с Carex lugens и Eriophorum vaginatum.

Наибольшие площади надпойменных террас Колымы занимают обширные массивы полигонально-валиковых тундроболот. В окрестностях пос.Походск имеется два варианта этого комплекса: с Eriophorum vaginatum на мочажинах и с зарослями кустарников на валиках. Часто они совмещаются, тогда на широких валиках произрастает пушица влагалищная, а также кустарники Salix pulchra, Betula exilis и Duschekia fruticosa. Длина полигонов 10—15 м, ширина 8—10 м. В центре полигонов мочажины диаметром около 5—6 м, с кочками высотой 15—20 см. Иногда видны трещины шириною до 15, глубиною 40—50 см. В окрестностях стационара валики расширены и занимают 60—70% площади комплекса. На валиках доминирует Eriophorum vaginatum с общим покрытием 70—75%, а кустарники и кустарнички покрывают около 10%. Среди них обильны Betula exilis, Salix pulchra, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea, Duschekia fruticosa.

В кустарниковом варианте на долю кустарников и кустарничков приходится 60—70% общего покрытия, а на пушицу влагалищную 20—25%. В обоих вариантах травы представлены немногими видами с небольшим обилием Carex appendiculata, Calamagrostis holmii, Ranunculus lapponica, Rubus chamaemorus, Polygonum tripterocarpum, Arctagrostis arundinacea и др. Моховой покров мощный, 10—15 см. Доминируют зе-

леные мхи: Aulacomnium turgidum, A. palustre, Dicranum elongatum, D. angustum, D. spadiceum, Tomenthypnum nitens, Hylocomium splendens var. alaskanum с пятнами Sphagnum balticum, S. squarrosum, S. warnstorfii и единичными листоватыми и кустистыми лишайниками. Наиболее часто встречается Cetraria cucullata.

Площади полигонов заняты болотной растительностью с участием Carex stans, Eriophorum polystachyon, Calamagrostis neglecta. Моховой покров хорошо развит (Drepanocladus revolvens, Sphagnum squarrosum, S. warnstorfii, Meesia trifaria, Campylium polygamum, Oncophorus wahlenbergii).

Трещины частично заняты водой, зарастают мхами: Sphagnum balticum, S. warnstorfii, Calliergon cordiifolium, Cinclidium subrotundum, а из высших встречаются Eriophorum scheuchzeri, Carex stans.

По берегам озер заливаемые террасы обычно заняты низинными многоколосковопушицевыми или многоколосковопушицево-прямостоящеосоковыми болотами. Травостой многоколосковопушицевых болот обычно высокий, густой. Общее покрытие в среднем равно 40%. Видовой состав их небогат. Кроме фонового вида пушицы многоколосковой, встречаются Comarum palustre, Carex appendiculata, Calamagrostis neglecta. На менее обводненных участках распространены многоколосковопушицево-прямостоящеосоковые болота. Травостой редкий, высотой до 40—50 см. В его сложении принимают участие Comarum palustre, Calamagrostis neglecta.

В долине Колымы в пределах таежной зоны широко развиты осоково-моховые болота с Carex appendiculata, которые и заходят в южную часть тундровой зоны. Такие болота встречаются и в окрестностях пос.Походск. Они в основном приурочены к ровным древнеаллювиальным террасам Приколымской низменности и обычно развиты на первой и второй надпойменной террасах Колымы. Микрорельеф кочковатый. Кочки осоки придатконосной крупные, в диаметре 25—45 см и высотою до 60 см. На кочках растут Eriophorum polystachyon, Calamagrostis holmii, Vaccinium vitis-idaea.

Узкие полосы берегов проток занимают злаково-хвощевые луга с небогатым видовым составом (Equisetum arvense, Alopecurus alpinus, A. glaucus, Caltha arctica, Poa arctica, Wilhelmsia physodes). Травостой негустой, высотой до 30 см.

По береговому валу речек шириной 5—8 м тянутся довольно густые заросли кустарников высотой 3—5 м из Salix pulchra, S. hastata, S. alaxensis, S. glauca, S. lanata, Duschekia fruticosa. В урочище "Роговатка" кустарники состоят из Salix pulchra, S. alaxensis.

Обилие озер определяет широкое распространение водной растительности. В мелких озерах она представлена Ranunculus pallasii, R. gmelinii, Hippuris vulgaris, H. tetraphylla. В озерах с илистым дном произрастает Menyanthes trifoliata, иногда с примесью Carex stans. Вокруг озер и узкой полосой по берегам висок распространена водно-прибрежная растительность, которая представлена зарослями арктофилы рыжеватой и осоки прямостоящей.

Впервые в тундровой зоне Якутии вблизи пос.Походск на вершинах и склонах гидролакколитов (булгунняхов) и по коренному берегу озер среди пушицевых и осоковых болот обнаружены фрагменты реликтовой степной растительности (Андреев, Перфильева, 1975). Степные фрагменты занимают крохотные участки (5—10 м^2). Общее проективное покрытие растительности 30—40%. Доминирует Carex supina ssp. spaniocarpa высотой до 7 см. Единичны Potentilla arenosa, Koeleria asiatica, Arabidopsis bursifolia, Gastrolychnis tenella, Armeria maritima, Astragalus alpinus, Polemonium boreale.

4 БИОЛОГИЯ КОЧКООБРАЗУЮЩИХ ОСОК

4.1. ОСОКА ПРИДАТКОНОСНАЯ

4.1.1. Систематическое положение и морфология

Осока придатконосная (Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük.) относится к секции Leimonastes подрода Eucarex рода Carex (Флора..., 1935). Вид имеет обширный ареал, охватывающий Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток (Городков, 1927 а, б; Караваев, 1958; Егорова, 1966, 1972; Попов, 1970).

Ниже приводим описание растения, собранного с низовьев р.Колымы.

Растения образуют крупные плотные кочки 30—70 см высотою. Листья линейные, со слегка завернутыми краями 1,6—2,0 (2,5) мм шириною. Стебли у основания покрыты красновато-бурыми, несколько лоснящимися влагалищами. Прицветный лист нижнего колоска нормально развит, почти равен или немного длиннее соцветия. Колоски однополые (нижние всегда пестичные, верхние — тычиночные) 0,6—2 см длиною. Мешочки 2—2,5 мм длиною, с цельным коротким носиком, эллиптические и бурые, с жилками (до 10) реже неясно выраженными или отсутствующими. Прицветные чешуи черно-бурые, со светлым килем, уже и короче мешочков.

Образцы из окрестностей пос.Походск отличаются от форм из Центральной Якутии в 2—3 раза меньшими размерами пестичных и тычиночных колосков (иногда и меньше 1 см длиной). Прицветные чешуи сплошь черно-бурые, без пленчатого светлого края. Мешочки с 4—10 жилками, у незрелых — почти незаметными или отсутствующими. Кроме того, субарктические образцы характеризуются наличием филлоподии (часть влагалищ продолжена в листовую пластинку).

Первоначально растения, собранные в районе стационара, ошибочно были отнесены к осоке вилюйской (Carex wiluica Meinsh.) по типу кочкообразования. На основании изучения обширного гербарного материала Т.В. Егорова (Флора..., 1976 а, б) данный вид отнесла к осоке ситничковой (Carex juncella (Fries) Th. Fries). Ареал вида осоки вилюйской (о. ситничковой) охватывает обширную территорию России с запада на восток до р.Лены. Наши экземпляры явно отличаются от данного вида длиной нижнего прицветного листа, наличием многочисленных

жилок на мешочках и их формой, соотношением длин мешочков и чешуй.

В развитом состоянии кочки осоки придатконосной достигают 50—60 см высоты и диаметра до 60 см в верхней части, 50 см — в нижней. Кочки несколько суживающиеся книзу, имеют полусферическую цилиндрическую форму. В структуре кочки можно разделить "крону" и "тело", по D.E. Costello, (1936). "Крона" представлена листьями и генеративными побегами, "тело" в верхней части состоит из косовертикальных и вертикальных побегов и влагалищ, плотно сплетенных корнями. Корни углубляются до мерзлоты (45 см).

На вертикальном разрезе кочки осоки придатконосной заметно плотное сплетение побегов, пронизанных корнями. Основание кочки заложено на глубине 10 см от поверхности межкочечного пространства. При анализе побегов осоки, образующих дернину, видно два типа побегов: вертикальные и косовертикальные — апогеотропные и косоапогеотропные, по Ю.А. Алексееву и В.С. Новикову (1971). Такие же типы побегов имеют и другие кочкообразующие осоки: Carex cespitosa, C.minuta, C.schmidtii. Детальный биолого-морфологический анализ (направление роста) побегов у травянистых многолетников, в том числе и осок, разработан В.Р. Вильямсом (1949). По направлению роста побегов он подразделил все злаки на три морфолого-биологические группы: корневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые. Осоки, образующие кочки, по типу своего развития имеют большое сходство с плотнокустовыми злаками. Плотнодерновинные злаки и осоки характеризуются значительно приподнятыми над поверхностью почвы зонами кущения. Побег переходит к кущению по выходе на поверхность почвы в начале лета. Узлы кущения следующего года закладываются на первом или втором узле, поэтому они расположены на один-два междоузлия выше основания узлов. Но междоузлия молодых побегов кущения очень короткие, мало заметны (рис. 1). Весной происходит удлинение междоузлий, расположенных ниже молодых побегов кущения, благодаря чему молодые узлы расположены выше других. Вследствие этого и происходит прирост кочек осоки придатконосной в высоту. Возобновление побегов осок придатконосной и блестящей внутривлагалищное. Этот тип побегообразования и приводит к развитию плотной дерновины, характеризующейся плотным примыканием побегов друг к другу. Почки закладываются в пазухах срединных листьев.

Весь период жизни осоки придатконосной от начала формирования кочки до ее отмирания можно разделить на четыре фазы. Сравнительная характеристика фаз развития кочек осоки дана в табл. 8.

1 — фаза плоской дерновины, соответствует виргинильному и молодому вегетативному состоянию осоки придатконосной. Она продолжается от начала кущения до перехода в генеративное состояние. Кочка представляет собой дернину, немного выступающую над поверхностью мохового покрова (до 6 см). По направлению роста здесь преобладают косовертикальные побеги, вследствие чего кочка очень рыхлая. Отсут-

ствует слой неразложившихся остатков. Вероятный возраст — около 25 лет (возраст определялся по числу годичных колец на парциальных кустах брусники).

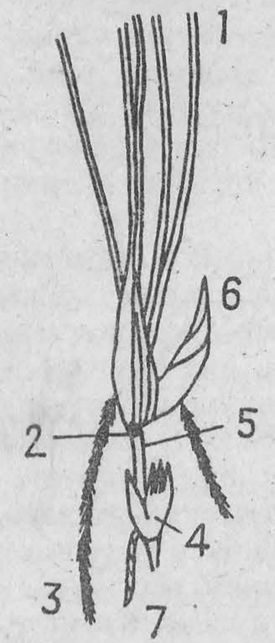

Рис. 1. Кущение осоки придатконосной:

1 — листья побега данного года; 2 — узел кущения данного года; 3 — корни; 4 — узел кущения прошлых лет; 5 — удлиненные междоузлия в основании побега данного года; 6 — молодые побеги кущения; 7 — отмерший корень

2 — фаза рыхлой кочки, соответствует молодому генеративному состоянию осоки, когда происходит накопление органических остатков, появляются генеративные побеги. Кроме косовертикальных побегов, которые являются доминирующими, существуют вертикальные. Поэтому кочка еще рыхлая и имеет цилиндрическую форму, высотою до 7—25 см. Диаметры в верхней и нижней частях равны (в среднем 16 см). По сравнению с предыдущей фазой здесь число листьев на кочке увеличивается в 4—5 раз. Относительный возраст — 26—40 лет.

3 — фаза типичной кочки соответствует средневозрастному состоянию осоки. Дернина значительно выступает над поверхностью почвы. Кочка имеет уже свою типичную форму: цилиндрическую, несколько суживающуюся книзу. Диаметр верхней части несколько больше диаметра нижней — до 10 см. Среди побегов преобладают вертикальные, вследствие чего кочка очень плотная. Количество листьев и генеративных стеблей максимальное (500—1500 листьев и до 130 генеративных побегов). Отмершие части корней и влагалищ составляют почти половину дернины, 20 см из 50 (40%). Подножие кочки зарастает мхами. Вероятный возраст — 50—80 лет.

4 — фаза старой кочки характеризуется наличием старых генеративных и сенильных вегетативных особей осоки придатконосной. "Тело" кочки в основном состоит из отмерших узлов кущения, влагалищ и корней. Живой слой корней и побегов очень маломощный (10 см, реже до 20 см). Живые узлы кущения находятся только в периферийной части кочек. Поэтому листья и генеративные стебли появляются с краю кочки. В середине кочки образует пятно старика. Подножие кочки зарастает мхами. Разрушение кочки начинается с центра, происходит распад и смыкание с моховым покровом. Вероятный возраст — 100 и более лет.

Таблица 8

Биолого-морфологическая характеристика фаз развития кочки у осоки придатконосной

Фаза развития кочки	Возрастное состояние особей осоки	Число листьев на кочке	Число генер. побегов	Высота кочки, см	Диаметр кочки, см	Мощность слоя отмерших остатков, см	Запас фитомассы (абс.сухой, ц/га)
Плоская дерновина	Виргинильное и молодое вегетативное	120	—	До 6	5—25	—	—
Рыхлая кочка	Молодое генеративное	до 500	1—25	7—25	4—16	5—8	0,20
Типичная кочка (очень плотная дернина)	Средневозрастное	550—1500	До 130	18—45	15—50	До 20	9,74
Старая кочка (сильно разрушенная дернина)	Старое (сенильное)	165—1110	До 40	15—45	15—50	До 20 и более	0,15

Для более полной характеристики фаз развития кочек осоки был изучен видовой состав и встречаемость растений, поселяющихся на кочках. Всего было изучено 100 кочек осоки придатконосной, находящихся в разных фазах их развития (по 25 кочек). Встречаемость видов сосудистых и споровых растений дана в процентах от общего числа кочек (табл. 9).

На кочках осоки придатконосной отмечены 31 вид цветковых растений, 11 видов мхов и 10 — лишайников. С увеличением возраста кочек осоки возрастает число видов растений и процент их встречаемости. Наибольшее количество видов растений встречено на типичных и старых кочках. На этих кочках отмечены Ledum decumbens, Vaccinuim uliginosum, Comarum palustre, Chamaedaphne calyculata, изредка Andromeda polifolia, Pyrola grandiflora и др.

Ряд видов растений характерен лишь для определенных фаз развития кочек осоки придатконосной. Только для кочек третьей и четвертой фаз развития характерно наличие кустистых лишайников. Так как развитие кустистых лишайников идет десятилетиями, то они, соответственно, могут развиться на кочках последних фаз развития, когда относительный их возраст уже более 20 лет. Наибольшее количество лишайников поселя-

Таблица 9

Видовой состав и встречаемость растений (%) на кочках осоки придатконосной

Виды	Фазы, их встречаемость				Виды	Фазы, их встречаемость			
	1	2	3	4		1	2	3	4
Кустарники					**Зеленые мхи**				
Duschekia fruticosa	—	—	4	—	Aulacomnium palustre	—	—	8	12
Betula exilis	6	—	12	25	A. turgidum	8	12	12	20
Salix pulchra	10	6	8	16	Bryum sp.	—	—	5	3
Кустарнички					Dicranum elongatum	—	—	—	4
Andromeda polifolia	—	—	3	4	D. congestum	—	—	—	8
Chamaedaphne calyculata	—	—	18	16	Drepanocladus revolvens	—	—	—	4
Ledum decumbens	—	—	8	12	Hylocomium spl. var. alaskanum	—	—	8	8
Vaccinuim uliginosum	10	31	12	16	Mnium rugicum	—	—	2	3
V. vitis-idaea	10	31	12	12	Pleurozium schreberi	—	—	—	4
Травянистые					Tomenthypnum nitens	—	—	8	8
Calamagrostis holmii	—	6	12	—	**Лишайники**				
Carex stans	6	8	10	14	Cetraria cucullata	—	—	8	12
Comarum palustre	—	—	10	12	C. islandica	—	—	1	2
Eriophorum vaginatum	—	—	10	—	C. nivalis	—	—	8	4
E. polystachyon	—	6	11	16	Cladina rang.	—	—	—	4
Equisetum arvense	—	—	—	4	Cladonia gracilis	—	—	—	4
Pedicularis sp.	—	—	3	—	Dactylina arctica	—	—	3	4
Pyrola rotundifolia	—	—	3	4					
Poa arctica	—	—	7	11					
Orthilia obtusata	—	—	3	8					
Ranunculus lapponicus	—	—	5	4					
Rubus cham.	—	—	5	8					
Stellaria sp.	—	—	3	4					

ется на старой кочке. Мхи так же обычно обильны на этих же кочках. Многие виды растений встречаются почти на всех кочках разных фаз развития. К ним относятся Vaccinium vitis-idaea, Carex stans, а из мхов — Aulacomnium turgidum. Эти же виды, являющиеся распространенными в растительном покрове, для своего развития не требуют столь длительного времени, как лишайники, и первыми поселяются на кочках осоки.

4.1.2. Местообитание и экология

Осока придатконосная — бореальный вид, распространенный преимущественно в пределах лесной зоны, но заходящий в пределы тундры и лесостепи. Ее северная граница приблизительно совпадает с южной границей тундровой зоны. Наибольшее распространение осока придатконосная имеет в Восточной Сибири, особенно в Якутии, местонахождения которой показаны на рис. 2. Нами использован для этой цели Гербарий Якутского института биологии СО РАН и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, а также свои сборы.

В низовьях р.Колымы северная граница распространения осоки придатконосной, не выходя за пределы южной субарктической тундры, проходит несколько севернее 69° с.ш. по протоке Чукочья и доходит до виски Поперечная (около 20 км к северу от пос.Походск).

Осока придатконосная приурочена к замкнутым или полузамкнутым понижениям в долинах рек или на водоразделах, в условиях избыточного увлажнения на торфянисто-глеевых почвах. Кочки осоки придатконосной встречаются обычно по периферия участков, заливаемых полыми водами, обильны на заливных лугах высокого уровня. В окрестностях пос.Походск она произрастает на полигонально-валиковых комплексных тундроболотах, располагаясь по краям мочажин, где и летом сохраняется избыточное увлажнение (рис. 3, 4). В пределах долины р.Колымы и ее дельты осока придатконосная встречается на комплексных осоково-пушицевых болотах и сырых ерниках, на влагалищнопушицево-осоковых кочкарных тундрах (табл. 10). На 1 га насчитывается от 10 до 40 тыс. кочек.

В долине р.Колымы в пределах северотаежной зоны осока придатконосная распространена довольно широко. Здесь кочки осоки отмечены среди зарослей ив, кустарников, на поемном хвощевом лугу и осоково-пушицевых болотах. Количество кочек в ивняках составляет 3—4 тыс. на 1 га, а на поемном хвощевом лугу — 2—2,5 тыс. Наибольшее обилие осоки придатконосной отмечено на второй надпойменной террасе р.Колымы на пушицевом болоте (9,4 тыс. кочек на 1 га). Доминируют здесь средневозрастные особи осоки, т.е. типичные кочки (более 50% от общего числа растений).

Северная граница распространения осоки придатконосной проходит по виске Поперечной, на стыке северной и южной подзон субарктической тундры. На самой северной границе своего распространения осока отмечена на первой надпойменной террасе в многоколосковопушицевом

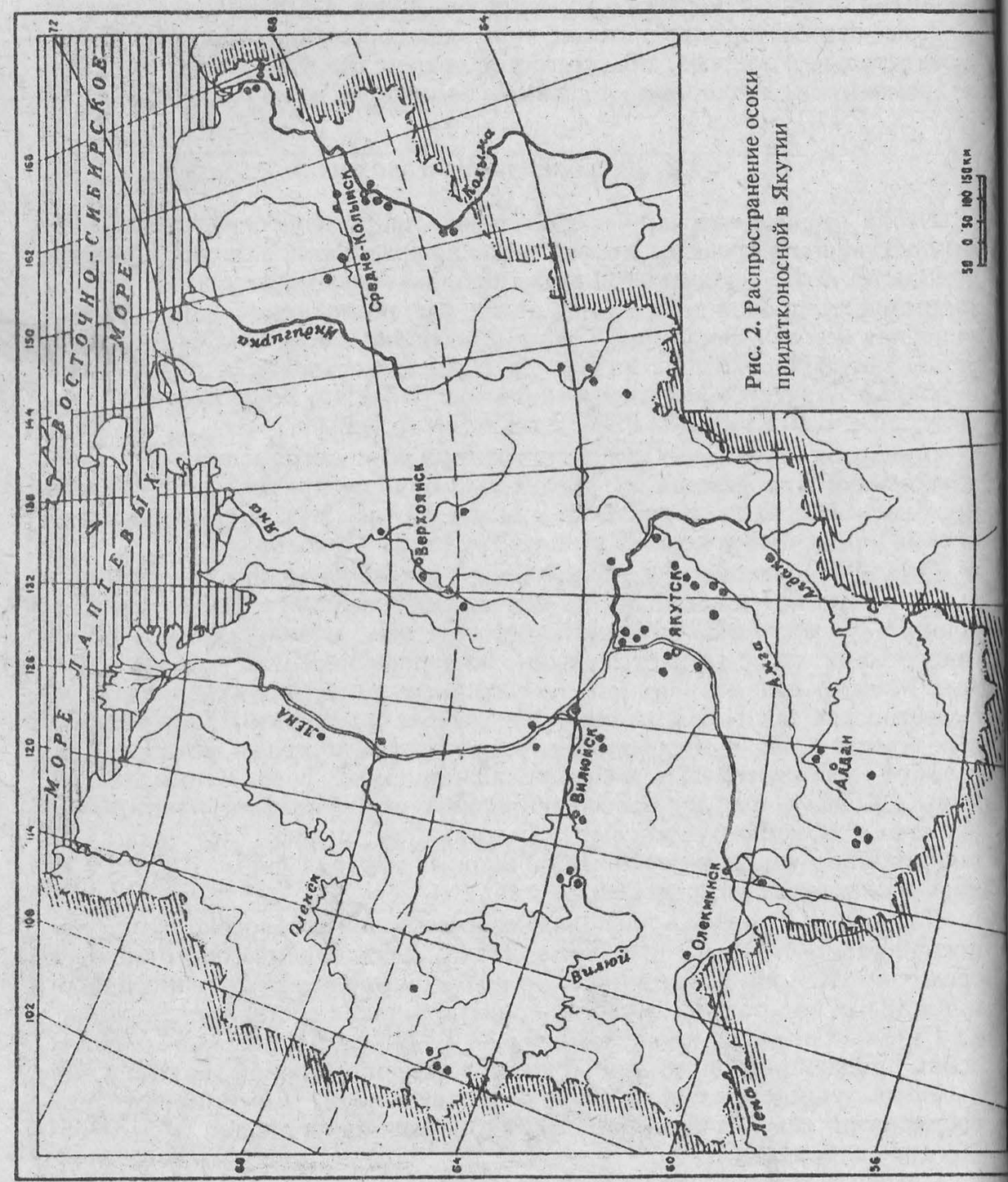

Рис. 2. Распространение осоки придатконосной в Якутии

болоте (см. табл. 8). Здесь ее обилие невелико, на 100 м^2 площади насчитывается всего 25 кочек осоки придатконосной. Наибольшую массу дают кочки рыхлой фазы развития (около 60% от общего числа кочек).

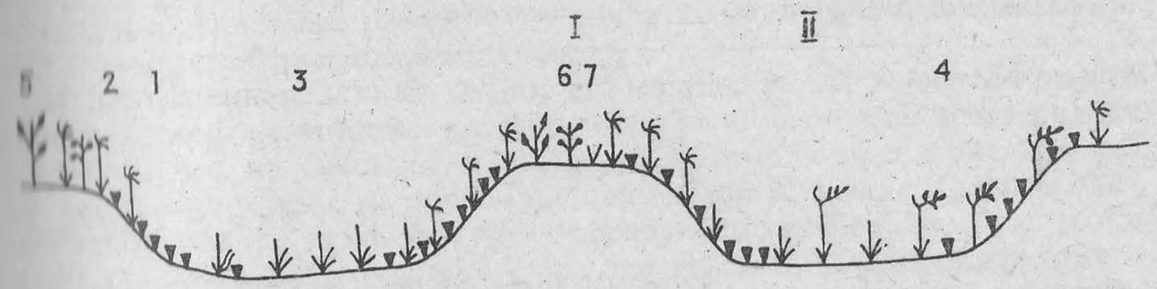

Рис. 3. Профиль растительности в полигонально-валиковом болоте в окрестностях пос.Походск (низовья р.Колымы):

1 — Carex appendiculata; 2 — Eriophorum vaginatum; 3 — Eriophorum polystachyon; 4 — Carex stans; 5 — Duschekia fruticosa; 6 — Betula exilis; 7 — Salix pulchra. I — валики; II — полигоны (мочажины)

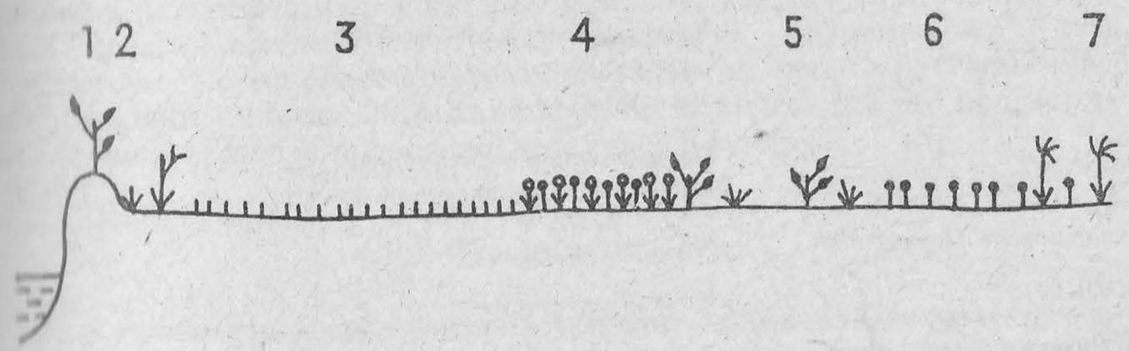

Рис. 4. Профиль растительности на северной границе распространения осоки придатконосной:

1 — заросль кустарников; 2 — многоколосковопушицевое болото с примесью вейника незамечаемого; 3 — комплекс закустаренных моховых тундр с пушицевыми болотами; 4 — прямостоящеосоково-пушицевое болото из Eriophorum russeolum; 5 — комплекс закустаренных тундр с многоколосковопушицевыми болотами; 6 — прямостоящеосоковое болото; 7 — прямостоящеосоковое болото с примесью вейника незамечаемого

В южной подзоне субарктической тундры распространение осоки придатконосной изучено в окрестностях пос. Походск, где на границе бореальной и тундровой зон осока придатконосная высокое обилие имеет на второй надпойменной террасе р.Колымы. На постоянно затопляемых участках (пойме и первой надпойменной террасе) она не встречена или имеет невысокое обилие (0,8 тыс. кочек на 1 га). В окрестностях пос. Походск (южная подзона субарктической тундры) осока произрастает на прямостоящеосоково-многоколосковопушицевых и струннокоренноссоковых болотах, на влагалищнопушицевых закустаренных тундрах с осоково-пушицевыми болотами. Наибольшее количество ко-

Таблица 10

Местообитание осоки придатконосной в долине р.Колымы

Район и дата исследований	Местообитание	Кол-во кочек на 1 га, (тыс)
Среднеколымский улус окрестн. г.Среднеколымска		
15.VII. 1973	Пойма, заросли ив	3,3
	—"—, хвощевой луг	2,4
17.VII.1973	Первая надпойменная терраса, заросли душекии кустарниковой и ив	5,7
	Вторая надпойменная терраса, пушицевое болото	9,4
Нижнеколымский улус, окрестн. пос.Петушки		
15.VIII.1972	Распадок, коренной берег, заросли кустарников с единичными лиственницами	0,6
16.VII.1972	Первая надпойменная терраса, многоколосковопушицевое болото	1,2
Левый берег р.Пантелеихи		
21.VII.1972	Пойма, заросли ив	0,4
Пр.Чукочья		
19.VII.1971	Вторая надпойменная терраса, влагалищнопушицевая закустаренная тундра с многоколосковопушицевым болотом	8,3
Окрестн.пос.Походск		
7.IX.1971	—"—	6,9
8.IX.1971	Первая надпойменная терраса	1,7—3,7
Остров Б.Тоня		
18.VIII.1974	Дельта Колымы, осоково-пуш. болото	0,8
Правый берег виски Поперечной		
22.VII.1972	Первая надпойменная терраса, закустаренная тундра с пушицевым болотом	2,5

чек осоки придатконосной отмечено на влагалищнопушицевых закустаренных тундрах с многоколосковопушицевыми болотами, достигая на 1 га 9 тыс. Наименьшее количество особей осоки встречено на струннокоренноосоковых болотах (на 1 га 300—700 кочек). Здесь же обнаружены всходы и ювенильные особи осоки придатконосной, что указывает на достаточное семенное возобновление.

Из приведенных данных видно, что мощное развитие осока придатконосная имеет на второй и частично на первой надпойменной террасах р.Колымы, т.е. на участках, периодически затопляемых полыми водами. На пойме, и реже на первой надпойменной террасе р.Колымы данный вид не обилен, основную массу образуют молодые кочки, т.е. осока придатконосная только проникает на эти участки, заменяя арктофиловые луга. А в центральных и северо-восточных районах Якутии в пределах северной тайги осока придатконосная обычно обильна на долгопоемных участках долин рек в условиях избыточного увлажнения, но неглубокого затопления полыми водами. Северная граница распространения вида не выходит за пределы южной подзоны субарктической тундры. В условиях Нижней Колымы осока придатконосная имеет тенденцию к дальнейшему расселению к северу, так как на северной границе своего ареала она имеет высокую жизненность. Здесь господствуют кочки более молодых фаз развития, тогда как старые кочки составляют не более 20% от общего числа кочек. Все это подтверждает теорию о расселении бореальных видов в тундру.

4.1.3. Сезонное развитие

Специфичность климатических условий Крайнего Севера (краткость теплого периода и низкие летние температуры воздуха и почвы), близкое залегание мерзлоты обуславливают своеобразие сезонного развития растений.

Фенологические наблюдения проводились нами на участках, где сделан учет запаса надземной фитомассы. За период наблюдений (1971—1975, 1987 гг.) условия вегетационных сезонов сильно отличались. Сравнительная характеристика температурного режима дана в табл. 1.

В 1971 г. весна была затяжной, отрицательные температуры воздуха наблюдались до 3 июня. Лето теплое, сухое (см. табл. 1,2).

В 1972 г. лето прохладное, сухое. Особенно прохладной была вторая половина лета.

Весна 1973 г. была затяжной, но в июне (со второй декады) наблюдалась очень высокая температура воздуха. Среднеиюньская температура воздуха (14,4°С) оказалась выше июльской (13,3°). В этот год выпало и наибольшее количество осадков (232 мм, за вегетационный период 103 мм).

Весна и лето 1974 г. теплые. В этот год отмечен наибольший паводок по сравнению с предыдущими годами. Опытные участки были залиты водой. Лето сухое.

Весна 1975 г. поздняя и затяжная, снег сошел 6 июня. Лето теплое и сухое. Среднемесячная температура воздуха в июле составила 12,1°С.

В 1987 г. весна была холодной и затяжной. Лето теплое и сухое.

Все эти условия и определили особенности сезонного развития осоки придатконосной.

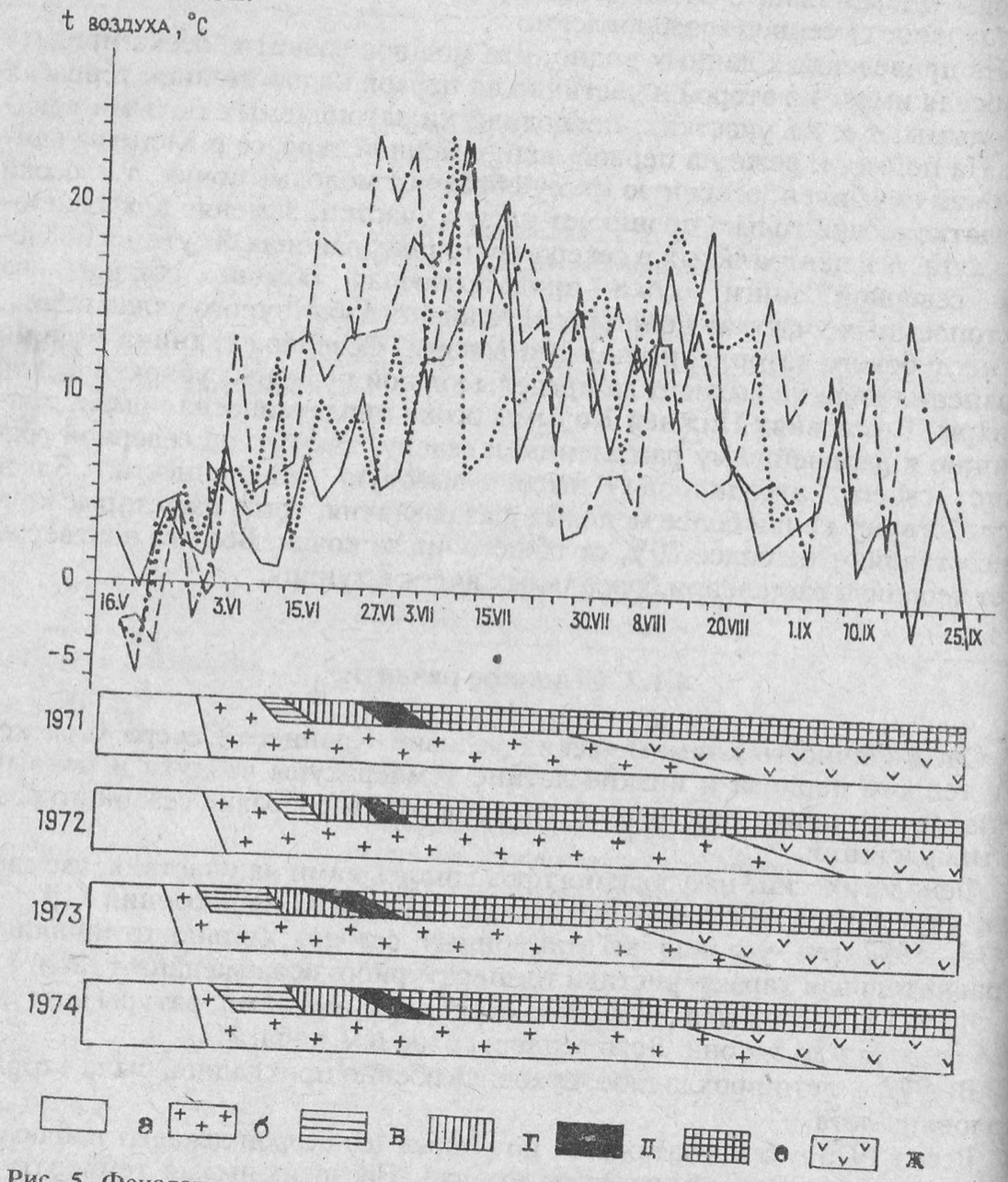

Рис. 5. Фенологические спектры осоки придатконосной на закустаренной тундре с осоково-пушицевым болотом.

а — период покоя до вегетации; б — вегетация; в — бутонизация; г — цветение; д — незрелые плоды; е — зрелые плоды; ж — побурение.

Температура воздуха, °С: — в 1971 г.; —·— в 1972 г.; —•—•— в 1973 г.; •••• в 1974 г.

Осока придатконосная почти сразу после схода снега начинает вегетацию. В конце мая — начале июня появляются новые побеги. С установлением устойчивых положительных температур воздуха выше 0°С (при 2—4°) они начинают трогаться в рост. Одновременно с появлением новых побегов и листьев появляются первые тычиночные колоски. Начало вегетации зависит от температурного режима (рис. 5). Самые ранние сроки начала вегетации были в 1973 и 1974 гг., когда с конца мая и начала июня в эти годы наблюдался резкий подъем температуры воздуха. Вследствие этого сроки начала всех фаз развития наступили на 3—5 дней раньше, чем в 1971 и 1972 гг.

Обычно в первых числах июня высота генеративных побегов ничтожная (2—3 см), колоски бледно-зеленые, полностью несформированные. Через 4—5 дней после появления тычиночные колоски начинают буреть, пестичные находятся в зачаточном состоянии. Примерно через 10 дней после начала роста генеративных побегов тычиночные колоски формируются полностью, чешуи их темно-бурые или черные; формирование пестичных колосков запаздывает на 2—3 дня. Цветение начинается через 3—5 дней после полного формирования колосков. Интервал между цветениями тычиночных и пестичных колосков составляет 1—3 дня. Для осоки придатконосной характерна краткость периодов бутонизации и массового цветения (цветение заканчивается до конца июня). Первые незрелые семена появляются через 6—8 дней после начала цветения. Зрелые плоды сохраняются на растениях до конца вегетации и очень многие остаются до весны следующего года.

Несмотря на то, что в 1972 г. бутонизация и цветение наступили позднее, чем в остальные годы, осока придатконосная прошла эти фазы в очень сжатый период и плодоношение началось почти в те же сроки, как в другие годы.

В 1971 г. лето очень сухое (за июнь-август выпало всего 24 мм осадков). Побурение листьев в этом году началось со второй декады августа, хотя побурение кончиков листьев отмечено было еще 16 июля и к концу августа они все уже были бурые. Такая же картина наблюдалась в 1973 и 1974 гг. Резкое похолодание, низкие температуры воздуха в середине июля и начале августа (в начале третьей декады июля выпал снег, ранние заморозки) привели к полному побурению листьев в начале сентября. В 1972 и 1975 гг. листья сохранялись зелеными до 7—10 сентября, что связано с более высокими температурами воздуха в августе, в среднем 12°С.

Количество листьев и генеративных побегов на кочках осоки придатконосной по годам резко меняется (табл. 11). Максимальное количество листьев было в 1974 и 1975 гг., когда лето было очень теплым, сумма положительных температур — от 1073 до 1164°С. Минимальное количество их наблюдалось в 1972 г. (лето прохладное) и 1987 г. (весна затяжная и холодная). Количество листьев по годам довольно устойчиво (амплитуды в пределах 5—15%).

Таблица 11

Динамика по годам количества листьев и генеративных побегов*
на 1 кочку осоки придатконосной (август)

Фаза развития	1971	1972	1973	1974	1975	1987	Среднее
Рыхлая кочка	836/8	828/6	887/12	1067/6	1099/46	589/39	884/18
Типичная кочка	1504/112	1408/35	1402/136	1752/19	1751/126	1313/147	1521/96
Старая кочка	849/42	1013/22	1120/88	843/6	1359/79	623/77	968/52
Сумма температур за VI—VIII месяцы, °С	916,9	843,7	1065,4	1164,1	1073,5		
Сумма осадков за VI—VIII месяцы, мм	24	48	75	53	48		

* В числителе листья, в знаменателе — генеративные побеги.

Максимальное количество генеративных побегов на кочках отмечено в 1973 и 1987 гг. Количество их по годам сильно колеблется (амплитуда в пределах 15—90%). Одной из причин такой изменчивости является увеличение численности мелких мышевидных грызунов. Так, весной 1972 г. многие зачатки генеративных побегов были съедены мышами.

В конце августа появляются молодые побеги, у которых сразу закладываются корешки, т.е. намечаются узлы кущения будущего года. Количество их по годам также меняется в довольно больших пределах — амплитуда 50—60% (табл. 12). Максимальное количество молодых побегов зарегистрировано в 1975 г. В период появления молодых побегов в августе были довольно теплые дни, без заморозков, хотя весна и была поздней, затяжной. Минимальное количество молодых побегов отмечено в 1973 г., так как в третьей декаде июля было резкое похолодание (21 июля выпал снег). Обычно молодые побеги осоки придатконосной высотою до 2 см уходят зелеными под снег, но до весны наибольшая их часть погибает (90—95%), сохраняются только единичные побеги. Некоторая часть съедается мышами.

Таблица 12

Изменения количества молодых побегов
на 1 кочке осоки придатконосной

Фазы развития кочек	1971	1972	1973	1974	1975	Среднее
Плоская дерновина	18	35	17	21	122	43
Рыхлая кочка	31	61	27	19	126	53
Типичная кочка	22	54	19	14	148	52
Старая кочка	6	16	2	17	54	19

Таким образом, в тундровой зоне осока придатконосная приспосабливается к более суровым условиям существования. В условиях короткого вегетационного периода она все сроки развития проходит в очень сжатое время. Начало бутонизации и цветения наступает только с установлением положительных температур и прекращением заморозков. Массовое побурение листьев начинается с похолоданием со второй половины августа, а сохраняются зелеными на более длительное время, когда температуры воздуха в августе и сентябре высокие. В июле 1973 и 1974 гг. заморозки вызвали полное побурение к третьей декаде августа. Осока придатконосная как бореальный вид на северной границе своего ареала еще не в полной мере адаптирована к условиям существования. Если ее ассимилирующий аппарат достаточно устойчив во все годы (амплитуда колебаний количества их 5—15%), то органы генеративного размножения в неблагоприятные годы сильно подавлены, амплитуда колебаний количества их высока (60—90%).

4.1.4. Возрастной состав популяций

Изучение популяций растений привлекает все большее внимание ботаников. Один из аспектов этой проблемы — изучение возрастного состава популяций. Методику изучения возрастного спектра популяций растений впервые обосновал и разработал Т.А. Работнов (1950 а, б). Классификация, предложенная им, применяется к различным жизненным формам: стержне- и кистекорневым травам (Работнов, 1950 а, б), полукустарничкам (Трулевич, 1960), клубнелуковичным вегетативным малолетникам (Шорина, 1967), плотнодерновинным злакам (Жукова, 1967 а, б, 1972, 1973). Выявление возрастного состава популяций травянистых многолетников имеет важное значение для глубокого познавания ценозообразующей роли видов в растительном сообществе, дает возможность подойти к оценке жизненного состояния вида и т.д.

Значительную изменчивость возрастного состава популяций одного и того же вида в разных экологических условиях установил Т.А. Работнов (1950 а). Мы попытались проследить изменения возрастного состава популяций плотнодерновинных осок в разных местообитаниях.

Нами выделены следующие возрастные группы осоки придатконосной: всходы; ювенильные особи; взрослые, в их числе: а) молодые вегетативные и молодые генеративные, б) средневозрастные вегетативные и генеративные, в) старые (сенильные). Взрослые особи образуют кочки всех четырех фаз развития.

При выделении возрастных групп принимались во внимание диаметр и высота отмерших органических остатков, число и длина генеративных побегов, число и длина листьев. Основные показатели возрастных групп осоки придатконосной приводятся в табл. 13.

Всходы осоки придатконосной (рис. 6) появляются в конце июля и в начале августа в местах, где нет сплошного мохового покрова. Они произрастают между кочками на сырых голых местах в условиях сильной затененности. Всходы в течение всего периода вегетации сохраняют мезокотиль, имеют 2—3 листа. Листья у них слабошероховатые, изредка голые. К осени более 90—95% всходов погибает. Причиной гибели всходов, вероятно, можно считать осенние заморозки. Часть всходов, оставшихся живыми, возможно, поедаются мышевидными грызунами. Поэтому очень небольшое количество (менее 1%) остается до весны следующего года.

К ювенильным, или юношеским, растениям относятся экземпляры 4—10 лет, высотою до 10—12 см. Листья светло-зеленые 1,5—2 мм ширины, линейные, плоские. Поверхность листовой пластинки шероховатая. Основание стебля покрыто светло-бурыми пленками. Пленки прозрачные, с заметным килем, блестящие, 2,5—4 см длины. Корни с желтоватым опушением, 0,5 мм ширины, до 20 см длины.

Прематурные особи, по Т.А. Работнову (1950 а), переходные — по Л.И. Воронцовой (1967), имматурные — по А.А. Уранову (1967), обнаружить не удалось. В этом возрастном состоянии должно впервые на-

Таблица 13

Основные показатели возрастных групп осоки придатконосной

Возрастная группа	Возраст, в годах	Высота дернины, см	Диаметр дернины, см	Высота отмершей части, см	Число генер. побегов	Длина генер. побегов, см	Число листьев	Длина листьев, см
Всходы	2—3	—	—	—	—	—	2—3	2—7
Ювенильные особи	4—10	—	—	—	—	—	3—4	10—12
Молодые вегетативные	До 25	До 6	5—25	—	—	—	120	12,5
Молодые генеративные	26—40	7—25	4—16	5—8	1—25	19,0	До 500	15,5
Средневозрастные особи	50—80	18—45	15—50	До 20	До 130	31,0	550—1500	18,0
Старые особи	100 и более	До 40	15—45	До 30	До 40	27,5	165—1110	16,5

блюдаться образование первичной кочки, т.е. должно происходить первичное кущение осоки.

Предположительный возраст последующих групп особей вычислен по возрасту кустарничков и кустарников, растущих на кочках осоки придатконосной. Каждую кочку мы считали одной отдельной особью.

Вероятный возраст молодых вегетативных особей 10—25 лет. С достижением этого возрастного состояния начинается период развития взрослых растений и осока придатконосная вступает в первую фазу развития кочки.

Возрастная группа молодых генеративных особей осоки придатконосной образует кочки рыхлой фазы развития. Вероятный возраст 26—40 лет.

Группа средневозрастных вегетативных и генеративных особей достигает возраста в несколько десятков лет (50—80). С увеличением слоя отмерших частей корней и влагалищ и уменьшения количества генеративных побегов и листьев, преобладанием ветоши и старики над зеленью осока придатконосная переходит в следующее возрастное состояние: в группу старых (сенильных) особей.

Старая кочка, состоящая из сенильных особей, имеет небольшое число генеративных побегов (максимум до 40). Вероятный возраст — 100 и более лет.

Ниже приводим описание растительности площадок, где изучен возрастной состав популяций осоки придатконосной (1972—1976 гг.). Площадки выбраны на разных частях долины

р.Колымы в таежной и тундровой зонах.

Площадка 1 расположена в приозерном понижении на первой надпойменной террасе р.Колымы, к югу от пос. Походск (осоково-многоколосковопушицевое болото).

Микрорельеф кочковатый. Кочки осоки придатконосной крупные,

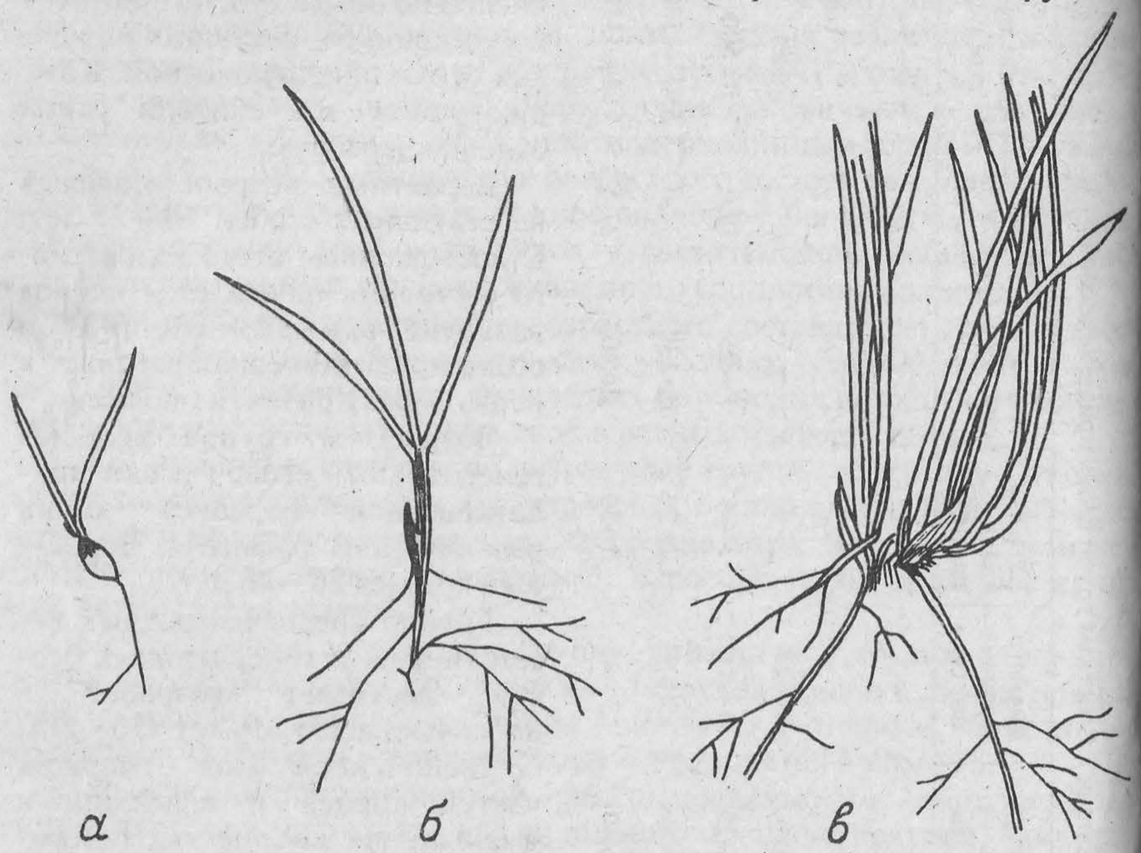

Рис. 6. Разновозрастные побеги осоки придатконосной:
а — всходы; б — ювенильная особь; в — молодое вегетативное растение

15—50 см в диаметре, 25—60 см высотою. Количество их на 1 га доходит до 31 тыс.

В травостое доминирует Eriophorum polystachyon, высота которой доходит до 50 см, с покрытием до 10%. Высота травостоя в среднем равна 35 см (покрытие — 30—40%). К осоке придатконосной и пушице многоколосковой в незначительном количестве примешиваются Carex stans, Eriophorum vaginatum, Comarum palustre, Chamaedaphne calyculata. Единично растут кусты Betula exilis, Salix pulchra.

Моховой покров несплошной, с мощностью до 10 см. В сложении его принимают участие зеленые и сфагновые мхи: Aulacomnium turgidum, A. palustre, Tomenthypnum nitens, Drepanocladus revolvens, Sphagnum squarrosum.

Площадка 2 выбрана на первой надпойменной террасе р.Колымы, к

юго-востоку от пос.Походск, на закустаренной влагалищнопушицевой тундре.

Микрорельеф кочковатый. Кочки пушицы влагалищной небольшие, до 20 см высотою и 10—25 см в диаметре (на 1 га более 30 тыс. кочек). Кроме того, кочки образованы и осокой придатконосной. Ее кочки крупные, до 60 см высотою и в диаметре до 40 см. Количество их на 1 га доходит до 8 тыс.

Из кустарников обычны Betula exilis, Salix pulchra, Duschekia fruticosa. В травяно-кустарничковом покрове встречаются Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum, Ledum decumbens, Calamagrostis holmii, Carex stans, C. rariflora, Valeriana capitata, Rubus chamaemorus и др.

Между кочками и на кочках растут мхи: Tomenthypnum nitens, Aulacomnium turgidum, A. palustre, Hylocomium splendens var. alaskanum, Polytrichum alpestre, Dicranum elpngatum, Drepanocladus revolvens, Sphagnum squarrosum, S. warnstofii, S. balticum, Oncophorus virens, O. wahlenbergii, Pohlia cruda, Ditrichum flexicaule. Мощность мохового покрова равна 10—15 см.

Площадка 3 выбрана на осоковом болоте из Carex stans на левом берегу виски Рассоха, в 2,5 км от пос. Походск, на второй надпойменной террасе р.Колымы.

Микрорельеф кочковатый, видны разорванные бугры (валики), зарастающие кустарниками: Betula exilis, Salix pulchra. Кочки осоки придатконосной небольшие, 15—35 см высотою, обычно растут на небольших повышениях.

Высота травостоя доходит до 25 см, среднее покрытие 15—20%. Общий фон буро-зеленый. В небольшом количестве к Carex stans и C. appendiculata примешиваются Eriophorum polystachyon, Comarum palustre.

Моховой покров несплошной, маломощный (до 5—6 см). Обычны Aulacomnium palustre, A. turgidum, виды родов Bryum, Drepanocladus, Mnium. Из сфагнов доминирует Sphagnum squarrosum.

Площадка 4 расположена на шейхцеревопушицевом болоте в комплексе с закустаренной тундрой в 30 км к северу от пос.Походск, на правом берегу виски Поперечной.

Микрорельеф полигонально-валиковый. Полигоны (мочажины) занимают 75% площади. Всюду видны сухие трещины шириною до 1 м, занятые мхами Aulacomnium turgidum, Tomenthypnum nitens, видами рода Sphagnum. На полигонах растут Eriophorum scheuchzeri, E. polystachyon, Carex stans, Calamagrostis neglecta, Carex appendiculata. Высота травостоя 10—15 см. На валиках — кустарничково-кустарниковая растительность. Обычны Betula exilis, Salix puchra, S. reptans, S. reticulata. Высота березы равна 20—30 см, а ив — 10—20 см. В травяно-кустарничковом покрове встречаются Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea, Empetrum subholarcticum, Valeriana capitata, Eriophorum vaginatum, Saxifraga hieracifolia и др. Из лишайников растут Cetraria cucullata, C. islandica, Peltigera aphthosa и др. Моховой покров мало-

мощный, до 8 см, состоящий из Aulacomnium turgidum, Dicranum elongatum, Tomenthypnum nitens и видов рода Sphagnum.

Площадка 5 выбрана на закочкаренном осоковом болоте на о.Большая Тоня, находящемся в дельте Колымы.

Микрорельеф кочковатый. Кочки осоки придатконосной крупные, высотою до 50 см и в диаметре до 20—40 см. Количество их на 1 га доходит до 10 тыс. Кроме кочек осоки придатконосной редко встречаются кочки пушицы влагалищной.

Травостой высотою в среднем 30 см, с покрытием 30—40%. В его сложении участвуют Carex stans, Comarum palustre. Разбросанно растут на кочках кусты Betula exilis, Salix pulchra. Моховой покров развит хорошо. Господствуют Aulacomnium turgidum, A. palustre, виды родов Drepanocladus, Sphagnum squarrosum. Мощность мохового покрова доходит до 12—15 см.

Все вышеприведенные описания площадок для изучения возрастного состава популяций осоки придатконосной относятся к тундровой зоне. Кроме того, для полного освещения этого вопроса был изучен возрастной состав популяций осоки придатконосной в лесной зоне, где для этого были выбраны 4 площадки.

Площадка 6 заложена на многоколосковопушицевом болоте в 2—3 км от крутого коренного берега р.Колымы, на юго-восток от пос. Петушки Нижнеколымского улуса. Рельеф увалистый. Микрорельеф кочковатый. Кочки осоки придатконосной покрывают 20% площади. Кочки крупные, высотою до 30—60 см, 15—50 см в диаметре. Они обычны по периферии болота и заходят в заросли кустарников.

Высота травостоя 20 см с покрытием до 25%. Основным доминантом является Eriophorum polystachyon с покрытием 20%. К ней примешиваются Calamagrostis neglecta, Eriophorum vaginatum, Comarum palustre.

Площадка 7 выбрана среди зарослей ив в ложбине, в 2 км на восток от пос.Лобуя Среднеколымского улуса на правом берегу р.Лобуя (правый приток р.Колымы). Микрорельеф кочковатый. Кочки осоки придатконосной крупные (на 1 га до 13 тыс.).

Высота ив до 4—5 м с сомкнутостью 0,3. В травяном покрове господствует Equisetum arvense.

Площадка 8 расположена на поемном хвощевом лугу в 2 км от г.Среднеколымска.

Высота хвоща полевого (Equisetum arvense) доходит до 13 см с покрытием 20%. Кочки осоки придатконосной небольшие (на 1 га — 7 тыс.).

Площадка 9 находится на краю аласа среди лиственничного леса, в 4 км к северу от г.Среднеколымска. Микрорельеф кочковатый. Высота кочек 25—45 см, диаметр 15—35 см.

Растительность 1 пояса представлена Arctophila fulva. Средняя высота травостоя — 60—70 см. Дальше идет пояс Eriophorum schechzeri с Equisetum fluviatile. Высота травостоя 20—25 см. Встречаются Ranunculus gmelinii, Hippuris vulgaris, Rumex aquatilis. По краю аласа

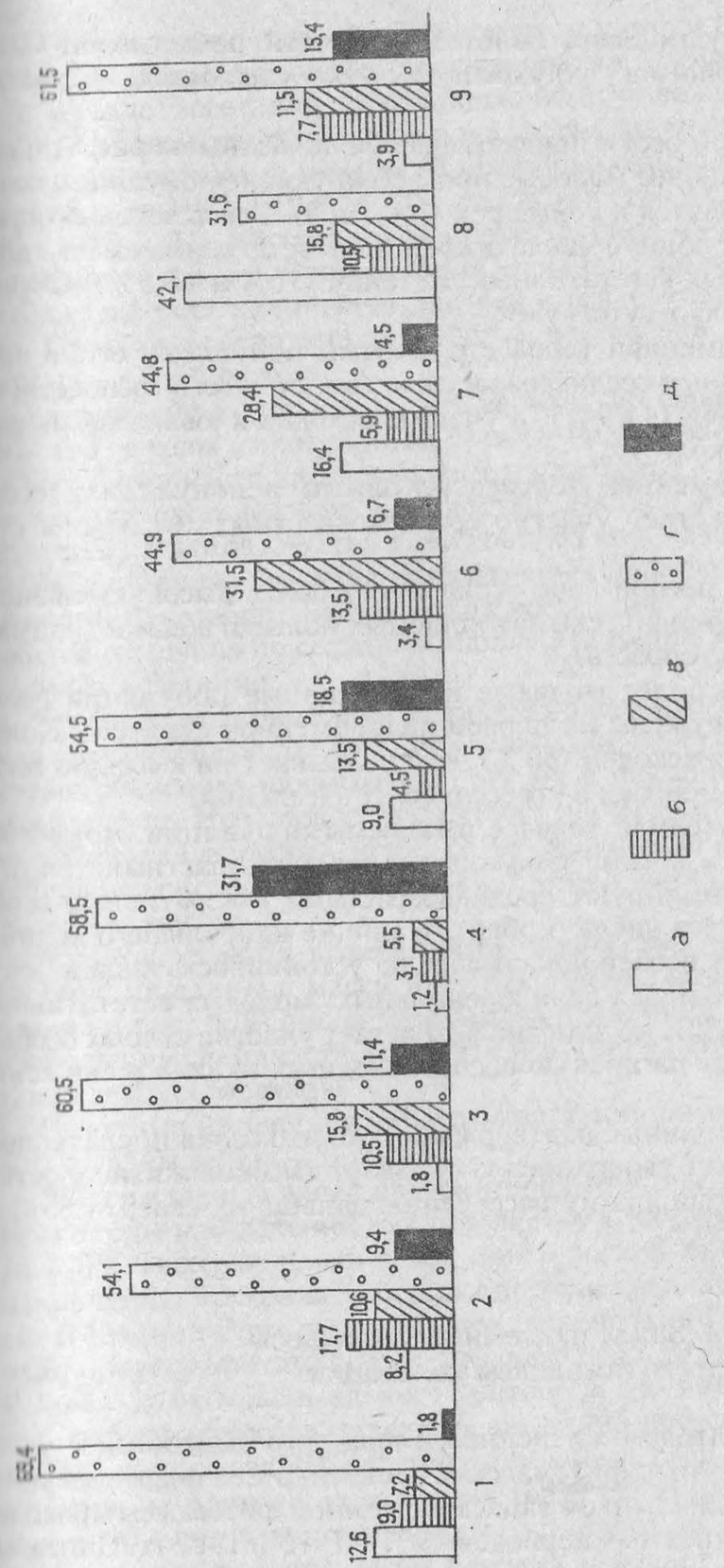

Рис. 7. Возрастные спектры популяций осоки придатконосной, в % от общего числа особей (всходы не учитывались).
а — ювенильные особи; б — молодые вегетативные особи; в — молодые генеративные; г — средневозрастные; д — старые. 1—9 — номера площадок

идет пояс осоково-пушицевого болота. Травостой представлен Carex appendiculata, Eriophorum polystachyon, E. vaginatum, Comarum palustre.

Возрастные спектры осоки придатконосной показаны на рис. 7.

В лесной зоне наиболее молодые прогрессирующие популяции осоки придатконосной находятся в пойме рек (пл. 7 и 8). Здесь всходы составляют 69,8 и 11,9% от общего числа особей. Соответственно высока доля ювенильных и молодых вегетативных растений (16,4 и 42,1%). Старые особи почти полностью отсутствуют.

На первой надпойменной террасе р.Колымы популяции осоки придатконосной нормальные средневозрастные (пл. 6). Здесь господствуют средневозрастные особи (44,9%), а участие всходов и ювенильных растений подавляется (около 4%).

На второй надпойменной террасе р.Колымы в популяциях осоки придатконосной возрастает участие средневозрастных (61,5%) и старых (15,4%) особей.

Таким образом, в лесной зоне осока имеет более высокую жизненность на участках, периодически затопляемых полыми водами (пойма и первая надпойменная террасса).

В тундровой зоне более молодые прогрессивные популяции осоки придатконосной обнаружены на первой надпойменной террасе р.Колымы. Здесь высока доля всходов (80%), что указывает на высокую воспроизводимость вида в ценозах и агрессивность заселения.

На второй надпойменной террасе р.Колымы популяции осоки придатконосной относятся к типу нормальных средневозрастных (пл. 3 и 4). В популяциях доминируют средневозрастные генеративные особи (58,5 и 60,5% от общего числа особей). Наличие наибольшего количества средневозрастных особей показывает на устойчивость вида в популяции. Здесь наиболее низка доля ювенильных, молодых вегетативных растений (от 1,8 до 16%), но заметно возрастает участие старых особей. Эти данные указывают на низкую воспроизводимость вида и снижение ее жизнеспособности.

Вышеприведенные данные подтверждают то, что осока придатконосная на северной границе своего ареала обладает высокой жизненностью и имеет тенденцию к широкому расселению дальше на север, т.е. идет бореализация тундры.

4.1.5. Запас надземной фитомассы и его погодовые колебания

Важнейшим показателем жизненности вида, его адаптации к условиям среды является запас фитомассы и динамика его формирования. Наши наблюдения за динамикой запаса надземной фитомассы проводились в течение вегетационных периодов 1971—1975 и 1987 гг. Описание опытного участка дано в гл. 2.

В общем запасе надземной фитомассы у осоки придатконосной большое место занимают листья, доля генеративных побегов незначительна.

В начале вегетации с установлением положительных температур воздуха в очень короткий срок появляется значительное количество листьев и генеративных побегов. В первой половине июня на 1 м^2 площади в среднем за 1971—1975 и 1987 гг. количество их соответственно равно 880—1760 и 37—48 (табл. 14). В этот период их длина еще небольшая (в среднем 4 и 3 см). В конце июня — начале июля почти в два раза происходит прирост количества листьев и генеративных побегов и их длины. Прирост генеративных побегов небольшой, в 1—1,5 раза, а их длины — в 2—4 раза.

Увеличение количества листьев идет до середины августа (1973 и 1974 гг.), в годы с прохладным летом — наблюдается до августа. К концу вегетации часть листьев буреет и переходит в ветошь, часть обламывается, вследствие чего количество листьев на 1 м^2 уменьшается, меняется их длина. Листья в этот период короче на 1—2 см.

Увеличение количества генеративных побегов идет до августа. Затем оно остается стабильным до конца вегетации. Удлинение генеративных побегов отмечено до середины июля. Эта длина остается без изменений до конца вегетации.

Средний вес одного органа также подвержен колебаниям. В течение июня происходит заметное его увеличение на 1 см длины (табл. 15), что можно объяснить удлинением органов и накоплением в них питательных веществ. Небольшое увеличение массы 1 см длины органов отмечено до начала августа. Затем со второй половины августа начинается побурение листьев и их отмирание, опад семян, что и сказывается на снижении массы.

В соответствии с колебаниями количества листьев и генеративных побегов, их длины и массы идет накопление надземной фитомассы, что видно на рис. 8, 9. Максимум запаса надземной фитомассы совпадает с наибольшим количеством листьев и генеративных побегов, а также длины и массы органов.

Сезонные изменения запаса надземной фитомассы осоки придатконосной даны в табл. 16, рис. 9.

Максимальный запас надземной фитомассы у осоки придатконосной во все годы наблюдений накапливается к началу августа. Если принять за 100% максимальный запас фитомассы и проанализировать ход его накопления, то можно увидеть определенные изменения прироста массы. В течение июня для осоки придатконосной характерен незначительный прирост фитомассы, в среднем 0,65 ц/га, что составляет всего 0,3—3,5% от максимального урожая. В это время листья и генеративные побеги только появляются, их длина небольшая. В конце июня — начале июля в связи с увеличением количества листьев и генеративных побегов, их длины и массы происходит быстрый прирост массы, в среднем 5—6 ц/га. Запас фитомассы составляет 50,4% от максимума. К началу августа прирост массы невелик и падает до 1,07 ц/га. Со второй

Таблица 14

Количество (1) и средняя длина (2) органов осоки придатконосной (см) на 1 м^2 пробной площади

Дата	1971		1972		1973		1974		1975		1987		Среднее	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Листья														
16.VI	880	4	1316	4	1105	4	1760	3	1012	4	—	—	1215	4
3.VII	2033	13	3185	9	1542	7	4139	21	4472	10	—	—	3074	12
17.VII	2166	14	3225	18	3562	20	4187	22	5786	13	—	—	3785	17
3.VIII	2203	14	3235	18	3571	22	4415	21	5786	16	3508	21	3800	18
18.VIII	2077	14	3202	19	3596	22	4211	19	5233	16	—	—	3664	18
4.IX	2016	14	2921	17	3596	22	4108	19	—	—	—	—	3160	18
18.IX	1954	13	2921	16	3580	20	3929	17	—	—	—	—	3096	16
Генеративные побеги														
16.VI	37	3	72	4	48	2	29	5	187	2	—	—	75	3
3.VII	106	11	96	13	34	6	31	22	235	6	—	—	100	12
17.VII	107	15	97	23	54	17	31	28	286	24	—	—	115	24
3.VIII	107	17	98	23	53	18	31	28	287	31	77	36	115	23
18.VIII	107	17	98	23	53	18	31	28	287	31	—	—	115	23
4.IX	106	17	96	23	53	18	31	28	—	—	—	—	71	22
18.IX	106	17	96	23	53	18	31	28	—	—	—	—	71	22

Таблица 15

Масса 1 см длины листьев (1) и генеративных побегов (2) осоки придатконосной в сезонной динамике, мг

Дата	1971		1972		1973		1974		1975		Среднее	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
4.VI	—	—	—	—	0,66	1,84	—	—	—	—	0,66	1,84
16.VI	0,77	1,98	0,34	1,78	0,74	1,86	0,62	2,18	0,63	2,03	0,62	1,97
3.VII	0,80	1,78	0,64	1,62	0,86	2,19	0,92	2,78	0,67	1,62	0,77	1,99
17.VII	1,28	2,13	0,79	1,92	0,88	2,08	1,16	2,29	0,99	1,98	1,02	2,08
3.VIII	1,10	2,38	0,88	1,96	0,93	2,02	1,17	2,19	1,04	2,49	1,02	2,20
18.VIII	1,02	2,14	0,89	1,73	0,79	1,99	1,15	2,17	1,01	2,42	0,97	2,09
4.IX	0,94	1,54	0,87	1,69	—	—	0,95	1,74	0,96	1,97	0,93	1,74
18.IX	0,85	1,45	0,78	1,61	—	—	0,83	1,66	0,86	1,84	0,83	1,64

декады августа прирост отсутствует, идет понижение запаса надземной фитомассы до 95,6% от максимума.

Погодовые колебания запаса надземной фитомассы охарактеризованы в табл. 16.

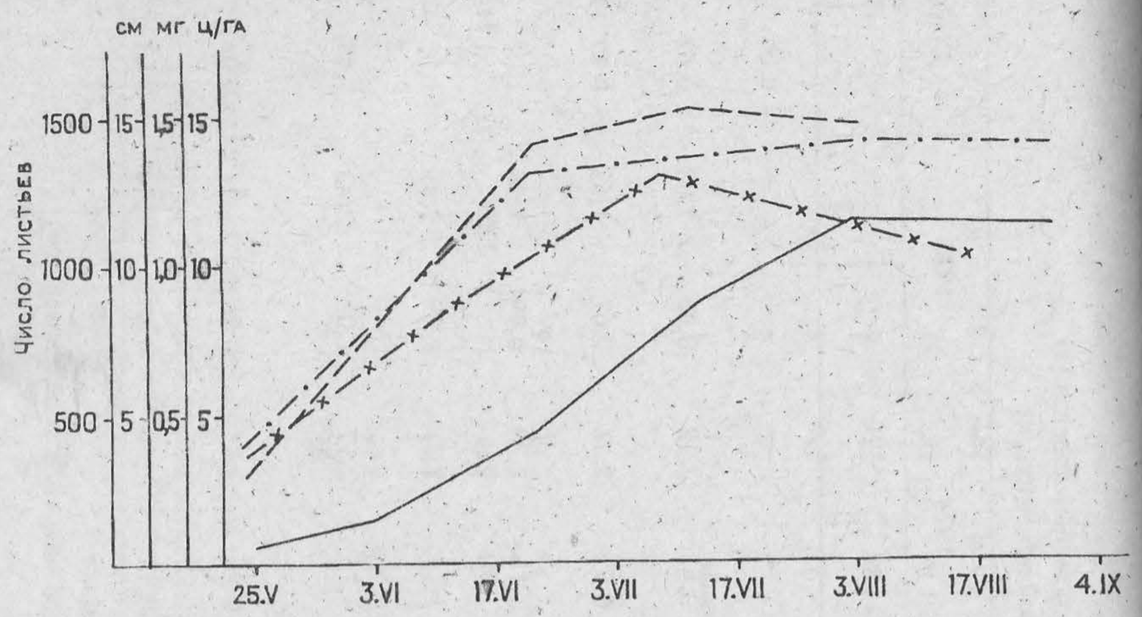

Рис. 8. Запас надземной фитомассы, количество, длина и масса 1 см длины листьев осоки придатконосной (среднее за 1971—1974 гг.)

—— запас надземной фитомассы, ц/га; — — — количество листьев; —•—•— длина листьев, см; —x—x— средняя масса 1 см длины листа, мг

За все годы наблюдений максимальный урожай был собран в 1974 г. (17,62 ц/га или 145% от среднего). В 1972 г. фитомасса была минимальной, почти в 1,5 раза меньше средней (60%), что зависит от изменений температуры воздуха и количества осадков по годам (см. рис. 9). С возрастанием температуры идет интенсивное накопление биомассы. Особенно большую роль играет температура воздуха в начале вегетации. Такое явление отмечено в 1973 и 1974 гг., когда июньская температура оказалась высокой (в среднем 14,4° и 10,8°С) и накопление биомассы, начиная со второй половины июня, резко повысилось. Более равномерный прирост фитомассы наблюдался в 1971 и 1972 гг., когда наиболее теплым месяцем оказался июль. Максимальный запас надземной фитомассы во все годы наблюдений отмечается после максимума температуры воздуха, в конце июля — начале августа.

Кроме того, запас надземной фитомассы у осоки придатконосной изучался на кочках разных фаз развития (табл. 17).

В первую фазу — плоской дерновины — осока придатконосная накапливает очень небольшой запас надземной фитомассы. Так, 3 августа с кочек данной фазы в среднем собрано 0,55 ц/га (5,1% от фитомассы, накапливаемой кочками третьей фазы развития). Для кочек данной фазы развития характерно отсутствие генеративных побегов, а в накопле-

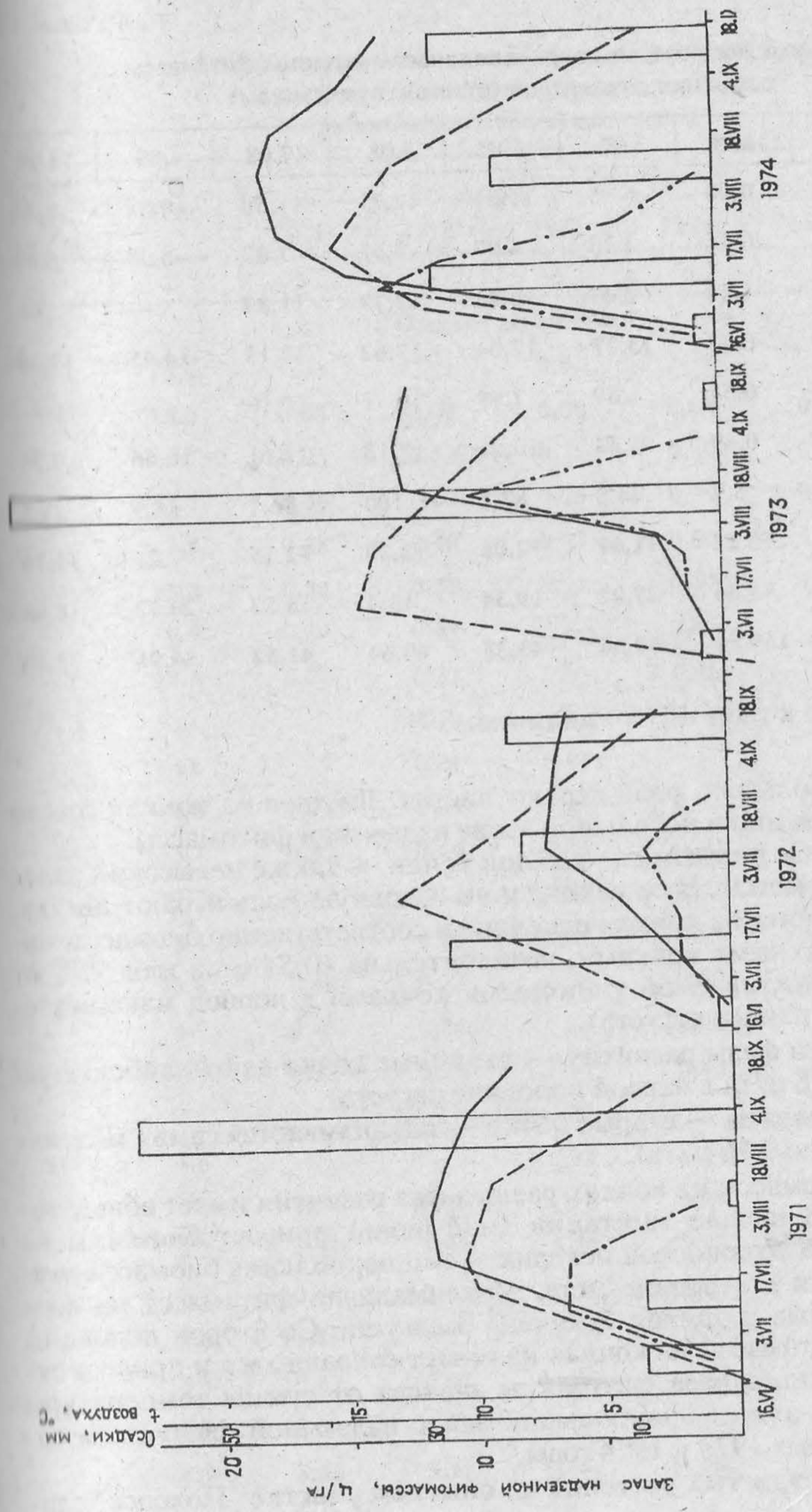

Рис. 9. Сезонная динамика запаса надземной фитомассы осоки придатконосной в зависимости от метеоусловий:

—— запас фитомассы; —•—•— прирост массы; — — — t° воздуха; ☐ — количество осадков

Таблица 16

Сезонные и погодовые изменения запаса надземной фитомассы осоки придатконосной (ц/га абс. сухой массы)

Дата	4.06	16.06	3.07	17.07	3.08	17.08	4.09	18.09
1971	+	0,40	6,93	11,51	12,21	11,58	10,88	9,24
1972	+	0,25	2,20	4,27	7,52	7,32	6,98	6,39
1973	0,17	1,29	2,40	12,46	12,79	11,89	—	—
1974	+	0,92	13,77	17,04	17,62	17,15	14,45	12,39
1975	+	0,58	1,89	7,99	10,51	10,10	—	—
Среднее	0,04	0,69	5,44	10,65	12,13	11,61	10,66	9,34
в %	0,3	5,7	44,8	87,8	100	86,7	85,9	74,5
m		∓0,52	∓1,47	∓2,06	∓2,20	∓2,15	∓2,21	∓1,76
P		75,36	27,02	19,34	18,4	18,52	20,52	18,84
CV		169,56	60,66	43,38	40,64	41,52	34,91	32,10

Здесь и далее в табл. 17+ — наличие.

нии биомассы большую роль играют листья. Листьев на кочках совсем мало, соответственно и небольшой запас надземной фитомассы.

Во второй фазе развития — рыхлой кочки — также невысокий запас надземной фитомассы. В ее накоплении основную роль играют листья, количество которых на кочках невелико и соответственно биомасса, накапливаемая рыхлыми кочками, незначительна (0,54 ц/га или 50% от фитомассы, накапливаемой типичными кочками в период максимального развития в начале августа).

Кочки третьей фазы развития — типичные кочки дают наибольшую фитомассу (10,88 ц/га в первой половине августа).

В IV фазе развития — старые кочки — накапливается самая маленькая фитомасса (до 0,16 ц/га).

Прирост фитомассы на кочках разных фаз развития имеет общие закономерности. В начале вегетации (май-июнь) прирост биомассы на кочках осоки придатконосной невелик. Темп накопления биомассы резко увеличивается в середине лета. Максимальная фитомасса на всех кочках разных фаз развития отмечена 3 августа. Со второй половины августа запас фитомассы на кочках начинает сокращаться и прирост отсутствует. Уровень запаса фитомассы зависит от суммы температуры воздуха за июнь-август. Наибольший запас надземной фитомассы собран в более теплые 1973 и 1974 годы.

Фитомассу сосудистых растений на опытном участке "Походск" сла-

Таблица 17

Сезонные изменения запаса надземной фитомассы осоки придатконосной на кочках разных фаз развития (ц/га абс. сух.массы)

Колич. кочек, тыс./га	Дата	Годы наблюдений					
		1971	1972	1973	1974	1975	Среднее
1	2	3	4	5	6	7	8
		I. Плоская дерновина					
4	4.6	+	+	0,01	+	+	0,01
	16.6	0,05	0,01	0,06	0,04	0,06	0,04
	3.7	0,25	0,12	0,12	0,40	0,19	0,23
	17.7	0,38	0,32	0,25	0,59	0,82	0,47
	3.8	0,38	0,40	0,28	0,60	1,08	0,55
	18.8	0,34	0,39	0,26	0,57	1,04	0,52
	4.9	0,33	0,37	—	0,47	—	0,39
	18.9	0,26	0,37	—	0,41	—	0,35
		II. Рыхлая кочка					
3	4.6	+	0,01	0,01	+	+	0,01
	16.6	0,04	0,03	0,06	0,05	0,04	0,04
	3.7	0,29	0,14	0,31	0,40	0,15	0,26
	17.7	0,42	0,22	0,47	0,62	0,62	0,47
	3.8	0,51	0,26	0,48	0,65	0,81	0,54
	18.8	0,46	0,25	0,45	0,59	0,78	0,51
	4.9	0,45	0,24	—	0,46	—	0,38
	18.9	0,36	0,22	—	0,43	—	0,34
		III. Типичная кочка					
31	4.6	+	+	0,15	+	+	0,04
	16.6	0,30	0,21	1,16	0,82	0,46	0,59
	3.7	6,31	1,89	6,74	12,82	1,51	5,85
	17.7	10,60	3,63	11,54	15,68	6,38	9,57
	3.8	11,20	6,75	11,85	16,20	8,40	10,88
	18.8	10,67	6,57	11,00	15,82	8,07	10,43
	4.9	10,00	6,43	—	13,38	—	9,94
	18.9	8,53	5,75	—	11,44	—	8,57

1	2	3	4	5	6	7	8
			IV. Старая кочка				
0,8	4.6	+	+	+	+	+	+
	16.6	0,01	+	0,01	0,01	0,02	0,01
	3.7	0,08	0,05	0,08	0,06	0,04	0,06
	17.7	0,11	0,10	0,17	0,15	0,17	0,14
	3.8	0,12	0,11	0,18	0,17	0,22	0,16
	18.8	0,11	0,11	0,18	0,17	0,21	0,16
	4.9	0,10	0,10	—	0,14	—	0,11
	18.9	0,09	0,09	—	0,11	—	0,10
Показатели вариационной статистики для типичной кочки		M	σ	P	CV		
	16.6	∓0,49	1,09	83,1	184,7		
	3.7	∓1,57	3,51	26,8	60,0		
	17.7	∓1,95	4,37	20,4	45,7		
	3.8	∓2,08	4,66	19,1	42,8		
	18.8	∓2,04	4,57	19,6	43,8		
	4.9	∓2,58	4,46	26,0	44,9		
	18.9	∓2,39	4,14	27,9	48,3		

гают восемь видов высших растений: Salix pulchra, Betula exilis, Eriophorum vaginatum, Ledum decumbens, Vaccinuim uliginosum, V. vitis-idaea, Duschekia fruticosa, Carex appendiculata.

В период максимального развития надземной фитомассы в первой половине августа на долю осоки придатконосной приходится около 0,2% от общего запаса надземной фитомассы, включая древесину кустарников и кустарничков (Сезонная и погодовая динамика..., 1978).

4.2. ОСОКА БЛЕСТЯЩАЯ

4.2.1. Систематическое положение и морфология

Осока блестящая (Carex lugens Holm) относится к секции Acutae подрода Carex (Егорова, 1972). Многими авторами Carex lugens отнесена в синонимы к C. soczavaeana Gorodk. (Караваев, 1958; Hulten, 1968). Их Т.В. Егорова (1966) рассматривает как отдельные виды. Существен-

ное различие между ними состоит в том, что у осоки блестящей в образовании густой дерновины принимают участие и горизонтальные части побегов — короткие корневища, тогда как у Carex soczavaena они отсутствуют. Кроме того, побеги C. lugens у основания одеты коричневыми влагалищами, продолженными в листовые пластинки (растения филлоподные), а у C. soczavaena — многочисленные высокие коричнево-желтые чешуевидные влагалища (растения афиллоподные). Растения, собранные нами с низовьев р.Колымы, способностью образовывать кочки и перечисленными отличиями близки к Carex lugens. Вид, по сравнению с осокой придатконосной, имеет ограниченный ареал, охватывающий Чукотский полуостров, север Канады и часть северо-востока Якутии (Егорова, 1966; Крючков, 1968; Porsild, 1957; Polunin, 1959; Hulten, 1968). Его западная граница распространения не выходит за пределы долины р.Лены, дальше она заменяется C. ensifolia (Turcz. ex Jorodk.) V.Krecz.

Ниже приводим описание растений, собранных нами в окрестностях пос.Походск.

Осока блестящая — растение невысокое (10—30 см), образующее небольшие кочки. Стебли до 30 см высотою, шероховатые. Листья линейные, постепенно заостренные, с завернутыми в нижнюю сторону краями, слабошероховатые, 1,5—3 мм ширины. Тычиночный колосок 1—2 см длины, сидячий или на ножке до 5 мм длины. Пестичных колосков 2—4, рыхловатые, верхние сближенные, нижний немного отставленный, иногда может быть на ножке до 0,5—1,2 см длины. Чешуи пестичных колосков пурпурно-черные, реже с узкими белоперепончатыми краями. Мешочки эллиптические или округлояйцевидные, в верхней части черно-бурые, резко переходящие в короткий носик. Нижний прицветный лист всегда короче соцветия, едва равен своему колоску. При основании прицветных листьев имеются черные ушки (пленчатые). Влагалища листьев филлоподные (т.е. продолжаются в листовые пластинки), красновато-коричневые. Чешуевидные влагалища, окружающие побеги, лоснящиеся, слабокилеватые, не расщепленные сетчато. Корни с хорошо заметным серовато-белым опушением.

Кочки осоки блестящей в развитом состоянии достигают высоты 10—20 см, диаметра — 20 см. При анализе побегов по направлению роста можно увидеть вертикальные (апогеотропные), косовертикальные (косоапогеотропные, т.е. растущие наклонно вверх). Кроме того, на некоторых экземплярах можно заметить очень короткие (до 1 см) горизонтальные части (диагеотропные побеги), но у большинства они не выражены. Кочки очень густо переплетены корнями и имеют форму шляпочного гриба. Так же, как и у осоки придатконосной, можно разделить кочку на "крону" и "тело". "Крона" кочки осоки блестящей представлена немногочисленными листьями и генеративными побегами. Так, в период максимального урожая (в первой декаде августа) число листьев и генеративных побегов на кочках среднего размера достигает

соответственно 400 и 40, что в 2—3 раза меньше, чем у осоки придатконосной. Основную массу дают ветошь (30%) и старика (40%).

Кущение побегов происходит так же, как у осоки придатконосной.

В отличие от других кочкообразующих осок Carex lugens образует небольшие кочки. В образовании густой дерновины здесь участвуют вертикальные, косовертикальные и короткие горизонтальные побеги, тогда как у других последние отсутствуют.

Как и у осоки придатконосной, весь этап формирования кочки у осоки блестящей можно разделить на четыре фазы развития (табл. 18).

Фаза плоской дерновины соответствует молодому вегетативному состоянию осоки блестящей. Эта фаза начинается с начала кущения осоки до ее перехода в генеративное состояние. В образовании дерновины участвуют два типа побегов: косовертикальные и горизонтальные. Участие первого типа побегов очень незначительно. Горизонтальные побеги хорошо заметны, длиною 1—1,2 см. Вследствие этого кочка очень рыхлая. Вероятный возраст — около 25 лет (возраст определялся так же, как у осоки придатконосной).

Фаза рыхлой кочки начинается с началом перехода осоки блестящей в генеративное состояние. В эту фазу, состоящую из молодых вегетативных и молодых генеративных особей, происходит заметное поднятие кочки над поверхностью почвы. Но остов кочки (ножка) еще отсутствует. Среди побегов уже появляются вертикальные, которые уплотняют дерновину, однако еще преобладают косовертикальные побеги. Поэтому кочки еще рыхлые. Вероятный возраст — 30—45 лет.

Плотную дерновину образуют средневозрастные особи осоки блестящей. Здесь осока вступает в третью фазу развития — типичную. В сложении дерновины наиболее заметную роль играют вертикальные побеги. Число генеративных побегов достигает предела, возрастает мощность слоя органических остатков (4—8 см). Типичные кочки накапливают основную массу, образуемую осокой блестящей (7,26 г/м^2). Если принять эту массу за 100%, то кочки первой, второй и четвертой фаз дают соответственно 26, 30 и 62%. Вероятный возраст — 50—80 лет.

Фаза старой кочки представлена сенильными особями осоки блестящей. Разрушение кочки начинается с центра, где не происходит кущения побегов. Здесь сохранились только ветошь и старика, поселяются кустарнички и травы: Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum, Ledum decumbens, Arctous alpina, Calamagrostis holmii, Hierochloë alpina и др. Кущение побегов идет на краю кочки, где видны немногочисленные листья (до 100) и генеративные побеги (до 10). Возрастает мощность слоя отмерших остатков (10 и более см). Вероятный возраст — 100 и более лет.

Нами были изучены видовой состав растений и их встречаемость на кочках осоки блестящей (табл. 19). Изучено 100 кочек, находящихся в разных фазах развития (по 25 кочек). Встречаемость вида на кочках дана в процентах от общего числа кочек. На этих кочках отмечено кус-

Таблица 18

Биолого-морфологические показатели кочек различных фаз развития у осоки блестящей

Фаза развития кочки	Возрастное состояние особей осоки (возраст в годах)	Число листьев на кочке	Число генеративных побегов на кочке	Высота кочки, см	Диаметр кочки, см	Мощность слоя отмерших остатков, см	Запас фитомассы (абс.сух., г/м^2)
Плоская дерновина	Молодые вегетативные, 20—25	7—35	—	—	4—5	—	0,2
Рыхлая кочка	Молодые генеративные, 30—45	30—80	1—5	3—8	До 10	2—3	0,3
Типичная кочка	Средневозрастные, 50—80	70—310	До 50	10—20	10—25	4—8	0,8
Старая кочка	Старые, 100 и более	До 100	До 10	10—20	10—25	10 и более	0,5

Таблица 19

Видовой состав и встречаемость растений на кочках осоки блестящей, (%)

Виды	Фазы, их встречаемость				Виды	Фазы, их встречаемость			
	1	2	3	4		1	2	3	4
Кустарники					Dicranum elongatum	—	—	10	25
Betula exilis	—	—	6	20	D. congestum	—	—	10	20
Salix pulchra	—	3	10	17	Drepanocladus revolvens	—	—	—	1
Кустарнички					Hylocomium splendens var. alaskanum	—	—	2	—
Empetrum subholarctica	—	4	8	19	Pleurozium schreberi	—	—	8	7
Ledum decumbens	—	—	10	20	Mnium rugicum	—	—	1	1
Vaccinuim uliginosum	—	7	8	9	Tomemthypnum nitens	—	—	7	3
V. vitis-idaea	3	11	15	21	**Лишайники**				
Травянистые					Cetraria cucullata	—	—	—	4
Arctagrostis arundinacea	—	—	3	8	C. islandica	—	—	3	2
Carex stans	—	—	1	—	C. nivalis	—	—	7	3
C. rariflora	—	—	—	4	Cladina stellaris	—	—	—	2
Pedicularis lapponica	—	—	5	4	C. rangiferina	—	—	5	5
Rubus chamaemorus	—	—	—	4	Cladonia gracilis	—	—	5	4
Arctous alpina	—	—	5	6	Dactylina arctica	—	—	10	15
Зеленые мхи					Thamnolia vermicularis	—	—	6	4
Aulacomnium palustre	—	4	6	7					
A. turgidum	—	12	5	4					

тарников 2 вида, трав и кустарничков — 11, мхов — 10, лишайников — 7 видов.

С увеличением возраста кочек осоки блестящей возрастает число видов растений и процент их встречаемости на кочках. Так, на кочке первой фазы развития найден всего 1 вид — брусника, на рыхлых кочках — 6 видов растений: ива красивая, брусника, голубика, шикша,

Aulacomnium turgidum, A. palustre, а на типичных и старых — по 26. Ряд видов характерен только для определенных фаз развития. Так, лишайники, мхи и кустарники поселяются на кочках последних фаз развития. Возраст лишайников и кустарников, отмеченных на этих кочках, в среднем равняется 40—70 годам. А вероятный возраст типичных и старых кочек равен 50—80 и 100 годам. Так как для развития кустистых лишайников и кустарников требуются десятилетия, то они могут поселяться только на кочках последних фаз развития. На кочках всех фаз развития найдена брусника, по количеству годичных колец на прациальном кусте которой определяли возраст кочек этого вида. Брусника является одним из содоминантов на мелкобугорковых кустарничковых тундрах и для своего развития не требует столь длительного времени, как кустарники, мхи и лишайники, и первой поселяется на кочках осок-кочкообразователей.

4.2.2. Местообитание и экология

Осока блестящая — типичный арктоберингийский вид, характерный для внепойменных местопроизрастаний высокогорных и тундровых районов Северо-Востока России. Растет на различных типах тундр (осоково-пушицевых, осоково-моховых, лишайниково-моховых, дриадовых и др.), а также по берегам озер (Егорова, 1966, 1973; Дервиз-Соколова, 1961; Крючков, 1968; Андреев, Нахабцева, 1974; Polunin, 1959; Hulten, 1968). Ее местонахождения в Якутии показаны на рис. 10. Для составления точечного ареала нами использованы Гербарий Якутского института биологии СО РАН и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, а также личные сборы.

В низовьях р.Колымы, примерно по 69° с.ш., проходит южная граница распространения осоки блестящей. Эта граница не выходит за пределы южной подзоны субарктической тундры.

Осока блестящая приурочена к внепойменным участкам долины р.Колымы и супесчаным почвам. Она растет на более возвышенных участках, где нет застоя воды, и в тундрах с хорошо дренированной почвой (рис. 11). В отрицательных элементах рельефа обычно вместо осоки блестящей растет пушица влагалищная.

В районе работ в окрестностях пос.Походска осока блестящая встречена на вершинах плоских холмов ("едом") в мелкобугорковых кустарничковых влагалищнопушицевых и дриадово-кустарничковых тундрах, а также на второй надпойменной террасе р.Колымы в мелкобугорковых осоковых кустарничковых и мохово-закустаренных тундрах (табл. 20).

В северной подзоне субарктической тундры осока блестящая встречается в мелкобугорковых дриадово-кустарничковых тундрах. Здесь обилие осоки блестящей очень высокое, на 1 га — 21 тыс. кочек.

Осока блестящая в окрестностях пос.Походск на южной границе своего ареала имеет довольно ограниченное распространение. Она растет

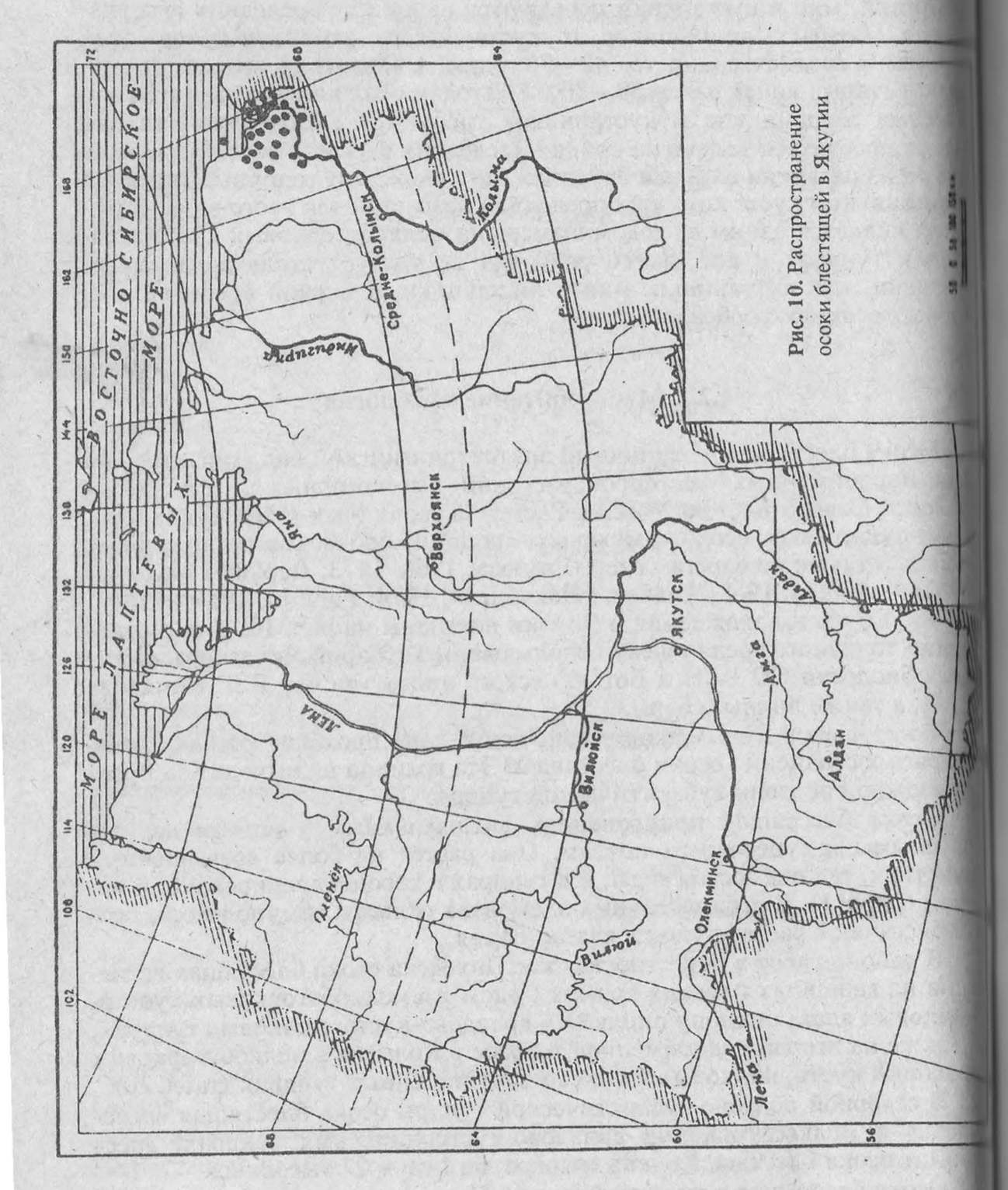

Рис. 10. Распространение осоки блестящей в Якутии

здесь в мелкобугорковых осоково-кустарничковых и мохово-закустаренных тундрах. Эти тундры в окрестностях пос.Походск занимают небольшие территории. Здесь преобладают влагалищнопушицевые закустаренные тундры в комплексе с осоково-пушицевыми болотами. Обилие осоки блестящей в данной подзоне значительно ниже, чем в северной подзоне. На 1 га площади насчитывается 8—14 тыс. кочек осоки блестящей.

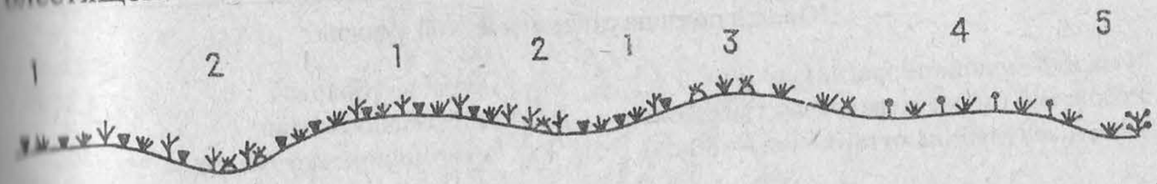

Рис. 11. Профиль растительности мелкобугорковой тундры на урочище "Роговатка" (низовье р.Колымы).

Тундры: 1 — блестящеосоковая кустарничковая; 2 — влагалищнопушицевая, где есть небольшая примесь осоки блестящей; 3 — влагалищнопушицевая; 4 — комплекс прямостоящеосоково-многоколосковопушицевых болот с закустаренной тундрой; 5 — заросль ивы красивой и березы тощей

Из приведенных данных видно, что осока блестящая в низовьях р.Колымы на южной границе своего ареала имеет тенденцию к отмиранию. Наиболее массовое развитие ее отмечается на северной границе ареала. Эти данные показывают, что осока блестящая как типичный тундровый вид, не может расселяться в более умеренных климатических условиях южной подзоны субарктической тундры на стыке бореальной и тундровой зон.

4.2.3. Сезонное развитие

Наблюдения за сезонным развитием осоки блестящей охватили вегетационные периоды 1972—1975 и 1987 гг., метеоусловия которых сильно отличались. Сравнительная характеристика температурного их режима дана в табл. 1. Краткое описание условий вегетационных сезонов также приведено в разделе 4.1.3.

Вегетация осоки блестящей начинается одновременно со сходом снегового покрова. В начале июня начинают трогаться в рост молодые побеги, заложенные осенью прошлого года. Одновременно с началом роста молодых вегетативных побегов появляются генеративные. Первыми выходят тычиночные колоски, которые через 3—6 дней начинают чернеть. Пестичные колоски в своем развитии отстают от тычиночных на 1—2 дня. Примерно через 7—8 дней после появления первых генеративных побегов тычиночные колоски полностью сформированы; на 1—2 дня запаздывает формирование пестичных колосков. Со дня первого появления генеративных побегов до начала их цветения интервал составляет 8

Таблица 20

Распределение осоки блестящей в южной и северной подзонах субарктической тундры

Место в рельефе, местообитание	Растительная группировка	Кол-во на 1 га, тыс.
Южная подзона субарктической тундры		
II надпойменная терраса, урочище Роговатка (почва мерзлотная тундровая песчаная; глубина оттаивания — 80 см)	Мелкобугорковая блестящеосоковая кустарничковая тундра	13,8
II надпойменная терраса, около оз.Наумовское (почва мерзлотная тундровая песчаная; глубина оттаивания — 60 см)	Мелкобугорковая блестящеосоковая мохово-закустаренная тундра	15,0
Устье Колымы, о.Каменка, возвышенность (почва мерзлотная тундровая песчаная; глубина оттаивания — 80 см)	Блестящеосоковая влагалищнопушицевая кустарничковая тундра	11,0
Северная подзона субарктической тундры		
Вершина возвышенности "Походская едома" (почва мерзлотная тундровая; глубина оттаивания — 70 см)	Мелкобугорковая блестящеосоковая дриадово-кустарничковая тундра	20,6

дней. Первыми зацветают тычиночные колоски, через 1—2 дня — пестичные. Периоды бутонизации и цветения кратковременны (3—8 дней). Незрелые семена появляются через 6—10 дней после начала цветения (третья декада июня) и в конце июня они уже зрелые. Эти семена во весь вегетационный период остаются на растениях и часть их сохраняется до весны следующего года.

Сезонное развитие осоки блестящей имеет прямую связь с температурным режимом вегетационных сезонов.

Наиболее ранние сроки начала фенологических фаз у осоки блестящей были в 1973 и 1974 гг. (рис. 12). В эти годы лето было теплое, особенно в июне (13° и 14,4°С в среднем). Самые ранние сроки начала фенофаз отмечены в 1974 г. Так, цветение в этом году у осоки началось на 3—5 дней раньше, чем в 1973 г. Поздние сроки начала фенологических фаз у осоки блестящей падают на 1972 г., что связано с низкими температурами этого года в начале вегетации (затяжная весна и прохладное лето). В 1972 г. начало цветения по сравнению с 1974 г. опоздало на 5—7 дней.

Побурение органов осоки блестящей начинается со второй половины августа. Особенно сильное и быстрое оно наблюдалось в 1973 г., что бы-

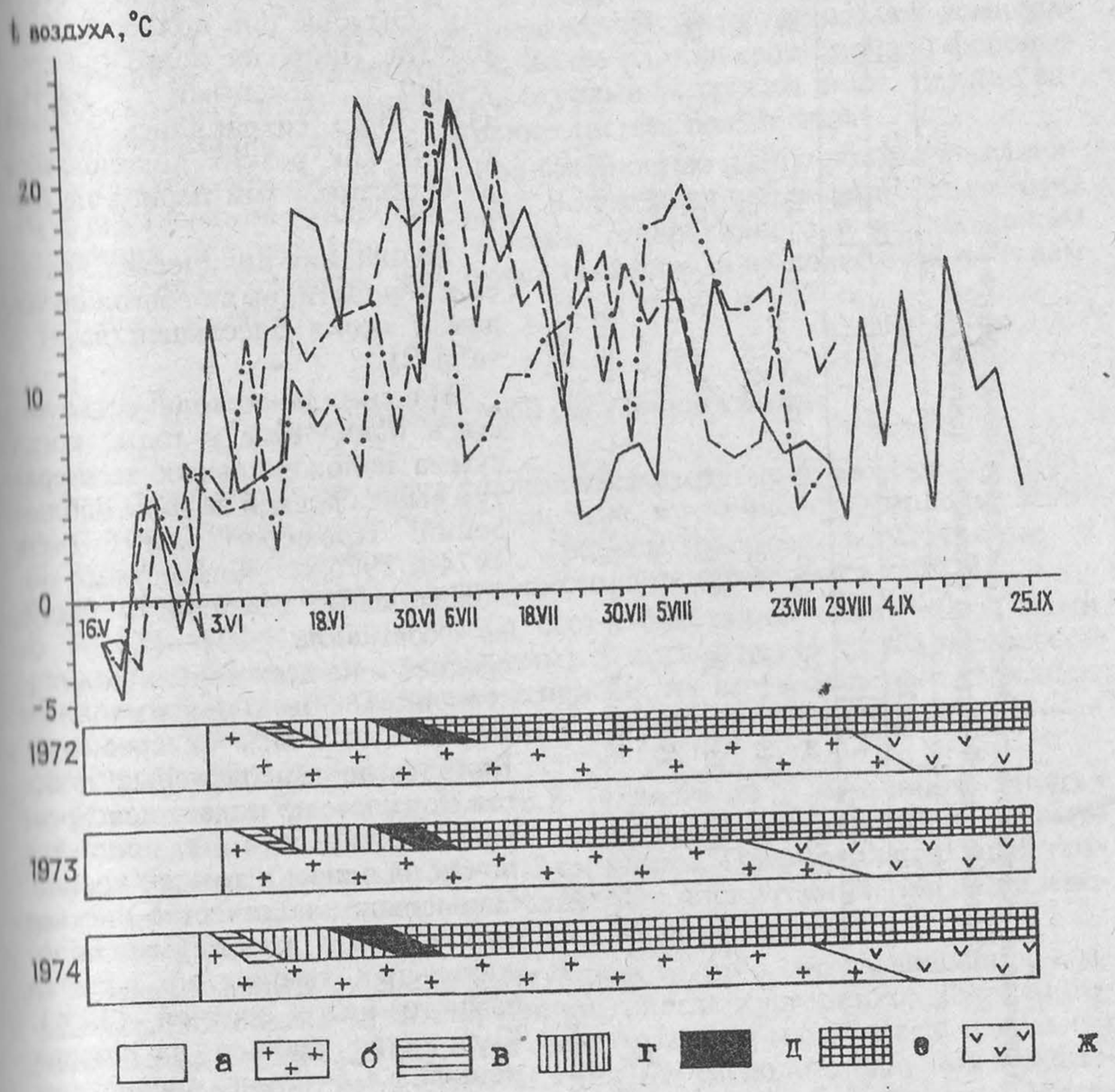

Рис. 12. Фенологические спектры осоки блестящей на мелкобугорковой блестящеосоковой кустарниковой тундре.

а — период покоя до вегетации; б — вегетация; в — бутонизация; г — цветение; д — незрелые плоды; е — зрелые плоды; ж — побурение

Температура воздуха, °С: ———— в 1972 г.; —— в 1973 г.; —•—•— в 1974 г.

Таблица 21

Динамика по годам количества листьев (1) и генеративных побегов (2) у осоки блестящей на урочище "Роговатка" (август)

Фаза развития кочек	1972		1973		1974		1975		1987		Среднее	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Плоская дерновина	13	5	34	—	56	19	19	—	42	—	32	—
Рыхлая кочка	33	1	46	2	153	4	128	6	87	4	89	3
Типичная кочка	276	24	335	26	351	25	436	38	318	28	343	28
Старая кочка	65	5	89	5	239	5	277	7	170	4	168	5
Сумма температур за VI—VIII, °С	843,7		1065,4		1164,1		1073,5		1065,5		1024,4	
Сумма осадков за июнь—август, мм	48		75		75		48		29		66	

ло связано с резким похолоданием во второй половине июля (21 июля выпал снег и лежал 2 дня). Это ускорило отмирание листьев и к сентябрю они полностью побурели. Наиболее долго (до сентября) зелеными листья (15—20%) сохранялись в 1972 г., так как резких похолоданий за вегетационный период не было.

Изменения количества листьев и генеративных побегов по годам у осоки блестящей даны в табл. 21.

Максимальное количество листьев появляется в годы, когда сумма положительных температур выше средней за годы наблюдений. Примером могут быть 1974 и 1975 гг., когда сумма положительных температур воздуха составила 104—114% от средней и на всех кочках количество листьев было максимальным (от 110 до 200% от среднего). Количество генеративных побегов по годам не подвержено резким колебаниям и остается почти на одном и том же уровне. Наименьшее количество листьев было в 1972 г., когда сумма положительных температур воздуха намного ниже средней (75%). Количество листьев на кочках меньше в 1,5—2 раза среднего их числа.

В конце августа появляются немногочисленные молодые побеги (до 10 штук на самых больших кочках), которые уходят зелеными под снег. Их количество по годам не подвержено резким колебаниям и остается почти на одном и том же уровне (8—10 на одной кочке).

В низовьях р.Колымы осока блестящая, как типичный тундровый вид, приспособлена к очень суровым условиям существования. В условиях короткого вегетационного периода осока блестящая в очень сжатые сроки проходит все фазы развития. Вегетация ее начинается одновременно со сходом снега. На сроки наступления фенологических фаз развития осоки блестящей большое значение оказывают температуры воздуха в начале вегетации. Более ранние сроки начала фенофаз бывают в годы с высокими температурами воздуха в июне. Ранние заморозки вызывают полное побурение листьев до сентября.

Таким образом, осока блестящая полностью адаптирована к условиям существования тундровой зоны. Во все годы наблюдений ее ассимилирующий аппарат (листья), органы генеративного и вегетативного размножения достаточно устойчивы (амплитуда их колебаний по годам в пределах 5—30%).

4.2.4. Возрастной состав популяций

У осоки блестящей могут различаться следующие возрастные группы: всходы; ювенильные особи; взрослые, в том числе: а) молодые вегетативные и генеративные; б) средневозрастные вегетативные и генеративные; в) старые. Характеристика их приведена в табл. 22.

Всходы и ювенильные особи осоки блестящей обнаружены нами только на о.Каменка (устье Колымы). В южной подзоне субарктической тундры, несмотря на тщательные поиски, их не удалось найти. Всходы появляются в середине июля среди сплошного мохового покрова. Листья слабошероховатые, 2—3 листа.

Ювенильные растения имеют 3—4 листа до 7 см длиною. Листья светло-зеленые, 1,5—2,5 (3,0) мм шириною. Основание побега покрыто светло-бурыми пленками 3,0—4,5 см длины. Предположительный возраст — 4—10 лет (возраст определялся по числу годичных рубцов в основании побегов).

Относительный возраст последующих групп особей вычислен по возрасту парциальных кустов брусники, иногда кустарников (березы тощей, ивы красивой). При этом каждую кочку мы считаем отдельной особью, т.к. корни, побеги и узлы кущения расположены у них компактно, т.е. являются целостным морфологическим образованием. Молодые вегетативные особи осоки блестящей формируют кочку первой фазы развития. Растения данной возрастной группы имеют характерные для вида взрослые листья длиною 9—10 см, побеги и корневую систему. Генеративные органы отсутствуют. Вероятный возраст — 20—25 лет.

Группа молодых генеративных особей образует рыхлую кочку. В этой фазе наблюдается преобладание процессов новообразования над отмиранием. Мощность слоя живых корней и влагалищ в 2—3 раза

Таблица 22

Основные показатели возрастных групп осоки блестящей

Возрастная группа	Возраст, в годах	Диаметр дернины, см	Высота дернины, см	Высота отмершей части, см	Число генер. побегов	Длина генер. побегов, см	Число листьев	Длина листьев, см	Запас надземной фитомассы (абс.сух.,г/м²)
Всходы	2—3	—	—	—	—	—	2—3	2—5	+
Ювенильные особи	4—10	—	—	—	—	—	3—4	5—7	+
Молодые вегетативные	20—25	4—5	—	—	—	—	7—35	9,2	0,2
Молодые генеративные	30—45	До 10	3—8	2—3	1—5	17,5	30—80	14,4	0,3
Средневозрастные особи	50—80	10—25	10—20	4—8	До 50	21,3	70—310	16,3	0,8
Старые	100 и более	10—25	10—20	10 и более	До 10	19,9	До 100	15,1	0,5

больше мощности слоя отмерших органических остатков. Относительный возраст — 30—45 лет.

Средневозрастные особи соответствуют третьей фазе развития кочек. Кочка имеет типичную форму. В этой фазе отмечается уравнивание процессов новообразования и отмирания. Отмершие части корней и влагалищ составляют почти половину дернины, 4—8 см из 10—20 см. Вероятный возраст — 50—80 лет.

С увеличением мощности слоя отмерших органических остатков и уменьшением числа генеративных побегов и листьев осока блестящая переходит в следующее возрастное состояние — в группу старых (сенильных) особей. Мощность слоя отмерших органических остатков составляет 50—80% дернины. Общий фон дают ветошь (30—35%) и старика (40—50%). Вероятный возраст — 100 и более лет.

Изучение возрастного состава популяций осоки блестящей проводилось на 5 площадках. Площадки 1 и 2 расположены в южной подзоне субарктической тундры, остальные — в северной.

Площадка 1. Описание дано в гл. 2 (вторая опытная площадка).

Площадка 2. Мелкобугорковая блестящеосоково-влагалищнопушицевая закустаренная тундра в 600 м от оз.Наумовское на левом берегу виски Походская на второй надпойменной террасе долины р.Колымы. Микрорельеф мелкобугорковый. Бугорки небольшие, размером 20—40 см в диаметре. На бугорках отмечены

кочки осоки блестящей и пушицы влагалищной. Кочки осоки блестящей некрупные, 15—20 см высоты, диаметром 8—25 см. Кочки второго вида многочисленны в низинных местах, прилегающих непосредственно к озеру, и немного крупнее.

В травяно-кустарничковом покрове обычны: Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum, Arctous alpina, Valeriana capitata, единичны Pyrola rotundifolia, Orthilia obtusata и др. Из кустарников растут Duschekia fruticosa, Betula exilis, Salix pulchra. Мощность мохового покрова равна 8—12 см. В составе его участвуют Aulacomnium turgidum, A. palustre, Polytrichum alpestre, Dicranim elongatum, D. congestum и др. В незначительном количестве вкраплен Sphagnum squarrosum. Из лишайников встречены Cetraria cucullata и Peltigera aphthosa.

Площадка 3. Блестящеосоковая дриадово-кустарничковая тундра в 10 км к северу от пос.Походск на плоской вершине холма "Походская едома". Микрорельеф мелкобугорковый. На бугорках встречены небольшие кочки высотою до 10 см из осоки блестящей и пушицы влагалищной. Видны голые минеральные пятна.

Из кустарников растут Betula exilis, Salix pulchra. В травяно-кустарничковом покрове отмечены Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Ledum decumbens, Arctous alpina, Empetrun subholaucticum, Dryas punctata, виды Luzula, Pedicularis и др. Моховой покров несплошной. В его сложении участвуют Polytrichum alpestre, P. hyperboreum, P. piliferum, Dicranum elongatum и др.

Площадка 4. Блестящеосоково-влагалищнопушицевая кустарничковая тундра в 40 км к северо-востоку от пос.Походск, о.Каменка (устье Колымы). Вершина возвышенности. Микрорельеф мелкобугорковый. На небольших бугорках растут небольшие кочки 15—30 см в диаметре и высотою до 15 см из осоки блестящей и пушицы влагалищной. Количество их на 1 га доходит до 15 тыс.

В травяно-кустарничковом покрове растут Vaccinum uliginosum, V. vitis-idaea, Dryas punctata, Calamagrostis holmii, Hierochloë, alpina, Claytonia arctica, C. acutifolia и др. Моховой покров сплошной, господствуют Aulacomnium turgidum, Dicranum elongatum, Polytrichum alpestre, Tomenthypnum nitens и др. По западинкам видны пятна сфагновых мхов из Sphagnum balticum, S. warnstorfii.

Площадка 5. Мелкобугорковая блестящеосоковая дриадово-кустарничковая тундра в 40 км к северо-востоку от пос.Походск, о.Каменка (устье Колымы). Северо-восточный склон возвышенности. Микрорельеф мелкобугорковый. Бугорки небольшие, местами видны голые минеральные пятна. На бугорках отмечены кочки осоки блестящей.

Из кустарников встречена только береза тощая высотою до 10—15 см. В травяно-кустарничковом покрове обычны Vaccinium vitis-idaea, Ledum lecumbens, Salix pulchra, S. reticulata, Hierochloë alpina и др.

Возрастные спектры популяций осоки блестящей показаны на рис. 13. Наиболее молодые прогрессирующие популяции осоки блестящей обнаружены в северной подзоне субарктической тундры. В этих попу-

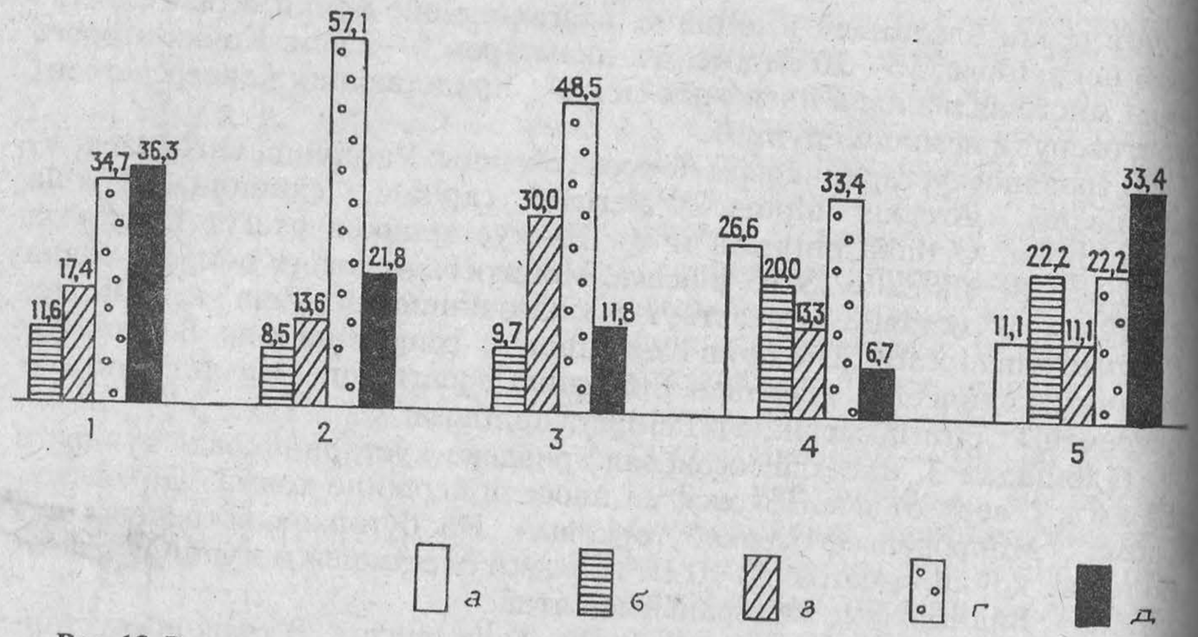

Рис. 13. Возрастные спектры популяций осоки блестящей.
а — ювенильные особи; б — молодые вегетативные особи; в — молодые генеративные; г — средневозрастные; д — старые. 1—5 — номера площадок

ляциях найдены все возрастные группы осоки блестящей, кроме всходов. Значительное участие принимают ювенильные растения (11,1—26,6% от числа особей). Основную массу дают средневозрастные вегетативные и генеративные особи (от 22,2 до 57,1%). Высока доля молодых генеративных особей (от 11,1 до 30%). Популяции осоки блестящей в данной подзоне характеризуются высокой численностью молодых генеративных и средневозрастных вегетативных и генеративных растений, что указывает на довольно высокое семенное и вегетативное возобновление. В этих условиях популяции данного вида обладают высокой жизненностью.

В южной подзоне субарктической тундры в популяциях осоки блестящей отсутствуют всходы и ювенильные растения. В этих популяциях преобладают старые и средневозрастные особи. Старые особи в двух популяциях составляют от 6,7 до 36,3% от общего числа растений. Господство старых особей и отсутствие всходов и ювенильных растений указывает на отсутствие возобновления вида. Таким образом, в условиях южной подзоны субарктической тундры идет отмирание осоки блестящей, несмотря на ее довольно широкое распространение.

4.2.5. Запас надземной фитомассы и его погодовые колебания

Наши наблюдения за динамикой запаса надземной фитомассы у осоки блестящей проводились в 1972—1975 и 1987 гг.

В общем запасе надземной фитомассы у осоки блестящей, как и у осоки придатконосной, большое место занимают листья, доля генеративных побегов невелика (менее 5%). В первых числах июня происходит интенсивное развитие листьев и генеративных побегов. С середины июня до начала июля в среднем появляется 249 листьев (38%). К началу июля это число листьев возрастает до 548 или 84%. Увеличение числа листьев продолжается до середины августа. Со второй половины августа часть листьев буреет и переходит в ветошь, часть обламывается. В это время остается 98% листьев, к концу вегетации их сохраняется всего 69% (табл. 23). Соответственно с изменениями количества листьев меняется и их длина. Увеличение длины листьев также наблюдается до середины августа. Затем с уменьшением количества листьев и обламыванием длина их уменьшается на 0,4—2 см.

До середины июня появляется 43% генеративных побегов. Затем к началу июля количество их возрастает почти в 2 раза (93%). Увеличение их числа идет до середины июля. Это количество остается постоянным до конца вегетации. А их длина увеличивается до середины августа, а затем сокращается в среднем на 0,4 см. Максимальное количество листьев и генеративных побегов появилось в 1974 г. (теплое лето).

В табл. 24 показано изменение средней массы 1 см длины органов осоки блестящей. В течение июня и июля происходит увеличение массы 1 см длины листьев за счет их уголщения и накопления в них питательных веществ. Так, в начале июня масса 1 см длины листьев в среднем составляет 0,55 мг (60%). К началу июля она достигает 0,75 мг (86%), а к середине июля — 0,91 мг (99%). Затем со второй половины августа идет снижение массы. В это время происходит быстрое побурение листьев и их отмирание, а также отток питательных веществ в подземные органы.

Масса 1 см длины генеративного побега в среднем бывает высокой в начале июня, хотя средняя длина небольшая (3,0 см). Около 90% длины дают колоски, из-за чего масса возрастает. С середины июня основную массу уже дают не колоски, а их цветоносы, поэтому к началу июля средняя масса 1 см длины органа падает. Затем до начала августа идет увеличение массы за счет их удлинения. Со второй половины августа генеративные побеги буреют и начинается опад семян, что приводит к уменьшению массы 1 см длины побега. В 1974 г. наблюдались максимальные длина и масса генеративных побегов.

В соответствии с колебаниями количества листьев и генеративных побегов, их длины и массы идет накопление надземной фитомассы (рис. 14). Максимум урожая совпадает с наибольшим количеством листьев и

Таблица 23

Количество (1) и средняя длина (2) органов (см) осоки блестящей в урочище "Роговатка" на 1 м^2

Дата	1972		1973		1974		1975		Среднее	
	1	2	1	2	1	2	1	2	%	2
Листья										
16.6	258	1	302	1	249	2	186	2	38	1,3
3.7	378	7	383	5	662	6	767	4	84	6,0
17.7	398	8	543	8	700	7	842	5	95	7,7
3.8	421	10	561	11	790	11	847	6	100	10,7
18.8	445	10	572	11	704	10	831	6	98	10,3
4.9	398	9	551	10	618	9	—	—	80	9,3
18.9	335	9	538	9	484	8	—	—	69	8,7
Генеративные побеги										
16.6	48	5	2	2	8	4	16	2	43	3
3.7	53	11	26	7	31	13	55	13	93	11
17.7	52	11	41	14	31	14	51	14	100	13
3.8	52	13	41	19	31	14	51	14	100	15
18.8	52	13	41	20	31	14	51	14	100	15
4.9	52	13	41	20	31	13	—	—	100	15
18.9	52	13	41	20	31	13	—	—	100	15

Таблица 24

Масса 1 см длины листьев (1) и генеративных побегов (2) осоки блестящей в урочище "Роговатка", мг

Дата	1972		1973		1974		1975		Среднее	
	1	2	1	2	1	2	1	2	%.	2	%
16.6	0,42	1,60	0,24	2,38	0,60	3,11	0,94	2,15	60	2,31	91
3.7	0,55	1,51	0,73	1,98	0,84	3,19	0,89	1,41	86	2,02	79
17.7	0,56	1,71	0,88	2,84	0,98	2,89	1,22	2,74	99	2,55	100
3.8	0,63	1,79	0,95	2,90	1,12	2,92	0,99	1,31	100	2,23	88
18.8	0,62	1,66	0,83	2,17	0,93	2,54	0,90	1,22	89	1,90	75
4.9	0,55	1,60	0,76	2,10	0,86	2,51	—	—	78	2,07	81
18.9	0,53	1,56	—	—	0,79	2,13	—	—	72	1,85	73

генеративных побегов (начало августа). Максимум длины органов и их массы наступает в конце июня — середине июля.

Максимальный запас надземной фитомассы осока блестящая накапливает к началу августа, и только в 1974 г. он был собран к середине июля. По-видимому, быстрому приросту массы в этом году способствовали высокие июньские температуры воздуха. При анализе хода накопления величины надземной фитомассы у осоки блестящей за четыре года наблюдений видны общие закономерности ее прироста (табл. 25). В начале июня для осоки характерен небольшой прирост массы. В среднем он составляет 0,35 г/м^2 или 5% от максимального урожая. К концу июня-началу июля прирост массы возрастает и составляет 3,11 г/м^2 (43%). В это время количество листьев возрастает в 2—2,5 раза. К концу июля прирост массы небольшой (2,3 г/м^2). Величина запаса фитомассы составляет 75% от максимальной. Со второй декады августа запас надземной фитомассы уменьшается и прирост отсутствует. К концу вегетации запас составляет 45% от максимального. Уменьшение его к концу вегетации связано со снижением числа органов, их длины и массы.

Погодовые колебания запаса надземной фитомассы почти такие же, как и у осоки придатконосной (см. табл. 25), а сам запас изучен на кочках разных фаз развития (табл. 26).

За все годы наблюдений максимальный запас надземной фи-

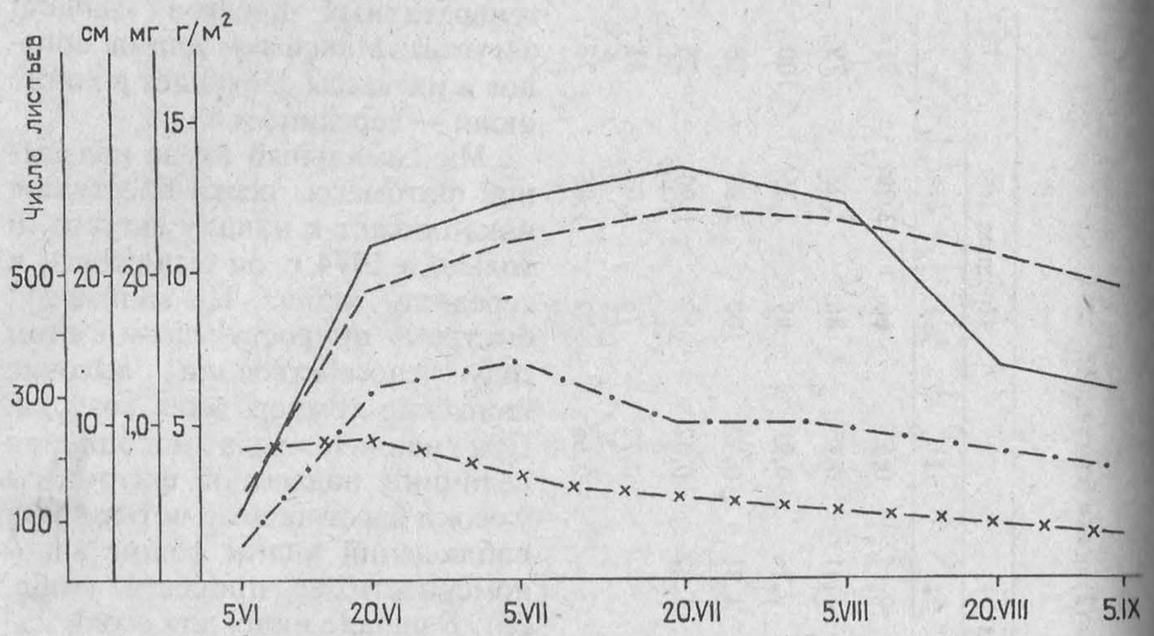

Рис. 14. Запас надземной фитомассы, количество, длина и масса 1 см длины листьев осоки блестящей (среднее за 1972—1974 гг.).

—— запас надземной фитомассы, г/м^2; — — — количество листьев; —•—•— длина листьев, см; —x—x— средняя масса 1 см листа, мг

Таблица 25

Запас надземной фитомассы осоки блестящей, г/м^2 абс.сух.массы

Дата	16.VI	3.VII	17.VII	3.VIII	18.VIII	4.IX	18.XI
1972	0,49	2,34	3,21	3,93	3,88	3,05	2,65
1973	0,08	1,76	5,45	8,12	7,00	5,91	—
1974	0,40	4,62	6,06	11,00	7,65	5,79	3,92
1975	0,43	3,75	7,09	5,98	5,36	—	—
Среднее	0,35	3,11	5,45	7,26	5,97	4,92	3,29
%	5	43	75	100	82	68	45
m	∓0,42	∓1,25	∓1,65	∓1,91	∓1,73	∓1,82	∓2,56
P	120	40,2	30,3	26,3	29,0	37,0	77,8

томассы у осоки блестящей собран в 1974 г. (11,00 г/м^2 или 152% от среднего), минимальный — в 1972 г. (54% от среднего). Прирост массы имеет прямую связь с температурным режимом (рис. 15). Максимальный прирост совпадает с максимумом температуры воздуха. Со сниже-

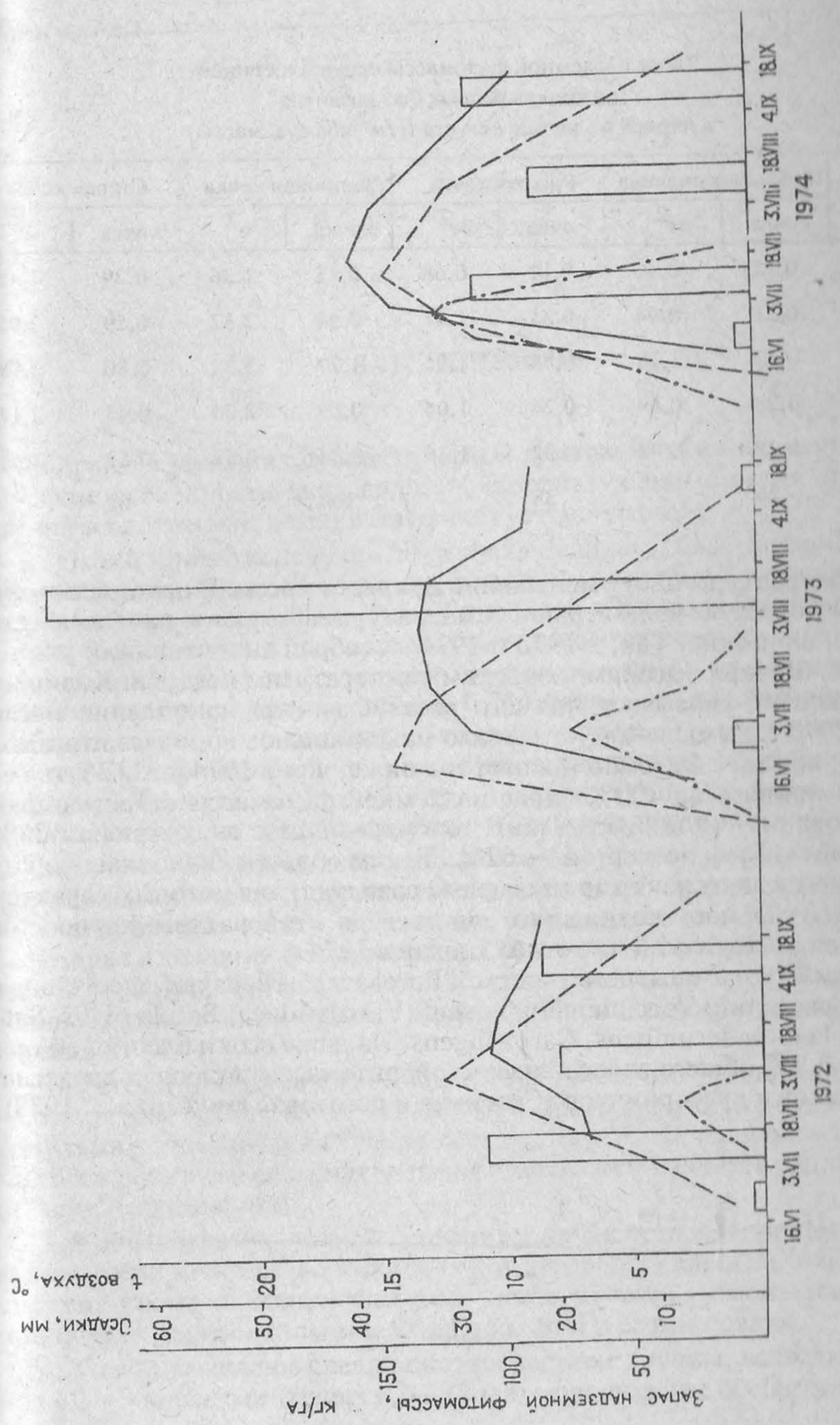

Рис. 15. Сезонная динамика запаса надземной фитомассы осоки блестящей в зависимости от метеоусловий.

—— запас фитомассы; —•—•— прирост массы; — — — t° воздуха; □ — количество осадков

Таблица 26

Запас надземной фитомассы осоки блестящей на кочках разных фаз развития в первой половине августа (г/м^2 абс.сух. массы)

Год	Плоская дерновина		Рыхлая кочка		Типичная кочка		Старая кочка	
	кочка	м^2	кочка	м^2	кочка	м^2	кочка	м^2
1972	0,15	0,46	0,17	0,68	0,45	1,36	0,29	1,43
1973	0,31	0,94	0,35	1,41	0,94	2,82	0,59	2,95
1974	0,43	1,28	0,48	1,91	1,27	3,82	0,80	3,99
1975	0,23	0,69	0,26	1,04	0,69	2,08	0,43	2,17
Среднее	0,22	0,84	0,32	1,26	0,84	2,52	0,52	2,64
в %	26		38		100		62	

нием температуры идет уменьшение прироста массы. В накоплении фитомассы большую роль играют температуры воздуха в начале вегетации, т.е. июньские. Так, в 1973 и 1974 гг. собран значительный урожай массы, благодаря высоким июньским температурам воздуха. Количество осадков не оказывает прямого воздействия на накопление массы. Так, в 1973 г. за июнь-август выпало максимальное количество осадков (73 мм), но запас фитомассы в этот год ниже, чем в 1974 г. (112%).

Если принять за 100% запас надземной фитомассы в третью фазу формирования (типичные кочки), то в первой фазе он составляет 26%, во второй — 38, в четвертой — 62%. Таким образом, наибольшую кормовую массу дают кочки третьей фазы развития, для которых характерно максимальное количество листьев и генеративных побегов. Максимальный урожай на кочках собран в 1974 г.

Фитомассу на опытном участке "Роговатка" образуют шесть видов высших растений: Vaccinium iliginosum, V. vitis-idaea, Betula exilis, Salix pulchra, Ledum decumbens, Carex lugens. На долю осоки блестящей приходится 0,7% общего запаса надземной фитомассы, включая древесину кустарников и кустарничков (Сезонная и погодовая динамика..., 1978).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в условиях субарктической тундры Якутии изучены биологические особенности двух видов кочкообразующих осок — придатконосной и блестящей, в результате чего установлено:

1. Осоки придатконосная Carex appendiculata и блестящая C. ludens являются одним из широко распространенных растений-кочкообразователей на северо-востоке Якутии. В низовьях р.Колымы осока придатконосная произрастает в долине на мохово-осоковых болотах, по заболоченным ивнякам, поемным хвощевым лугам и на осоково-пушицевых кочкарных тундрах, а осока блестящая — на внепойменных местообитаниях в разных типах тундр: мелкобугорковых осоково-кустарничковых и влагалищнопушицевых кустарничковых. Здесь, примерно по широте 69° с.ш., проходит южная граница распространения осоки блестящей и северная — осоки придатконосной.

2. Кочки осоки придатконосной полусферической формы или цилиндрические, крупные. В образовании дерновины большое значение имеют вертикальные побеги, вследствие чего кочки очень плотные. Осока блестящая в отличие от первого вида образует небольшие кочки, имеющие в 2—3 раза меньше листьев и генеративных побегов. Реже видны очень короткие (0,3—0,5 см, иногда до 1 см длиной) горизонтальные побеги.

Для осоки придатконосной характерно наличие филлоподии и реже — отсутствие жилок на мешочках. Эти признаки указывают на то, что популяции этого вида на северо-востоке Якутии не являются типичными. Выяснение его систематического положения является задачей дальнейших исследований.

3. В образовании плотной дерновины кочек осок в основном участвуют два типа побегов: вертикальные и косовертикальные. У осоки блестящей, кроме вышеприведенных типов побегов, небольшое участие принимают горизонтальные, из-за чего кочки ее рыхловаты.

4. У осок выделены следующие возрастные группы: всходы — растения с 2—3 листьями (возраст 2—3 года); ювенильные особи (возраст 4—

10 лет); молодые вегетативные и молодые генеративные (вероятный возраст 25—45 лет); средневозрастные вегетативные и генеративные (с относительным возрастом 50—80 лет); старые (сенильные) особи — 100 и более лет. До 10 лет осоки пребывают в юношеском состоянии. Затем начинается кущение осок и они вступают в первый этап формирования кочки.

5. Весь процесс формирования кочек у обоих видов осок имеет общие закономерности. Период жизни кочек осок условно можно разделить на четыре фазы: плоская дерновина, рыхлая, типичная и старая кочки. Каждая фаза формирования кочек отличается количеством листьев и генеративных побегов, наличием определенных типов побегов. Первые фазы развития кочек характеризуются активным процессом новообразования. Начиная с третьей фазы усиливается процесс отмирания и возрастает мощность слоя органических остатков.

6. Осока придатконосная — бореальный вид, но несмотря на это в южной подзоне субарктической тундры обладает высокой жизненностью. Ее популяции относятся к типу полночленных прогрессирующих. На первой и изредка второй надпойменных террасах р.Колымы обнаружены всходы, ювенильные и молодые вегетативные особи. На второй надпойменной террасе преобладают средневозрастные (57%) и старые (31%) особи. Дальше к северу в популяциях осоки придатконосной господствуют молодые вегетативные и генеративные особи. Эти данные указывают на высокую жизненность осоки придатконосной и тенденцию к дальнейшему расселению на север, что подтверждает теорию о бореализации тундры.

7. Осока блестящая в южной границе своего ареала, в отличие от осоки придатконосной, обладает более низкой жизнеспособностью. В ее популяциях доминируют старые особи при отсутствии всходов и ювенильных особей, что указывает на низкую семенную возобновляемость вида. В условиях южной подзоны субарктической тундры осока блестящая имеет тенденцию к отмиранию, несмотря на ее широкое распространение. Наиболее оптимальные условия для своего развития, как типичное тундровое растение, она находит в северной подзоне субарктической тундры. Здесь в ее популяциях господствуют молодые генеративные и средневозрастные особи, а также обнаружены и ювенильные растения.

8. Сезонный ход накопления фитомассы осок характеризуется интенсивным началом и постепенным спадом. В первой декаде июня появляется около 5% фитомассы от максимальной, к середине июля формируется ее основной запас (75—80%) и к концу июля — началу августа она достигает максимума. Со второй половины августа преобладают процессы увядания и фитомасса сокращается до 82—85% в первой половине августа и до 45—75% — в первой половине сентября.

9. Сезонные колебания запаса надземной фитомассы осок обусловлены температурным режимом воздуха. Максимальной величины фитомасса достигает после температурного максимума — в среднем у осоки

блестящей через 5—10 (тундровый вид), а у осоки придатконосной через 10—20 дней.

10. Оба вида осок максимального запаса надземной фитомассы достигают в августе в фазу плодоношения. Наивысший запас фитомассы совпадает с наиболее теплыми годами.

11. Запас надземной фитомассы осок представлен в основном листьями. Доля генеративных побегов в общем запасе надземной фитомассы очень невелика (около 1—5% от общего запаса). Прирост биомассы имеет прямую связь с количеством листьев и генеративных побегов. Их длина и масса увеличиваются до середины — конца июля, в связи с чем максимальной величины фитомасса достигает в первой половине августа.

12. Наибольший запас надземной фитомассы оба вида осок накапливают в фазу типичной кочки. В первых двух фазах развития (плоская дерновина, рыхлая кочка) осоки придатконосная и блестящая накапливают незначительный запас надземной фитомассы (0,55 и 0,54 ц/га у первого вида, 0,84 и 1,26 г/м^2 у второго). В фазу типичной кочки у осок появляются наибольшее количество листьев и генеративных побегов и соответственно максимальный запас надземной фитомассы.

13. Осока придатконосная как бореальный вид на северном пределе своего ареала еще не в полной мере адаптирована к условиям существования. Например, ее ассимилирующий аппарат достаточно устойчив во все годы наблюдений (амплитуда колебаний их количества — 5—15%), а генеративные органы в неблагоприятные годы сильно подавлены (амплитуда колебаний очень высока, до 90%).

14. Осока блестящая наиболее приспособлена к условиям существования в тундровой зоне. Во все годы наблюдений ее ассимилирующий аппарат, органы вегетативного и генеративного размножения достаточно устойчивы (амплитуда колебаний не превышает 30%). Оптимальные условия для своего развития она находит в северной подзоне субарктической тундры, где она в 3—4 раза больше накапливает запас надземной фитомассы.

15. В районе исследований осоки являются одним из главных источников зеленого и ветошного корма для северного оленя. У обоих видов на корню под снегом сохраняется более половины летнего запаса надземной фитомассы в виде ветоши и старики. На долю осок придатконосной и блестящей приходится около 0,2—0,7% от общего запаса надземной фитомассы, включая древесину кустарников и кустарничков. Поэтому эти популяции в тундровой зоне требуют должной охраны как основные источники запаса кормовой массы для диких и домашних северных оленей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В.Д. Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике //Проблемы Севера. — М., 1961. Вып. 4. — С. 59—74.

Алексеев Ю.Е., Новиков В.С. Определитель осок средней полосы европейской части СССР по вегетативным органам. — М.: Наука, 1971. — 80 с.

Андреев В.Н. Современная динамика тундровых экосистем //Тез. докл. XII Междунар. ботанич. конгресса, 3—11 июня 1975. — Л., 1975. — С. 176.

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф. Подснежная фитомасса пушицы влагалищной в субарктической тундре //Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. IX симпозиума. — Сыктывкар, 1981. — Ч. 1. — С. 12.

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф. Продуктивность кормовых растений якутской тундры. — Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1993. — 120 с.

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Захарова В.И., Неустроева А.И. Методика определения изменений запаса надземной фитомассы у травянистых растений //Ботан. журн. — 1972. — 57, 10 — С. 1265—1270.

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Неустроева А.И. Сезонное развитие пушицы влагалищной в субарктической тундре //Ботаника и растительные ресурсы. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974. — С. 113—118 (Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. VI симп. Вып. 3).

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Неустроева А.И. Сезонная динамика надземной фитомассы некоторых растений субарктической тундры //Ботанические исследования в Якутии. — Якутск, 1975. — С. 72—78.

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Неустроева А.И. Сезонная и погодовая динамика запаса фитомассы в субарктической тундре //Ботаника. — Петрозаводск, 1976. — С. 11—14 /Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. VII симп.

Андреев В.Н., Нахабцева С.Ф. Подзоны якутской тундры //Ботаника и растительные ресурсы. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974. — С. 40—45 (Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. VI симп. Вып. 3).

Андреев В.Н., Перфильева В.И. Фрагменты степной растительности на северо-востоке Якутии //Бюл. НТИ. — Якутск: Изд. ЯФ СО АН СССР, 1975. — С. 14—15.

Андреев В.Н., Перфильева В.И. Растительность Нижнеколымской тундры //Растительность и почвы субарктической тундры. — Новосибирск: Наука, 1980. — С. 5—43.

Арктическая флора СССР. Cyperaceae. — М. — Л.: Наука, 1966. — Вып. 3. — 174 с.

Баранова Ю.П. Геоморфологический очерк восточной части Колымской низменности //Мат-лы по геол. и полезн.иск. Северо-Востока СССР. — Магадан, 1957. — Вып. 11. — С. 202—222.

Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — М. — Л., 1954. — 131 с.

Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. — Новосибирск: Наука, 1974. — 155 с.

Боч М.С., Царева В.Т. К флоре низовьев р.Индигирки (в пределах тундровой) //Ботан. журн. — 1974. — 59, 6. — С. 839—849.

Вильямс В.Р. Луговодство //Собр. соч. — М., 1949. — Т. 4. — 502 с.

Воронцова Л.И. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий //Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — М., 1967. — С. 132—154.

Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. — Якутск, 1973. — 118 с.

Галактионова Т.Ф. Продуктивность пушицы влагалищной (Eriophorum vaginatum L.) и пути ее повышения //Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1986. — С. 6—8. (Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. XI симп. Вып. 2).

Галактионова Т.Ф., Егорова А.А. и др. Биологические особенности кормовых ценообразователей в нижнем течении р.Колымы //Биология кормовых растений в зоне вечной мерзлоты. — Новосибирск: Наука, 1976. — С. 133—155.

Галактионова Т.Ф., Матвеева И.П., Неустроева А.И. Сроки зацветания растений в низовьях реки Колымы //Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1986. — С. 8—10. (Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. XI симп. Вып. 2).

Галактионова Т.Ф., Неустроева А.И. Влияние сроков отчуждения надземной фитомассы на урожайность пушицы влагалищной в субарктической тундре //Сельское хоз-во Крайнего Севера. Биологические ресурсы и охрана природы (IV Всесоюзн. совещ. "Пути интенсификации с.х-ва Кр. Севера". Тез. докл. Ч. 7). — Магадан, 1980. — С. 86—87.

Городков Б.Н. Обзор русских осок //Тр. Ботан. музея АН СССР. — 1927 а. — Т. 20. — С. 197—219.

Городков Б.Н. Заметки об осоках Союза ССР //Журн. Русск. Ботан. общ. — 1927 б. — 15, 1—2. — С. 179—186.

Городков Б.Н. Растительность тундровой зоны СССР. — М. — Л., 1935. — 142 с.

Дадыкин В.П. Особенности поведения растений на холодных почвах. — М., 1952. — 279 с.

Дадыкин В.П. О жизни растений в условиях Севера. — М., 1954.

Дервиз-Соколова Т.Г. Осоки северо-востока Чукотки, собранные в 1958—1959 гг. //Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та им.В.Л. Комарова АН СССР. — Л., 1961. — Т. 21. — С. 67—79.

Добрецова Л.А. Растительность Жиганского района //Научн. сообщ. Якутского филиала СО АН СССР. — Якутск, 1962. — С. 3—25.

Душечкин В.И. Оленьи пастбища в Хараулахских горах //Тр.Аркт. ин-та. Сер. геоботан. — 1937. — 63. — С. 209—243.

Дымина Г.Д. Строение и признаки отличия вегетативных органов у дерновинно- и кочкообразующих осок //Научн. докл. высш. шк. Биолог. науки. — 1979. — 10. — С. 61—69.

Дымина Г.Д. Основные кочкообразующие виды рода Carex (Cyperaceae) Приамурья и их различие по репродуктивным органам //Ботан. журн. — 1982. — 67, 2. — С. 195—201.

Дымина Г.Д. Луга юга Дальнего Востока (Зейско-Буреинского Приамурья). — Новосибирск: Наука, 1985. — 192 с.

Егорова А.А. Биологические особенности основных кочкообразующих осок субарктической тундры //Ботаника и растительные ресурсы. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974 а. — С. 162—166. (Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. VI симп. Вып. 3).

Егорова А.А. Фазы формирования кочек у осоки вилюйской на северо-востоке Якутии //Бюл. НТИ. Биолог. проблемы Севера. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974 б. — С. 30—32.

Егорова А.А. Биологические особенности осоки блестящей на северо-востоке Якутии //Экологические исследования организмов высоких широт. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1976. — С. 118—122.

Егорова А.А. Биологические особенности кочкообразующих осок в низовьях Колымы //Растительность и почвы субарктической тундры. — Новосибирск: Наука, 1980. — С. 44—65.

Егорова А.А. Биологические особенности кочкообразующих осок в низовьях реки Колымы: Автореф. канд. дис. — Свердловск, 1989. — 16 с.

Егорова Т.В. Осоки СССР. Подрод Vignea. — М. — Л.: Наука, 1966. — 266 с.

Егорова Т.В. Система и конспект осок подрода Carex европейской части СССР //Новости сист. высш. растений. — 1972. — Т. 9. — С. 64—95.

Егорова Т.В. Заметки о видах рода Carex флоры СССР //Там же. — 1973. — Т. 10. — С. 98—104.

Еловская Л.Г., Коноровский А.К. и др. Систематический список почв

таежной зоны Якутии и их диагностические признаки //Почвы долины рек Лены и Алдана. — Якутск, 1965. — С. 54—64.

Захарова В.И. Динамика надземной фитомассы осоки прямостоящей в субарктической тундре //Бюл. НТИ. Биолог. проблемы Севера. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1975. — С. 19—20.

Захарова В.И. Фенологические наблюдения за осокой струнокоренной //Там же. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1977. — С. 31—33.

Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций дернистого луговика (Deschampsia caespitosa P.B.) под влиянием выпаса //Научн. докл. высш. шк. Биолог. науки. — 1967 а. — 8. — С. 66—72.

Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах: Автореф. канд. дис. — М., 1967 б. — 18 с.

Жукова Л.А. Возрастной состав популяций луговика дернистого (Deschampsia caespitosa (L.) P.B.) на северотаежных лугах //Научн. докл. высш. шк. Биолог. науки. — 1972. — 10. — С. 59—65.

Жукова Л.А. Возрастной состав популяций луговика дернистого (Deschampsia caespitosa (L.) P.B.) на пойменных пастбищах Северной Двины и Оки //Там же, 1973. — 7. — С. 67—72.

Иванова В.И. Краткий очерк растительности реки Оленек //Материалы по растительности Якутии. — Л., 1961. — С. 69—93.

Иванова В.П. Урожайность сенокосов и пастбищ в долине средней Лены и пути ее улучшения //Проблемы развития производительных сил Якутской АССР. — Якутск, 1970. — С. 175—181.

Караваев М.Н. Конспект флоры Якутии. — М. — Л., 1958. — 190 с.

Климат СССР. Вып. 5. — М., 1961.

Кононов К.Е. Пойменные луга средней Лены. — Якутск, 1971. — 125 с.

Кононова М.Ю. Вертикальная и горизонтальная структура пушицевых кочкарников нижнего течения р.Нэттэвээм (Чукотский полуостров) //Вестн. ЛГУ. Сер. геолог., геогр. — 1978. — Вып. 4. — С. 125—131.

Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 1. — М., 1950. — 688 с.

Крючков В.В. Кочкарные тундры //Ботан. журн. — 1968. — 53, 12. — С. 1716—1730.

Куваев В.В. Растительность Восточного Верхоянья //Растительность Крайнего Севера и ее освоение. — М. — Л., 1956. — Вып. 2. — С. 133—186.

Куваев В.В., Самарин В.П. Кормовые растения северного оленя в Томпонском районе Якутской АССР (Верхоянский хребет) //Мат-лы по растительности Якутии. — Л., 1961. — С. 106—189.

Куркин К.А. Некоторые био-экологические особенности осоки дернистой (Carex caespitosa L.) //Вестн. МГУ. — 1954. — 12. — С. 83—93.

Луга Якутии. — М.: Наука, 1975. — 176 с.

Лукичева А.Н. Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением. — М., 1963 а. — 168 с.

Лукичева А.Н. Растительность верховьев реки Муны (Северо-Западная Якутия) и влияние на нее новейшей тектоники //Ботан. журн. — 1963 б. —48, 3. — С. 328—340.

Матвеева И.П. Влияние сроков отчуждения надземной фитомассы у пушиц узколистной и арктофилы на их продуктивность в низовьях р.Колымы //Ботаника и растительные ресурсы. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974. — С. 94—97 (Биолог. проблемы Севера. Тез. докл. IV симп. Вып. 3).

Носова Л.И. Очерк тундровой и лесотундровой растительности междуречья рек Яны и Омолоя (Северная Якутия) //Ботан. журн. — 1964. — 49, 5. — С. 667—668.

Определитель высших растений Якутии. — Новосибирск: Наука, 1974. — 543 с.

Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987. — 156 с.

Пармузин Ю.П. Северо-Восток и Камчатка. — Минск, 1967.

Пермякова А.А. Растительность аласов Сунтарского района Якутской АССР //Мат-лы по растительности Якутии. — Л., 1961. — С. 21—57.

Пермякова А.А. Луга долины реки Борулах //Научн. сообщ. Якут. фил. СО АН СССР. — Якутск, 1962. — С. 43—49.

Пермякова А.А. Луговая растительность в бассейне реки Алазеи //Почвенные и ботанические исследования в Якутии. — Якутск, 1972. — С. 101—109.

Перфильева В.И., Тетерина Л.В., Карпов Н.С. Растительный покров тундровой зоны Якутии. — Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1991. — 192 с.

Пестряков Б.Н. Эколого-фитоценотическая характеристика растительности долины реки Яны (Северо-Восток Якутии) и процессы ее синантропизации: Автореф. канд. дис. — Днепропетровск, 1992. — 17 с.

Петровский В.В., Королева Т.М. К флоре дельты реки Колымы //Ботан. журн. — 1979. — 64, 1. — С. 19—31.

Плохинский И.А. Биометрия. — М., 1970. — 362 с.

Полозова Т.Г. Биологические особенности Eriophorum vaginatum L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра) //Ботан. журн. — 1970. — 55, 3. — С. 431—442.

Попов М.Г. Осоки Сахалина и Курильских островов. — М.: Наука, 1970. — 138 с.

Почвы Северной Якутии. — Новосибирск: Наука, 1979. — 304 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах //Тр. БИН АН СССР, сер. Ш (геоботаника). — 1950 а. — Вып. 6. — С. 7—204.

Работнов Т.А. Новые данные о длительности жизни и о возрастном

составе популяций кустарников и многолетних трав //Усп. совр. биол. — 1950 б. — Т. 29. — С. 158—160.

Сезонная и погодовая динамика фитомассы в субарктической тундре. — Новосибирск: Наука, 1978. — 191 с.

Сподобцева Н.И. Сезонная динамика запаса надземной фитомассы пушицы влагалищной (Eriophorum vaginatum L.) на Таймыре //Растительность и почвы субарктической тундры. — Новосибирск: Наука, 1980. — С. 73—84.

Сподобцева Н.И. Сезонный ритм развития и динамика запаса надземной фитомассы основных кормовых растений на оленьих пастбищах лесотундры Таймыра: Автореф. канд. дисс. — Свердловск, 1983. — 20 с.

Сочава В.Б. Естественные кормовые угодья тундровой зоны Якутии //Сов. оленеводство. — 1933 а. — 2. — С. 47—118.

Сочава В.Б. Тундры бассейна реки Анабар //Изв. Гос. Геогр. общ. — 1933 б. — Т. 15, вып. 4. — С. 340—364.

Сочава В.Б. Растительные ассоциации Анабарской тундры //Ботан. журн. — 1934. — 19. — С. 264—304.

Тебеневочные пастбища северо-востока Якутии. — Якутск, 1974. — 248 с.

Тетерина Л.В., Саввинов Д.Д., Романов В.И. Мерзлотные тундровые глеевые почвы стационара "Походск", их химические свойства и агрофизическая характеристика //Почвоведение и земельные ресурсы. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974. — С. 46—49 (Биологические проблемы Севера. Тез. докл. VI симп. Вып. 6).

Тихомиров Б.А. Хозяйственная характеристика растительных ресурсов Пенжинского района ДВК //Мат-лы к познанию растительности и почвен. покрова ДВК. — Владивосток, 1935. — С. 51—84.

Труфанова Е.Р., Галактионова Т.Ф. Растительность водоемов в низовьях Колымы //Бюл. НТИ. Биологические проблемы Севера. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1975. — С. 16—17.

Трулевич Н.В. Соотношения вегетативных и генеративных взрослых особей популяций Artemisia tianschanica Krasch. //Мат-лы по биогеографии Иссык-Кульской котловины. — Фрунзе, 1960. — С. 133—142.

Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций //Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — М., 1967. — С.

Флора СССР. — М., 1935. — Т. 3. — 631 с.

Флора европейской части СССР. — Л.: Наука, 1976 а. — Т. 2. — 236 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. — Л.: Наука, 19 б. — Т. 2. — 316 с.

Флора Сибири. Cyperaceae. — Новосибирск: Наука, 1990. — 280 с.

Флора тундровой зоны Якутии /Егорова А.А., Васильева И.И., Сапанова Н.А., Фесько Н.Н. — Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1991. — 18

Хусаинов А.Ф., Пестряков Б.Н. К вопросу о высших единицах растительности субарктической тундры Сибири //VII Всесоюзн. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. — Минск, 1989. — С. 12 126.

Хусаинов А.Ф. Пестряков Б.Н. О некоторых особенностях растительности тундровой зоны //Ботанические исследования на Урале (инф. матер.): Тез. докл. — Свердловск, 1990. — С. 22.

Чекань В.С. Материалы по экологии, морфологии и биологи и осоки Шмидта (Carex schmidtii Meinsch.) //Вопросы биологии. — Хабаровск, 1974. — С. 39—43.

Чекань В.С. Осоки Нижнего Приамурья //Ботан. журн. — 1975 а. — 60, 2. — С. 247—253.

Чекань В.С. Всхожесть семян у некоторых осок Нижнего Приамурья //Растительный и животный мир Дальнего Востока. Т. 3. — Хабаровск, 1975 б. — С. 71—78.

Чистяков Г.Е. Водные ресурсы рек Якутии. — М., 1964. — 255 с.

Шелудякова В.А. Растительность бассейна р.Индигирки //Сов. ботаника. — 1938. — 4—5. — С. 43—79.

Шорина Н.И. Жизненный цикл безвременника великолепного (Colchicium speciosum Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья //Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — М.: Наука, 1967.

Шенников А.П. Фенологические спектры растительных сообществ //Тр. Вологодской обл. опыт. станции. — Вологда, 1928. — Вып. 2. — 18 с.

Щелкунова Р.П. Растительность тундровой зоны Якутской АССР: Автореф. канд. дис. — Иркутск, 1970. — 23 с.

Щербакова Е.Я. Восточная Сибирь //Климат СССР. — Л., 1961. — Вып. 5.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. — Л., 1968. — 235 с.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Л.: Наука, 1974. — 159 с.

Costello D.E. Tussock meadows in South-Eastern Wisconsin //Botanical Gasette, 97, 3, 1936.

Dawkins C.J. Tussock formation by Schoenus nigricans: the action of fire and water erosion //Journal of Ecology, 27, 1, 1939. P. 77—88 (Реферат Т.А. Работнова //Сов. ботаника, 5, 1939).

Hulten E. Flora of Alaska and Neighboring territories //A manual of the vascular plants. Stanford, California, Stanford Univ. press., 1968. — 1608 p.

Polunin N. Oircumpolar flora of Arctica. — Oxford, 1959. — 514 p.

Porsild A.E. Jllustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. — Ottawo, 1957. — 209 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3
1. Физико-географический очерк 5
1.1. Рельеф и гидрография 5
1.2. Климат 6
1.3. Почвы 10
2. Методика исследований и характеристика опытных участков 12
3. Флора и растительность 18
4. Биология кочкообразующих осок 36
4.1. Осока придатконосная 36
4.1.1. Систематическое положение и морфология 36
4.1.2. Местообитание и экология 41
4.1.3. Сезонное развитие 45
4.1.4. Возрастной состав популяций 50
4.1.5. Запас надземной фитомассы и его погодовые колебания 56
4.2. Осока блестящая 64
4.2.1. Систематическое положение и морфология 64
4.2.2. Местообитание и экология 69
4.2.3. Сезонное развитие 71
4.2.4. Возрастной состав популяций 75
4.2.5. Запас надземной фитомассы и его погодовые колебания 79
Заключение 85
Список литературы 88

Св. план 1994, поз. 19

Ангелина Алексеевна Егорова

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОЧКООБРАЗУЮЩИХ ОСОК В СУБАРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЕ ЯКУТИИ

Утверждено к печати ученым советом
Якутского института биологии СО РАН

Редактор *И.И. Чувашова*
Техн. редактор *В.К. Куличкина*
Компьютерный набор и верстка *В.Н. Косенко*

Формат 60x84 1/16. Бумага тип. № 3.
Печать офсетная. Усл.-п.л. 5,58. Уч.-изд.л. 6,06.
Тираж 250 экз. Заказ 10.

Якутский научный центр СО РАН
МГП "Полиграфист"
677891, г.Якутск, ул.Петровского, 2