

На правах рукописи



Тимошок Евгений Николаевич

СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА МОРЕНАХ
ЛЕДНИКОВ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА:
ПРОЦЕССЫ И МОДЕЛИ

03.02.08 – Экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск - 2013

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук в лаборатории динамики и устойчивости экосистем и в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» на кафедре ботаники и в лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды.

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент.
Кирпотин Сергей Николаевич,

Официальные оппоненты:

Лашинский Николай Николаевич, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, лаборатория геосистемных исследований, главный научный сотрудник.

Агафонов Леонид Иванович, доктор биологических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии животных и растений УрО РАН, лаборатория дендрохронологии, ведущий научный сотрудник.

Ведущая организация: федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово.

Защита состоится 25 декабря 2013 г. в ___ часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.10, созданного на базе федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (корпус НИИ биологии и биофизики).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета.

Автореферат разослан 25 ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Просекина Елена Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Исследования сукцессий растительности на освободившихся ото льда территориях являются одним из важнейших аспектов фундаментальной экологии, так как позволяют получить более глубокое представление о функционировании и развитии экосистем. Это направление экологических исследований является сравнительно молодым – его история насчитывает около 100 лет. Изучение сукцессий на освободившихся ото льда территориях к настоящему времени охватывает разные районы Земли: Северную Америку (Cooper, 1923, 1939; Lawrence 1958; Connel, Slatyer, 1977; Spence, 1985; Matthews, 1992), Западную и Северную Европу (Ludi, 1945; Stork, 1963; Richard, 1968, 1973; Whittaker, 1975 и др.), Африку (Spence, 1989; Myzuno, 2005), Новую Зеландию (Wardle, 1980; Sommerville и др., 1982; Archer, 1983) и острова Субантарктики (Scott, 1990). До настоящего времени исследования в Глейшэ Бэй на Аляске, где они были начаты W. Cooper (1923, 1931, 1939), продолжены R. Crocker, J. Major (1955), D. Lawrence (1958), B. Decker (1966), W. Reiners, I. Worley, D. Lawrence (1971), T. Chapin (1994) представляют один из лучших примеров изучения растительной сукцессии методом хронопоследовательностей. Среди работ европейских ученых на моренах ледников Альп по детальности исследований заселения и формирования растительности особенно выделяются исследования W. Ludi (1945, 1955) на молодых боковых моренах Большого Алечского ледника (Швейцарские Альпы), продолженные J. Richard (1968, 1973), а также – B. Zollisch (1969) на молодых моренах ледника Пастерче (Австрийские Альпы).

Число подобных исследований на территории России невелико. Немногочисленные работы выполнены на Кавказе (Гулисашвили, 1969; Володина, 1979; Турманина, Володина, 1979), Тянь-Шане (Соломина, 1989), Камчатке (Вяткина и др., 2007), при этом степень исследованности сукцессий в отечественных работах существенно уступает мировому уровню.

Исследования сукцессий на моренах ледников Центрального Алтая (Тимошок Е.Е., Нарожный, 2002; Тимошок Е.Е. и др., 2003, 2008, 2010) до настоящего времени были направлены на охват по возможности большего числа горно-ледниковых бассейнов в разных ороклиматических условиях и получение максимального количества информации по ключевому району, в качестве которого выбран Северо-Чуйский хребет. В результате исследований для молодых морен этого хребта была получена единая схема развития первичной растительности:

пионерная стадия – разнотравно-кустарниковая стадия – формирующееся лесное сообщество.

Исследований процессов постгляциальной сукцессии, динамики важнейших количественных характеристик под воздействием возмущений и возможности формирования различных путей сукцессии не проводилось.

Актуальность работы подтверждена участием автора в качестве исполнителя в следующих проектах: базовые бюджетные проекты СО РАН VII.63.1.4; VIII.77.1.3; грант РФФИ №13-05-00762; Интеграционный проект СО РАН № 56; проект Президиума РАН № 4.2; грант по Постановлению Правительства Российской Федерации № 220 от 09 апреля 2010 г. № 14.B25.31.0001 (BIO-GEO-CLIM).

Цель и задачи исследования. Целью работы являлись выявление и анализ процессов первичной сукцессии с учетом альтернативных путей в пределах хронопоследовательности на примере модельных морен ледника Малый Актру (Северо-Чуйский хребет).

Перед автором стояли следующие задачи:

1. Выявить характер возмущений, которым подвержена формирующаяся растительность.

2. Изучить динамику количественных показателей первичной сукцессии, таких как: общее проективное покрытие, проективное покрытие ярусов, число видов сосудистых растений.

3. Изучить смену ведущих видов в ходе первичной сукцессии.

4. Изучить динамику важнейших абиотических факторов среды: активного богатства и увлажнения, в ходе первичной сукцессии.

5. Изучить динамику биотических экологических факторов.

6. Выявить стадии сукцессии на основе анализа основных процессов, ее составляющих, исследовать возможные пути сукцессии.

7. Разработать сценарии дальнейшего развития первичной сукцессии на основе использования представлений об основных процессах, составляющих первичную сукцессию, возмущениях и анализа вторичных сукцессий, наблюдаемых в лесах бассейна.

8. Обобщить полученные результаты на основе существующих концептуальных моделей первичной сукцессии.

9. Рассмотреть возможность математического моделирования количественных показателей, характеризующих первичную сукцессию.

Защищаемые положения:

1. Основными возмущениями, действующими на молодых моренах ледника Малый Актру, являются: непосредственное влияние ледника, ветры (преимущественно в зимний период) и склоновые процессы.

2. Уровень возмущений достаточен для формирования двух различных путей сукцессии, включающих различные стадии и имеющих разную динамику.

3. Первичная сукцессия на обследованных молодых моренах направлена на формирование стабильного кедрового леса, еще не завершена и может иметь различные пути завершения.

Научная новизна. Впервые проведено исследование первичной сукцессии на молодых моренах, для которых существует оценка времени дегляциации, данная с точностью до 5 лет. Впервые в России проведено углубленное исследование первичной сукцессии с использованием набора зарубежных и отечественных методик; влияния возмущений на ход первичной сукцессии; исследованы пути сукцессии, существующие в пределах одной хронопоследовательности. Впервые для исследования динамики абиотических факторов в ходе первичной сукцессии применен отечественный метод фитоиндикации. Предложен ряд новых подходов: использование функциональных групп для изучения динамики ярусов; критерий выделения ведущих видов в условиях нестабильных фитоценозов; использование фитоиндикации для оценки величины изменения экотопа фитоценозом и возможные подходы к математическому моделированию отдельных аспектов первичных сукцессий.

Теоретическая и практическая значимость. Расширение существующих знаний о первичных сукцессиях на примере слабоизученного в этом отношении района (Алтай). Востребованность результатов подобных исследований в условиях глобальных изменений для расширения существующих сетей мониторинга, нуждающихся в хорошо изученных модельных территориях для верификации гипотез изменений среды под их воздействием. Работа может быть использована для ретроспективной оценки и разработки сценариев формирования растительности на обширных пространствах после отступления ледников в голоцене и плейстоцене. Расширение представлений о первичных сукцессиях позволит увеличить точность прогноза дальнейшего влияния климатической составляющей глобальных изменений на экосистемную и другие составляющие этого глобального процесса, включая социальную. Результаты работы могут быть использованы при проведении полевых практик студентов и дальнейших научных исследований на

международном исследовательском полигоне Актру, при чтении курсов лекций по экологии растений и общей экологии.

Личный вклад автора: Постановка цели и задач, сбор и камеральная обработка полевого материала, анализ и интерпретация результатов, получение основных характеристик сукцессионного процесса, выявление стадий сукцессии, разработка сценария дальнейшего развития сукцессии, моделирование количественных показателей, формулировка выводов сделаны лично автором.

Апробация работы и публикации. Результаты исследований по теме диссертации докладывались на 5 конференциях международного и 6 конференциях российского уровня, включая: International conference of environmental observation, modeling and informational systems «ENVIROMIS-2006» (Tomsk, 2006); IV Международный симпозиум «Контроль и реабилитация окружающей среды» (Томск, 2008); Young Scientists School and International Conference on Computational Information Technologies for Environmental Sciences, «CITES-2009» (Krasnoyarsk, 2009); International Workshop on the Northern Eurasia High Mountain Ecosystems (Bishkek, 2009); Всероссийскую молодежную научную конференцию (Томск, 2010); Научно-практический семинар «Возможности адаптации к климатическим изменениям в Алтае-Саянском регионе» (Барнаул, 2011); Young Scientists School and International Conference on Computational Information Technologies for Environmental Sciences «CITES-2011» (Tomsk, 2011); IX Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу (Томск, 2011); международную научно-практическую конференцию «Климатология и гляциология Сибири» (Томск, 2012); VIII Всероссийский симпозиум «Контроль окружающей среды и климата» (Томск, 2012); IX Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу (Томск, 2013).

Основное содержание диссертации достаточно полно отражено в 15 публикациях, в том числе в 5 статьях, опубликованных в научных изданиях, которые включены в перечень российских рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций.

Объем диссертации: диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 128 страницах машинописного текста, содержит 18 рисунков и 2 таблицы. Список литературы включает 146 источников, из них 60 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, доктору биологических наук Сергею Николаевичу Кирпотину за ценные рекомендации и поддержку при написании работы, заведующей

лаборатории динамики и устойчивости экосистем ИМКЭС СО РАН доктору биологических наук Елене Евгеньевне Тимошок за всестороннюю поддержку и ценные консультации, Сергею Николаевичу Скороходову за ценное обсуждение и неизменную помощь во всем, что связано с ботаническими аспектами работы.

ГЛАВА 1. ИССЛЕДОВАННОСТЬ СУКЦЕССИЙ НА ОСВОБОДИВШИХСЯ ОТО ЛЬДА ТЕРРИТОРИЯХ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Современные зарубежные исследования сукцессий растительности на освободившихся ото льда территориях охватывают существенную часть Земного Шара. Достаточно хорошо и всесторонне исследованы морены ледников Северной Америки (Скалистые горы, включая горы Аляски) Европы (Альп и Скандинавии) (Matthews, 1992). Изучены морены ледников Исландии (Persson, 1964), Новой Зеландии (Wardle, 1980; Sommerville и др., 1982; Archer, 1983), Субантарктики (Scott, 1990) и др. Большая часть работ базируется на разделении первичной сукцессии на составляющие ее процессы по F. Clements (1928) и исследовании влияния на них возмущений (McMahon, 1980; Matthews, 1992; Pickett et al., 1987). Многие авторы обращаются к исследованию количественных показателей сукцессии, таких как проективное покрытие, динамика числа видов, динамика ярусов, состав ведущих видов, (Stork, 1963; Zollisch, 1969; Reiners et al., 1971; Birks, 1980). Исследуются также изменение экотопа биоценозом (Vjerek, 1966), биотические взаимодействия (Crocker, Major, 1955; Birks, 1980), множественные пути сукцессии (Faegri, 1933; Zollisch, 1969; Elven, 1978; Birks, 1980; Matthews, 1992).

В отличие от зарубежных стран, исследования первичных сукцессий на территории бывшего СССР практически не проводились. Существуют лишь единичные работы, в первую очередь по различным районам Кавказа (Гулисашвили, 1969; Турманина, Володина, 1979; Соломина, 1989; Вяткина и др., 2007) и Алтая (Тимошок, Нарожный, 2002; Тимошок и др., 2003, 2008, 2012). Следует отметить, что и в этих работах не отмечается и не исследуется ни роль возмущений, ни сама возможность существования множественных путей сукцессии, не учитываются существенные наработки в этой области, достигнутые зарубежными коллегами.

При рассмотрении подходов к моделированию первичных сукцессий было выяснено, что основным объектом математического моделирования на настоящее время является популяция. Ставшие классическими модели Бевертон-Холта и Вольтеры-Лотки описывают либо один из основных показателей популяции, таких

как ее численность, либо взаимодействие между двумя популяциями в системе “хищник-жертва”. Аналитическое моделирование на уровне сообщества связано в основном с моделированием потоков энергии, оцененных посредством энергии и биомассы (Одум Ю., 1975; Одум Г., Одум Э., 1978), с использованием метода балансов, например, почвенного азота (Аверкиева, Припутина, 2011), а также имитационных моделей, построенных на основе марковских цепей, и сходных с ними моделей типа «состояние-переход» (Bestlemeyer et al, 2011 и др.), позволяющих получить модели границы и пространственной структуры групп сообществ. На основании существующих имитационных и аналитических моделей в настоящее время создаются комплексы моделей, использование которых имеет большое значение в прикладной науке и при решении административных задач (управление территориями), пример подобного комплекса приводится у S.G. Fancy et al. (2009).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

На основе анализа литературных источников дана характеристика Алтая в целом, как горной страны, Северо-Чуйского хребта, включающего горно-ледниковый бассейн Актру, являющегося репрезентативным для Алтая по гляциологическим, гидрологическим, метеорологическим и иным показателям (Тронов, 1977). Описаны ледники, почвы, молодые морены и растительность бассейна.

Исследования проводились на молодых моренах ледника Малый Актру, гляциологического репера Алтая, наиболее обеспеченного гляциологическими данными. С середины XIX в. ледник отступил на 811 м (Narozhniy, Zemtsov, 2011). Положение ледника между 1911 г. и настоящим временем датировано с точностью до 5 лет, что позволяет дать очень точную оценку возраста каждого фрагмента морены. Морены ледника Малый Актру расположены на высотах 2200–2300 м над ур. м., в верхней части лесного пояса.

Исследования, направленные на разработку сценария дальнейшей сукцессии проводились в старовозрастных кедровых и послепожарных кедрово-лиственничных лесах на склонах долины р. Актру.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. ТЕРМИНОЛОГИЯ

В качестве основных методов исследования первичной сукцессии использовались общепринятый метод хронопоследовательностей, позволяющий осуществить подмену времени пространством (Matthews, 1992) и метод

стандартных геоботанических описаний (Корчагин, 1976). Методической основой работы послужило разделение первичной сукцессии (Clements, 1928) на такие процессы как *обнажение* (исходный процесс, уничтожающий предшествующее растительное сообщество и делающий возможным развитие первичной сукцессии), миграция (занос на зачатков новых видов), *эцезис* (захват мигрирующими видами местообитаний и способность поселившихся видов проходить полный жизненный цикл), *реакция* (изменение абиотической компоненты формирующейся экосистемы растениями), *содействие* (содействие поселившихся видов эцезису и/или выживаемости сукцессионно позднейших видов); *конкуренция* (негативное или ингибирующее воздействие уже поселившихся видов, возникающее из-за ограниченности ресурсов и приводящее к сокращению численности, в предельном случае полной элиминации поселившихся видов), *стабилизация* (развитие стабильной в видовом и функциональном плане структуры экосистемы) и общепринятая в мировой практике концепция возмущений (комплекса экологических факторов создающего на отдельных участках территории отклонения от средних для нее условий). Всего было выполнено 38 геоботанических описаний в 3 повторностях, около 100 описаний группировок первичной растительности и более 500 фотографий. В состав геоботанических описаний были включены характеристики мезо- и микрорельефа, список видов, общее проективное покрытие в процентах и по шкале Браун-Бланке, покрытие ярусов, описание типичных группировок, характер пространственного распределения первичной растительности. Для разработки сценариев дальнейшего хода сукцессии в лесах бассейна было выполнено 109 описаний. Описания были дополнены фотографиями живого напочвенного покрова, местообитаний и группировок растительности. Всего было сделано около 400 фотоснимков.

Для решения поставленных задач использовались такие методы как представление данных в табличной форме, построение графиков, фитоиндикационные методы (Цаценкин и др., 1978). Для обработки данных использована интегрированная ботаническая информационная система IBIS (Зверев, 2007). Для моделирования были использованы модель Костицына (Kostizin, 1938) и кусочно-заданные функции, включающие регрессии.

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ВАЖНЕЙШИХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СУКЦЕССИИ НА НЕВОЗМУЩАЕМЫХ И ВОЗМУЩАЕМЫХ УЧАСТКАХ МОЛОДЫХ МОРЕН ЛЕДНИКА МАЛЫЙ АКТРУ

Многие участки молодых морен ледника Малый Актру подвержены возмущениям, в число которых входит влияние собственно ледника (охлаждающее воздействие, ледниковые ветры, сток талых вод), воздействие ветров в зимний период и склоновые процессы.

Рост проективного покрытия на обследованных молодых моренах имеет типичный (Matthews, 1992) характер роста (S-образная кривая) (рис.1), при этом темпы роста

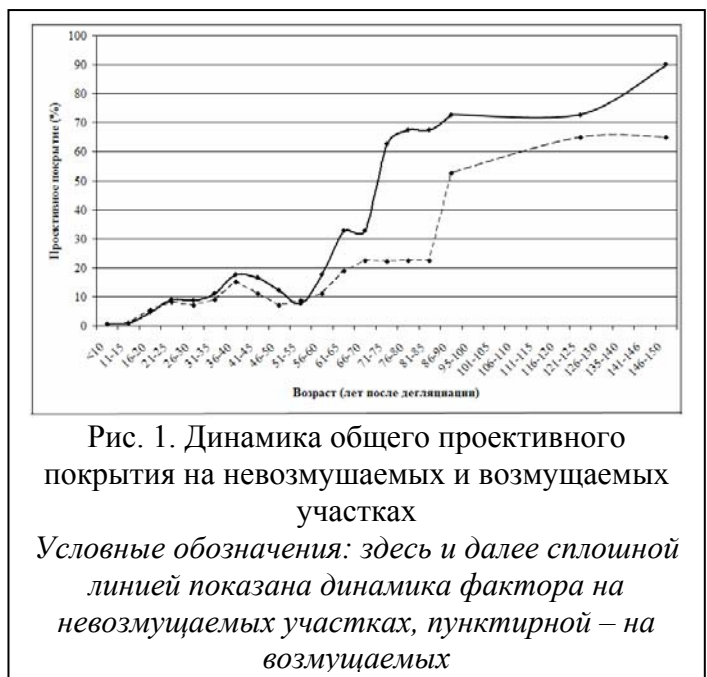


Рис. 1. Динамика общего проективного покрытия на невозмущаемых и возмущаемых участках
Условные обозначения: здесь и далее сплошной линией показана динамика фактора на невозмущаемых участках, пунктирной – на возмущаемых

проективного покрытия на возмущаемых участках замедлены относительно невозмущаемых. Отличия в скорости роста этого показателя приводит к значительным различиям в темпе роста проективного покрытия. На возмущаемых участках временной лаг достигает 15 лет. Так, скачкообразный переход общего проективного покрытия через границу 50 % происходит на невозмущаемых участках, имеющих возраст 66–70 лет после дегляциации, и возмущаемых, имеющих возраст 81–85 лет после дегляциации.

После начала схождения путей сукцессии, наблюдаемого на сложно датированных участках возрастом около 120 и более лет, разрыв начинает сокращаться.

Наиболее значимый вклад в рост общего проективного покрытия вносит кустарниковый ярус. Сокращение роли кустарников начинается только с увеличением проективного покрытия деревьев до 10 %, фактически – формирования редины, которая впоследствии может развиться в сомкнутый лес. На возмущаемых участках вклад кустарников в формирование проективного покрытия в первые 35 лет сопоставим с вкладом трав, затем становится более значительным. При этом наблюдается задержка развития яруса приблизительно на 15 лет. В этих условиях даже на самых старых из существующих на настоящий момент участках молодых морен не наблюдается формирования редины.

Динамика числа видов (рис. 2) на молодых моренах ледника Малый Актру характеризуется наличием пика на невозмущаемых участках возрастом 35–45 лет и на возмущаемых – возрастом 25–30 лет после дегляциации. После достижения пика число видов подвержено колебаниям, но в среднем постепенно снижается в результате конкуренции и ограничения эцезиса новых видов.

Основной чертой смены ведущих видов является смена экологических стратегий.

Пионерные виды являются

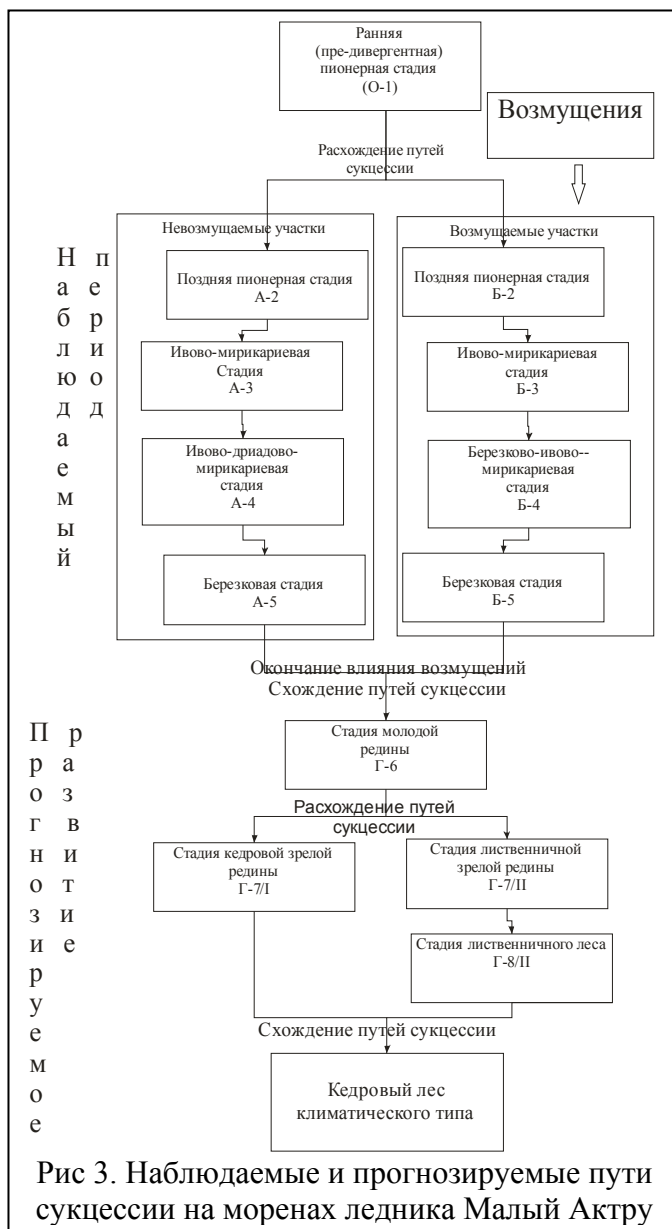
типичными пациентами, способными формировать фитоценозы в экстремальных местообитаниях, но не имеющими достаточных способностей к быстрому захвату территории, характерных для эксплерентов. Сменяющие их ивы, имеют смешанную эксплерентно-пациентную стратегию. Они достаточно быстро поселяются на морене (фрагменты от 20 до 45 лет после дегляциации) и, при содействии *Myricaria dahurica*, способствующей их поселению и эцезису, достигают значительного обилия. При этом каждый отдельный вид не создает значимого проективного покрытия и, следовательно, не может считаться эксплерентом. Первым настоящим эксплерентом, впервые создающим значительную фитомассу (о чем можно судить по обилию, составляющему в среднем 4 балла по шкале Браун-Бланке) и подавляющим ранее существовавшую пациентно-эксплерентную растительность, является *Betula rotundifolia*, становящаяся доминантом кустарникового яруса на участках возраста 96 и более лет после дегляциации. Однако она, как и все эксплеренты, обладает низкой ценотической мощностью и не способна конкурировать с виолентами, в частности – с кедром и лиственницей (*Pinus sibirica* и *Larix sibirica*).

Изменение абиотических факторов позволяет судить об изменении экотопа существующим в нем фитоценозом. Методом фитоидикации выявлено, что в ходе первичной сукцессии величина такого изменения (реакции в понимании F. Clements, 1928) составляет 6 ступеней по увлажнению (с 63 до 69 ступени) и 2 ступени (с 9 до 7) по активному богатству почв, при этом обусловленные возмущениями отличия являются незначимыми.



Рис 2. Динамика числа видов на 100 м² на невозмущаемых и возмущаемых участках молодых морен ледника Малый Актру. Условные обозначения см. рис. 1.

Значительную роль в развитии фитоценозов в условиях молодых морен ледника Малый Актру вносят межвидовые взаимоотношения, включающие конкуренцию и содействие поселению сукцессионно более поздних видов предшественниками. Косвенное содействие, связанное с участием пионерных растений в накоплении органического вещества в субстрате, начинает действовать задолго до начала влияния конкуренции. Позже значительную роль в колонизации ив и захвате ими территории играет содействие *Myricaria dahurica*, а также – позднее содействие *Dryas oxyodonta* колонизации кедра сибирского. Элемент конкуренции появляется, а позже и проявляется вначале внутри микрогруппировок: элиминация видов не способных к сживанию с *Miricaria dahurica*, а позже – на уровне сообщества в целом: подавление видов рода *Salix* кустарником *Betula rotundifolia* и подавление *Betula rotundifolia* деревьями *Pinus sibirica* и *Larix sibirica*.



ГЛАВА 5. АНАЛИЗ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ НА МОЛОДЫХ МОРЕНАХ ЛЕДНИКА МАЛЫЙ АКТРУ

Наблюдаемая первичная сукцессия на молодых моренах ледника Малый Актру включает два пути (рис. 3), которые имеют общее начало – раннюю пионерную стадию. Расхождение путей сукцессии начинается еще до конца стадии пионерной группировки по А.П. Шенникову (1964). Пути четко обособлены, несмотря на существенное сходство стадий. Сукцессия на невозмущаемых участках включает позднюю пионерную, ивово-мирикариевую, ивово-дриадово-мирикариевую и березковую стадии; на возмущаемых участках – позднюю

пионерную, ивово-мирикариевую, березково-ивово-мирикариевую и березковую стадии. При этом на последней – березковой стадии появляются признаки схождения путей сукцессии.

Согласно предложенному сценарию, при дальнейшем развитии сукцессии произойдет схождение путей сукцессии и формирование стадии молодой редины, после чего начнется второе расхождение путей сукцессии. При этом сукцессия на невозмущаемых участках будет являться прямым развитием редины с формированием кедрового леса. По предложенному сценарию формирование кедрового леса на возмущаемых участках произойдет через стадии зрелой лиственничной редины и лиственничного леса. Вторым и последним схождением путей сукцессии будет формирование кедрового леса.

В рамках классической концептуальной модели F. Clements (1928) сукцессия на моренах ледника Малый Актру является типичной первичной сукцессией, результатом которой является формирование климаксового (по F. Clements) сообщества, при этом вероятно, что дальнейшее развитие пойдет через субклимакс. В рамках набора концептуальных моделей, предложенных J. Connell и R. Slatyer (1927) первичная сукцессия на молодых моренах ледника Малый Актру идет по модели содействия, с возможностью перехода на модель ингибирования на возмущаемых участках. Общий ход сукцессионного процесса хорошо укладывается в широкие отечественные концептуальные модели В.Н. Сукачева (1937) и А.П. Шенникова (1964).

ГЛАВА 7. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ПЕРВИЧНОЙ СУКЦЕССИИ

Первой предложенной моделью является модель динамики проективного покрытия в ходе первичной сукцессии, основывающаяся на модели Костицына (1937) вида:

$$(1) x_{k+1} = \frac{ax_k}{1 + bx_k}, \text{ где } x_k \text{ и } x_{k+1} - \text{состояние системы в период времени } k \text{ и } k+1, a$$

и b – постоянные неотрицательные параметры.

Результаты моделирования представлены на рис 4. Как видно, модель приемлемо согласуется с фактически наблюдаемыми показателями.

Вторая модель представляет собой две кусочно-заданные функции на основе уравнения регрессии вида

$$(2) \begin{cases} P < P_{\max}, P = lt + d \\ P = P_{\max}, P = P_{\max} = const \end{cases}$$

где t – время; l, d – постоянные зависящие от условий, в которых находится хронопоследовательность; P_{\max} – степень увлажнения, соответствующая сообществу, являющемуся результатом сукцессии.

$$(3) \begin{cases} R_A > R_{A\min}, R_A = mt + e \\ R_A = R_{A\min}, R_A = R_{A\min} = const \end{cases}$$

где t – время; m, e – постоянные зависящие от условий в которых находится хронопоследовательность; $R_{A\min}$ – степень активного богатства,

соответствующая сообществу, являющемуся результатом сукцессии. Результаты моделирования на основе этих моделей представлены на рис. 5. Результаты приемлемо согласуются с эмпирически полученными данными, что может быть использовано для определения момента, в который условия входят в диапазоны, оптимальные для различных видов – участников сукцессии.

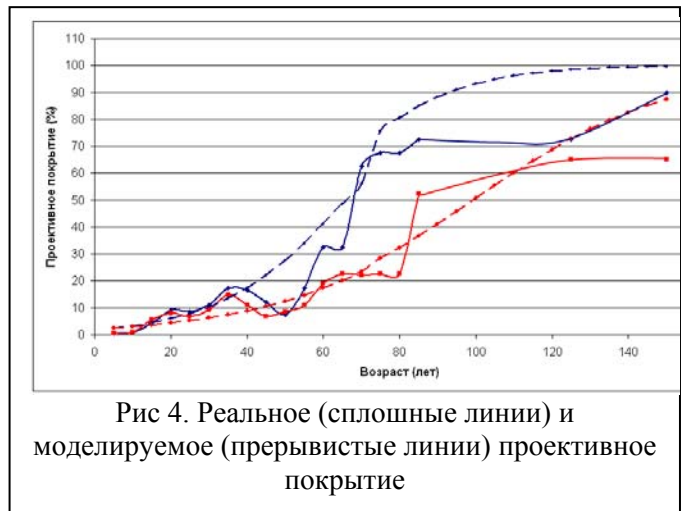


Рис 4. Реальное (сплошные линии) и моделируемое (прерывистые линии) проективное покрытие

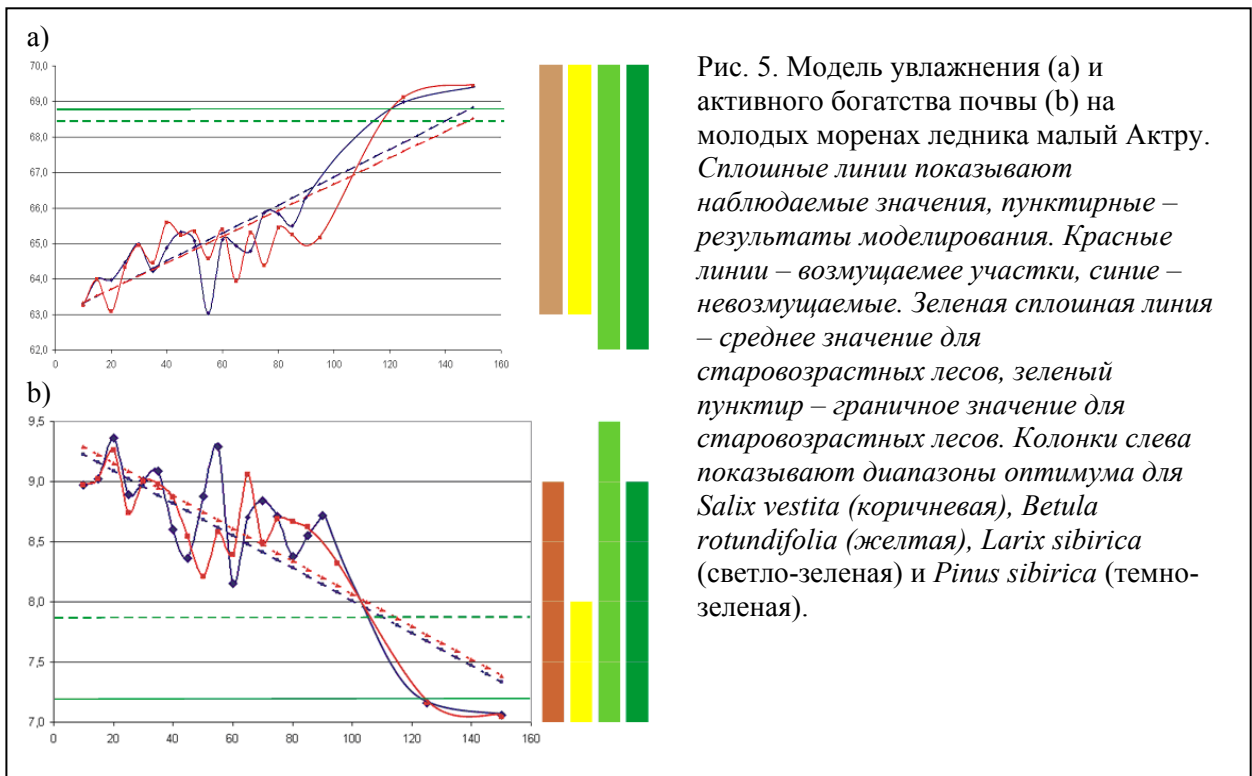


Рис. 5. Модель увлажнения (а) и активного богатства почвы (б) на молодых моренах ледника малый Актру. Сплошные линии показывают наблюдаемые значения, пунктирные – результаты моделирования. Красные линии – возмущаемые участки, синие – невозмущаемые. Зеленая сплошная линия – среднее значение для старовозрастных лесов, зеленый пунктир – граничное значение для старовозрастных лесов. Колонки слева показывают диапазоны оптимума для *Salix vestita* (коричневая), *Betula rotundifolia* (желтая), *Larix sibirica* (светло-зеленая) и *Pinus sibirica* (темно-зеленая).

ВЫВОДЫ

1. Многие участки молодых морен подвержены возмущениям, в число которых входит влияние собственно ледника, воздействие ветров в зимний период и склоновые процессы.

2. Рост проективного покрытия на молодых моренах ледника Малый Актру является типичным для умеренно возмущаемых условий: график роста этого показателя имеет вид S-образной кривой, при этом темпы роста проективного покрытия на возмущаемых участках замедлены относительно невозмущаемых участков. На возмущаемых участках отставание роста этого показателя достигает 15 лет и снижается на участках возрастом свыше 120 лет.

3. Наиболее значимый вклад в общее проективное покрытие невозмущаемых участков обследованной морены вносит кустарниковый ярус, на возмущаемых роль кустарникового и травяного ярусов примерно одинакова. Деревья не создают значимого вклада даже на самых старых возмущаемых участках.

4. Динамика числа видов на молодых моренах ледника Малый Актру характеризуется наличием раннего пика отмечаемого на невозмущаемых участках возрастом 35–45 и на возмущаемых возрастом 25–30 лет после дегляциации. После него число видов медленно снижается.

5. Основной чертой смены ведущих видов является смена экологических стратегий. Пациентные пионерные виды сменяются видами со смешанной пациентно-эксплерентной стратегией, затем – эуэксплерентами, смена на виолентные виды не наблюдается.

6. Величина изменения экотопа фитоценозом (реакции в смысле F. Clements) составляют 6 ступеней по увлажнению (с 63 до 69 ступени) и 2 ступени (с 9 до 7) по активному богатству почв, при этом отличия, обусловленные возмущениями, являются незначимыми.

7. В ходе сукцессии выявлено значительное содействие в смысле F. Clements, при котором сукцессионно предшествующие виды (*Myricaria dahurica*, *Dryas oxyodonta*) содействуют колонизации последующих видов (видов рода *Salix*, *Pinus sibirica*) и значительная конкуренция, в особенности на поздних стадиях сукцессии (подавление видов рода *Salix* эуэксплерентом

Betula rotundifolia, подавление *Betula rotundifolia* деревьями *Larix sibirica* и *Pinus sibirica*)

8. Наблюдаемая первичная сукцессия включает два четко обособленных пути, имеющих общее начало, но, расходящихся с участков возрастом 16 и более лет и начинающих сходиться на участках возрастом 120 и более лет.

9. Согласно предложенному сценарию при дальнейшем развитии сукцессии произойдет схождение путей сукцессии, с последующим вторым расхождением и формированием кедрового леса через стадию кедровой редины или через стадии лиственничной редины и лиственничного леса.

10. Сукцессия на моренах ледника Малый Актру является типичной первичной сукцессией в рамках представлений F. Clements (1928), идет по модели содействия по J. Connell, R. Slatyer (1977), с возможностью перехода на модель ингибирования на возмущаемых участках.

11. Предлагаемые в работе модели динамики общего проективного покрытия и экологических факторов шкал Раменского-Цаценкина (увлажнения и активного богатства почв) имеют достаточно хорошее согласование с динамикой соответствующих показателей, наблюдаемой в природе.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в научных изданиях, которые включены в перечень российских рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций:

1. Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., **Тимошок Е.Н.** Флора высокогорных лесов верховий р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2010. – № 4. – С. 351–372. – 1,31/0,40 п.л.

2. Тимошок Е.Е., **Тимошок Е.Н.**, Давыдов В.В. Наблюдаемая взаимосвязь экосистемных и климатических процессов на моренах горно-ледникового бассейна Актру // Оптика атмосферы и океана. – 2012. – Т. 25, № 2 (277). – С. 144–151. – 0,61/0,25 п.л.

3. Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., **Тимошок Е.Н.** Эколого-ценотическая характеристика *Pinus sibirica* Du Tour на верхней границе его распространения в Центральном Алтае // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2012. – № 4(20). – С. 171–184. – 0,88/0,31 п.л.

4. **Тимошок Е.Н.**, Тимошок Е.Е. Динамика важнейших количественных показателей первичной сукцессии на невозмущаемых и возмущаемых участках молодых морен ледника Малый Актру (Северо-Чуйский хребет) // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 10. – С. 2231–2236. – 0,44/0,32 п.л.

5. Лукьянова Н.А., **Тимошок Е.Н.** Возможности фитоиндикации сезонной гляциосферы в горно-ледниковом бассейне Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Вестник Томского государственного университета. – 2013. – № 370. – С. 156–160. 0,31/0,15 п.л.

Публикации в других научных изданиях

6. **Timoshok E.N.**, Skorohodov S.N., Timoshok E.E. Development and use of a database for high altitudinal forest flora of the Severo-Chuisky range // International conference on environmental observations, modeling and informational system ENVIROMIS-2006. Program and abstracts (July 1–8, 2006, Tomsk, Russia). Tomsk: FGU Tomskiy CNTI Publ House. – 2006. – С. 97. – 0,07/0,04 п.л.

7. Timoshok E.E., Skorohodov S.N., **Timoshok E.N.** Flora of periglacial forests of the Severo-Chuisky range (Central Altai) // International conference on environmental observations, modeling and informational system ENVIROMIS-2006. Program and abstracts (July 1–8, 2006, Tomsk, Russia). Tomsk: FGU Tomskiy CNTI Publ House. – 2006. – P. 97–98. – 0,14/0,04 п.л.

8. **Тимошок Е.Н.**, Скороходов С.Н., Тимошок Е.Е. Разработка и использование баз данных и аналитических дополнений для мониторинга высокогорной растительности Северо-Чуйского хребта // Материалы IV Международного симпозиума «Контроль и реабилитация окружающей среды». (Томск, 2–6 октября 2008 г.). Томск. – 2008. – С. 303–304. 0,14/0,06 п.л.

9. **Timoshok E.N.** Model of floral succession on moraines of the Maly Aktru glacier // Abstracts Young Scientists School and International Conference on Computational Information Technologies for Environmental Sciences «CITES-2011» (Krasnoyarsk, 5–15 July, 2009). Krasnoyarsk. – 2009. – С. 68–69. – 0,14/0,14 п.л.

10. Лукьянова Н.А., **Тимошок Е.Н.** Фитоиндикация толщины снегового покрова в горно-ледниковом бассейне Актру (Центральный Алтай) // Актуальные вопросы географии и геологии. Материалы Всероссийской молодежной научной конференции (Томск, 10–13 октября 2010 г.). Труды Томского государственного университета. Серия геолого-географическая. – 2010. – Т. 277. – С. 197–198. – 0,14/0,06 п.л.

11. **Timoshok E.N.**, Timoshok E.E. Modeling of dynamics of vegetation cover during plant succession at moraines of Actru glacier, Severo-Chuisky range // Abstracts Young Scientists School and International Conference on Computational Information Technologies for Environmental Sciences «CITES-2011» (Tomsk, 4–10 July, 2011). Tomsk. – 2011. – С. 61–63. – 0,19/0,10 п.л.

12. **Тимошок Е.Н.**, Тимошок Е.Е. Экологическая оценка местообитаний лиственницы сибирской и кедра сибирского на молодых постгляциальных поверхностях // IX Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу. Материалы российской конференции (Томск, 8–10 октября.2011 г.). Томск: Изд-во Аграф-Пресс. – 2011. – С. 199–202. – 0,19/0,12 п.л.

13. Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., **Тимошок Е.Н.** Экология и возобновление кедра сибирского на ландшафтной и климатической границе в период современного потепления климата // Контроль окружающей среды и климата «КОСК-2012». Материалы VIII Всероссийского симпозиума (Томск, 1–3 октября 2012 г.). Томск: Аграф-Пресс. – 2012. – С. 203–204. – 0,14/0,04 п.л.

14. **Тимошок Е.Н.** Концептуальная модель системы «фитоценоз-почва» // Контроль окружающей среды и климата «КОСК-2012»: Материалы VIII Всероссийского симпозиума (с привлечением иностранных ученых) (Томск, 1–3 октября 2012 г.). Томск: Аграф-Пресс. – 2012. – С. 201–202. – 0,14/0,14 п.л.

15. **Тимошок Е.Н.**, Тимошок Е.Е. Динамика абиотических факторов среды в ходе первичной сукцессии на молодых постгляциальных поверхностях // Десятое

Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу. Материалы конференции (Томск, 14–17 октября 2013 г.). Томск. – 2013. – С. 271–272. – 0,14/0,08 п.л.

Подписано к печати 22.11.13 Заказ № 5706
Формат 60*84/16. Объем 1,2 п.л. Тираж 100 экз.
«Милон». Томск