НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ТОМСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Проблемы изучения растительного покрова Сибири

Труды VII Международной научной конференции,
посвященной 135-летию Гербария им. П.Н. Крылова
Томского государственного университета
и 170-летию со дня рождения П.Н. Крылова

(Томск, 28–30 сентября 2020 г.)

Томск
Издательство ТГУ
2020

Особенности формирования и функционирования высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай)

Е.Н. Тимошок

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия; ten80@mail.ru

Аннотация. В современный период в высокогорных лесах Алтая преобладают лиственничные леса, в которые вкраплены участки старовозрастных кедровых лесов реликтового происхождения. Исследования показали, что существующие кедровые леса являются конечным результатом послепожарной сукцессии, однако достижение этой стадии возможно только в климатические периоды с высоким уровнем осадков. Причиной того, что формирование подобных лесов маловероятно в настоящий период является то, что послепожарная сукцессия идет по модели ингибирования: сукцессионно предшествующий вид (лиственница) препятствует заселению последующего вида (кедр) до момента когда его популяция будет нарушена, в силу чего время необходимое для достижения стадии кедрового леса может составлять до нескольких сотен лет, что не осуществляется на практике из-за частоты пожаров.

Ключевые слова: высокогорные леса; послепожарные сукцессии; формирование современных лесов; биогеография Алтая.

Peculiarities of forming and functioning of the high-mountain forests of the Severo-Chuiski range (Central Altai)

E.N. Timoshok

Institution of monitoring of climatic and ecological systems of SB RAS, Tomsk, Russia; ten80@mail.ru

Abstract. Larch forests are most common in the modern high-mountain forests of the Altai. Some relic old-growth Siberian stone pine forests are ingrained to them. Our investigations are fetched out the modern Siberian stone pine forests is the final stage of post-fire succession but the reaching of the stage was possible only in periods with high precipitation levels. The cause which prevents forming of such forests in the modern period in a long time required for the succession as post-fire succession is developing by the inhibition model: successional predecessor species (larch) prevent colonization of successor species (Siberian stone pine) until the disturbance will damage the predecessor population. As a result reaching of the stone pine tree stage may require several hundred years. The fires are usually prevent reaching of this stage.

Key words: high-mountain forests; post-fire successions; forming of modern forests; Altai biogeography.

Одной из важнейших особенностей горно-ледникового бассейна Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) является наличие в макроэкоотопах бортов долины Актру как типичных для высокогорного Алтая лесов, эдифицируемых лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), так и лесов, эдификатором которых выступает кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour). Как кедровые, так и лиственничные леса присутствуют в макроэкоотопах северо-западного и юго-восточного склонов долины, отличающихся уровнями увлажнения и инсоляции, при этом сами эти леса не разделены мезоэкоотопами, предотвращающими перенос семян. Экологические потребности этих эдификаторов в значительной степени сходны (Тимошок и др., 2014), при этом с точки зрения экологической стратегии оба этих вида являются ярко выраженными виолентами. Сочетание экологии видов и особенностей их распространения, казалось бы, должно было бы привести к конкуренции и элиминации одного из видов эдификаторов и связанных с ним типов лесов, однако на практике этого не происходит. Для объяснения этой, на первый взгляд парадоксальной, ситуации и выявления механизмов, обеспечивающих сосуществование этих видов и эдифицируемых ими сообществ, были проведены исследования, направленные на изучение развития этих сообществ, в первую очередь – развития лиственничных лесов.

Согласно литературным данным большая часть существовавших на склонах бассейна лесов была уничтожена обширными пожарами конца XIX в., последствия которых описывались проф. Томского Императорского университета В.В. Сапожниковым (1901). Пожары не затронули старовозрастные кедровые леса на склонах, отделенные от остальной части склонов широкими осыпями, выступившими естественными противопожарными полосами. Прямое изучение истории формирования этих лесов невозможно, ввиду отсутствия участков с сообществами различного возраста, поэтому для решения этой задачи был применен подход к изучению вторичных, в т.ч. послепожарных сукцессий, основывающийся на такой модели вторичной сукцессии, как «изначальный флористический состав», предложенной Ф. Эглером (1954) и доработанной Дж. МакКормиком (1968). Согласно этой модели любая вторичная сукцессия, направленная на восстановление после катастрофы, уничтожившей растительность, но не семенной банк, протекает без появления или элиминации видов, в первую очередь за счет уже присутствующего семенного банка. При этом смены, происходящие в ходе

сукцессии, связаны не столько с появлением и элиминацией видов как при первичной сукцессии, сколько со сменой доминантов, обусловленной различиями в скорости роста растений, при стабильном, присутствующем изначально, флористическом составе. С целью построения реконструкции послепожарной сукцессии в долине р. Актру было проведено исследование видового разнообразия лиственничных лесов; были выявлены потенциальные доминанты ранних стадий развития.

Отсутствие в бассейне широко распространенных лиственных деревьев показало, что стандартная для бореальной зоны последовательность смен **«стадия гари (разнотравная) – кустарниковая стадия – стадия древесных эксплерентов** (например, осинового леса) – **стадия лиственного леса** (например, березового леса) – **стадия смешанного леса – стадия хвойного леса** (например, соснового или кедрового)», приводящаяся, к примеру, у Н.Ф. Реймерса (1991), невозможна в условиях высокогорий Алтая, однако, предшествовавшие исследования первичных сукцессий на моренах ледника Малый Актру, проведенные под руководством Е.Е. Тимошок (Тимошок и др, 2008), показали, что лиственница успешно сменяет кустарники без участия лиственных деревьев. Причина, по которой сформировавшийся лес является именно лиственничным, а не кедровым, несмотря на имеющийся в исследуемых экотопах поток кедровых семян, была установлена по уже существующим сравнительным данным по росту кедра и лиственницы (Деревья..., 1949). Согласно приведенным данным, скорость роста лиственницы сибирской, превосходит скорость роста любого другого вида хвойных, встречающегося на территории России, в результате чего медленнее растущий кедр не выдерживает конкуренции.

Обобщение полученных результатов позволило установить общий ход сукцессии в лиственничных лесах: **стадия гари (разнотравная) – кустарниково-эксплерентная стадия – стадия молодого лиственничного леса**. Основными доминантами разнотравной стадии, по-видимому, являются злаки и осоки, доминирующие в участках недавно нарушенных лиственничных лесов и их окнах возобновления, в первую очередь такие как *Calamagrostis pavlovii*, *C. obtusata* и *Carex macroura*. Одновременно, сразу после пожара, начинается рост кустарников и лиственниц. По мере развития кустарников разнотравная стадия сменяется кустарниково-эксплерентной стадией, в которой доминируют не обычные для первичных сукцессий в бассейне Актру олиготрофные ивы, а мезотрофные кустарники – светолюбивая *Betula rotundifolia*, встречающаяся только на открытых местах и потому быстро элиминирующаяся в формирующихся лесах, и обладающие большими фитоценотической силой и теневыносливостью, но меньшими эксплерентными свойствами *Lonicera altaica* и *Betula humilis*. Следующая смена наблюдается при дальнейшем росте лиственниц, который приводит к формированию молодого разнотравного лиственничного леса, с разреженным кустарниковым ярусом, в котором доминирует *Lonicera altaica*.

Изучение этого процесса показало, что прямое формирование кедрового леса невозможно, однако изучение ценозического разнообразия лиственничных лесов позволило выявить наличие в их составе лесных сообществ с двумя лесным ярусами: материнским пологом, состоящим из лиственницы сибирской и основным ярусом, состоящим исключительно из кедра. Это позволило прийти к выводу, что **стадия лиственничного леса**, по-видимому является **стадией плато**, предшествующей **стадии материнского полога**, во время которой происходит формирование нового основного яруса состоящего из кедра, и, следующей за ней, стадии **молодого кедрового леса**.

С геоботанической точки зрения все модели развития любого сообщества могут быть сведены к одной из трех моделей: модели содействия, при которой предшествующие смены способствуют последующим (например – большинство первичных сукцессий), модели нейтральности, при которой предшествующие смены не влияют на последующие (к примеру – восстановление после пастбищного сбоя) и модели ингибирования, при которой предшествующие смены препятствуют формированию следующих (Connel, Slatyer, 1974). Развитие кедровых лесов в условиях высокогорных лесов Алтая идет именно по модели ингибирования. Лиственничный лес способен сформироваться в ходе послепожарной сукцессии, но по какой-то причине (изменения pH почвы, светового режима, конкуренции др.) не способен к самовосстановлению, но при этом успешно препятствует заселению кедра. В силу неспособности лиственничного леса к самовосстановлению, стадия плато ограничена по времени сроком жизни лиственницы (до 500 лет). При гибели лиственницы в результате воздействия нарушений или от естественного старения, происходит переход на стадию материнского полога, и, в конечном счете, формирование кедрового леса.

Таким образом, полная сукцессия лесов в высокогорном Алтае выглядит как **стадия гари (разнотравная) – кустарниково-эксплерентная стадия – стадия молодого лиственничного леса – стадия плато – стадия материнского полога – стадия молодого кедрового леса**. Очевидно, что в

этой схеме лиственнице отведена роль, которую в равнинных условиях выполняют лиственные деревья с эксплерентной стратегией, например – береза и осина, а основная смена осуществляется не в варианте «эксплерент – виолент», а в варианте «более слабый виолент – более сильный виолент».

На практике, в настоящее время, эта сукцессия не завершается полностью. Все выявленные кедровые леса долины являются реликтовыми, время, прошедшее с момента их формирования, превышает 500–600 лет. Все эти леса расположены в защищенных от пожаров местообитаниях. Интервалы же между крупными лесными пожарами в условиях Алтая значительно меньше времени, требующегося для завершения стадии плато. Однако данные по составу леса и климату, полученные посредством спорно-пыльцевого анализа (Blyakharchuk et al., 2004) свидетельствуют о том, что эта сукцессия успешно завершалась на больших территориях в более влажные периоды, для которых характерна меньшая частота пожаров. Снижение количества золы и сильный рост количества кедровой пыльцы в изученных отложениях свидетельствуют о сокращении числа пожаров и существовании обширных кедровых лесов. В более сухие периоды, такие как современный, в отложениях возрастает количество золы, что свидетельствует о росте числа и силы лесных пожаров, а отложение пыльцы кедрового дерева значительно снижается. При этом, наличие в кедровых лесах нескольких поколений (Timoshok et al., 2016) свидетельствует о том, что сами кедровые леса, в отличие от лиственничных, способны к прямому самовосстановлению в случае нарушений или гибели значительного числа деревьев, обусловленного старением.

Таким образом, сосуществующие в условиях долины р. Актру лиственничные и кедровые леса представляют собой различные этапы сукцессии. Более фитоценологически сильный кедр не способен к заселению в лиственничные леса до того, как они подвергаются сильному нарушению, в то же время лиственница не способна к заселению в кедровые леса до их уничтожения в результате какой-либо катастрофы. Кедровые леса, в отличие от лиственничных, способны к эффективному самовосстановлению, однако при этом возможность их формирования в современный период ограничена климатическими условиями.

ЛИТЕРАТУРА

- Деревья и кустарники СССР. М. ; Л. : Издательство Академии наук СССР. 463 с.
- Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М. : Наука, 1991. 537 с.
- Сапожников В.В. Катунь и ее истоки. Томск : Паровая типолитография П.И. Макушина, 1901. 271 с.
- Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск : Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
- Тимошок Е.Е., Тимошок Е.Н., Скороходов С.Н., Скороходов С.Н., Березов А.А. Экология кедрового (Pinus sibirica Du Tour) и лиственничного (Larix sibirica Ledeb.) в горно-ледниковых бассейнах Алтая // Экология. 2014. № 3. С. 204–221.
- Blyakharchuk T.A., Wright H.E., Borodavko P.S. van der Klap W.O., Ammann B. Late glacial and Holocene vegetational changes on the Ulagan high-mountain plateau, Altai mountains, southern Siberia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. № 209. P. 259–279.
- Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // American Naturalist. 1977. № 11. P. 1119–1144.
- Egler F. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development // Vegetatio Acta Geobotany. 1954. № 4. P. 412–417.
- McCormick J. F. Succession // Via. 1968. № 1. P. 22–36.
- Timoshok E.E., Timoshok E.N., Gureyeva I.I., Skorokhodov S.N. Primary successions of vegetation on the young moraines in the Severo-Chuiskiy center of glaciation // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, № 1. P. 36–47.
- Timoshok E.E., Timoshok E.N., Nikolaeva S., Savchuk D., Filimonova E., Skorokhodov S., Bocharov A. Monitoring of high-altitude terrestrial ecosystems in the Altai Mountains // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2016. № 48. P. 012008.