

Экологический мониторинг автотрофного блока наземных экосистем в Северо-Чуйском центре оледенения (Центральный Алтай)

Е. Е. ТИМОШОК, С. А. НИКОЛАЕВА, Е. Н. ТИМОШОК, Д. А. САВЧУК, Е. О. ФИЛИМОНОВА,
Ю. Г. РАЙСКАЯ, С. Н. СКОРОХОВ, М. Н. БЕЛОВА, А. Ю. БОЧАРОВ

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3
E-mail: timoshokee@mail.ru*

Статья поступила 17.12.2021

После доработки 23.12.2021

Принята к печати 28.12.2021

АННОТАЦИЯ

Мониторинговые исследования на базовом полигоне – горно-ледниковом бассейне Актру (Северо-Чуйский центр оледенения, Центральный Алтай) – продолжаются на протяжении 22 лет и соответствуют общемировой направленности научных усилий на исследование горных экосистем. Предложены основные подходы к мониторингу горных экосистем и их климатическому отклику, основывающиеся на ведущей роли их автотрофного блока, в особенности эдификаторов лесных экосистем Алтая – лиственницы сибирской, кедра сибирского. Изложены основные результаты мониторинга в старовозрастных лесах, лесотундровом экотоне и в формирующихся экосистемах на молодых моренах долинных ледников. Приводится информация о жизненных формах кедра и лиственницы, структуре древостоев, видовом разнообразии сообществ. Рассмотрено образование генераций деревьев в ходе сверхвековых циклов потеплений/похолоданий, а также связи прироста деревьев с вековыми и внутривековыми климатическими изменениями; проведен сравнительный анализ семеношения в лесах и экотоне. Показано современное положение границ деревьев (групп и одиночных, репродуктивных) в лесотундровом экотоне и выявлено их продвижение вверх по склонам как отклик на изменения климата. Описан ход первичных сукцессий на молодых моренах ледников Малый Актру и Левый Большой Актру.

Ключевые слова: мониторинг, старовозрастные леса, лесотундровый экотон, морены, экологические факторы, сукцессии, Алтай.

С конца 80-х годов XX в., началом глобальных изменений климата, человечество осознало важность гор, покрывающих около 40 % суши, являющихся уникальными высокоуязвимыми природными объектами, природным банком биоразнообразия животных и растений, источниками воды, минеральных, биологических и иных ресурсов. Важней-

шей особенностью горных экосистем является их высокая чувствительность к климатическим изменениям, отмеченная на международном уровне в “Повестке дня на XXI век” [Agenda 21, 1992] и обусловившая роль гор как международно признанных зон раннего отклика экосистем на изменения климата. Уникальность горных систем, высокое биоло-

гическое, экосистемное и ландшафтное разнообразие обусловили высокий интерес к ним современной науки и сделали горные экосистемы одним из важнейших объектов мониторинга [Grabherr et al., 2005; Greenwood, 2014; Mountains..., 2016], на котором сосредоточены усилия международных сетей: GLOCHAMORE, GLORIA, MIREN. В рамках программы GLOCHAMORE, на наиболее полном из трех уровней ее реализации, раздел биосферного мониторинга предусматривает изучение семи показателей живой природы: видовой состав, проективное покрытие и/или обилие видов растений, тип растительности, доля покрытия мохового яруса, высота границы леса, определяемая по космоснимкам, и двух параметров учета животных [Grabherr et al., 2005]. Программы GLORIA и MIREN, созданные для биосферного мониторинга и мониторинга инвазий, включают только один показатель, связанный с живой природой, – список видов с учетом обилия [Pauli et al., 2015; MIREN Road survey..., 2021].

Исследования автотрофного блока экосистем в Северо-Чуйском центре оледенения начаты нами в 1999 г., за четыре года до старта первой станции мониторинга (2003 г., Етленбух, Швейцария) крупнейшей мировой сети GLOCHAMORE, и продолжаются 22 года из 29, прошедших с момента международного признания горных экосистем зоной раннего отклика на изменения климата. Особенности нашего подхода являются: выбор автотрофного блока (растительных сообществ) как ведущего и управляющего компонента экосистем, интегрированный междисциплинарный подход и принцип множественности уровней организации живой природы (особи, ценопопуляции, экосистемы). Совокупность данных, полученных в ходе мониторинга, является ключом к пониманию изменений высокогорных экосистем, так как растительные сообщества взаимодействуют с климатом, активно влияют на функционирование экосистемы, динамику почв и животное население. Стабильность автотрофного блока является условием стабильности экосистем как целого, а его изменения приводят к автоматическому изменению всей экосистемы. Интегральный и междисциплинарный подходы, используемые для мониторинга это-

го блока, включают одновременное отслеживание ряда его показателей на трех уровнях организации и из разных областей знаний, что позволяет получать информацию, которую невозможно предоставить по отдельным параметрам.

Многолетние исследования автотрофного блока наземных экосистем проводятся нами в ороклиматических условиях трех центров оледенения Центрального Алтая и на пяти модельных полигонах: в Северо-Чуйском (горно-ледниковые бассейны Актру, Корумду), Южно-Чуйском (Аккол, Джазатор) и Катунском (Аккем) хребтах.

Базовым модельным полигоном, наблюдения в котором были начаты в 1999 г., является горно-ледниковый бассейн Актру. Этот выбор обусловлен высокой степенью его репрезентативности по климатическим, гляциологическим [Тронов, 1966], флористическим [Timoshok, Skorokhodov, 2005] показателям, наличием инструментальных данных гляциологического (с 1952 г.), климатического (с 1956 г.), экосистемного (с 1999 г.) мониторинга, значительной геоморфологической изученностью территории [Душкин, 1967; Окишев, 2011]. Среди обследованных горно-ледниковых объектов бассейн Актру выделяется наибольшим разнообразием высокогорных экосистем, расположенных в непосредственной близости друг от друга: формирующиеся сообщества на молодых моренах долинных ледников Актру, лесотундровый экотон, а также старовозрастные леса (впервые описаны [Воробьев и др., 2001]). Последние особо ценны для дендроклиматических и дендрозкологических исследований, оценки динамики лесов в меняющихся климатических условиях на значительном временном диапазоне (более 600 лет).

Цель – на основе текущего и ретроспективного экологического мониторинга оценить изменения состояния автотрофного блока наземных экосистем в горно-ледниковом бассейне Актру (Северо-Чуйский центр оледенения, Центральный Алтай). Для этого были проанализированы жизненные формы и условия их образования, возрастная структура древостоев и время их формирования, динамика прироста и семеношения древостоев, стадии первичных сукцессий.

РАЙОН РАБОТ

Горно-ледниковый бассейн Актру расположен в наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта, в горном узле Биш-Иирду, на высотах 2100–4050 м над уровнем моря (ур. м.). Его современный рельеф представляет собой комплекс средне- и высокогорного резко расчлененного рельефа с моренным чехлом разного возраста, в составе которого преобладают сильнодислоцированные серицито-хлоритовые сланцы. Долина р. Актру троговая, с крутыми и асимметричными склонами. В верховьях реки находятся долинные ледники Малый, Левый и Правый Актру. Последние два до 60-х годов XX в. представляли собой один ледник – Большой Актру. В долину спускаются молодые морены этих ледников, отложенные ими при отступании, начавшемся с середины XIX в. [Душкин, 1967; Окишев, 2011] и продолжающемся до настоящего времени.

Климат района – суровый, высокогорный. На его территории отмечается высокая солнечная радиация (975–1045 Вт/м²). По данным ГМС Актру (50°05' с. ш., 87°45' в. д.) среднегодовая температура воздуха –5,2 °С, средняя месячная температура июня–августа +8,7 °С, средняя годовая сумма осадков 520 мм, около 75 % которых выпадает с мая по сентябрь, относительная влажность воздуха высокая – около 70 %. В летние месяцы, даже в июле, ночью температура нередко понижается до 0 ... +4 °С, а днем повышается до +15 ... +18 °С. Средняя амплитуда суточного хода температуры воздуха в июне–августе около 12 °С. Такой контраст ночных и дневных температур в сочетании с высокой влажностью воздуха обуславливает высокую ночную конденсацию влаги. Период вегетации короткий: дней с температурой выше +10 °С – 40–50, сумма активных температур на высоте 2150 м – около 600 °С, 2300 м (верхняя граница сомкнутых лесов и/или нижняя часть лесотундрового экотона) – около 500 °С. В течение всего года в бассейне преобладают ветры южного и юго-западного направлений, наибольшая скорость (20–24 м/с) наблюдается зимой, что приводит к перераспределению снега на подветренных и наветренных склонах. Летом в ходе суточной смены направлений ветра выражены дневные ветры, дующие с осевой

части Северо-Чуйского хребта в долину р. Актру, ночные ветры дуют в обратном направлении [Ледники Актру, 1987; Севастьянов, 1998].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Основными объектами мониторинга на организменном и популяционном уровнях являются кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). Они отличаются высокой экосистемной значимостью как эдификаторы или доминанты растительных сообществ с продолжительностью жизни до 800 лет, хорошо различимыми генерациями. Эти виды позволяют выявить климатический отклик на измененном (радиальный прирост, жизненная форма, онтогенетическое состояние) и популяционном (возрастная структура древесного яруса) уровнях. На экосистемном уровне мониторинг осуществлялся в старовозрастных лесах (2150–2300 м над ур. м.), лесотундровом экотоне (2200–2500 м), на молодых моренах ледников Малый Актру (2200–2250 м) и Левый Большой Актру (2370–2700 м).

Изучение объектов мониторинга проводилось в 1999–2021 гг. на экологических профилях, заложенных по высотному градиенту от 2100 до 2500 м: от дна долины через старовозрастные леса на склонах разной ориентации и крутизны до верхней границы лесотундрового экотона и от дна по молодым моренам ледников Малый и Левый Большой Актру до границы их языков.

Методический подход к объектам мониторинга включал междисциплинарные исследования с использованием совокупности классических дендрэкологических, в том числе дендроклиматических [Шиятов и др., 2000], репрохронологических [Воробьев и др., 1990], лесотаксационных [Семечкин, 1970, 2002], геоботанических [Корчагин, 1976] и популяционно-онтогенетических [Ценопопуляции растений, 1988] методов.

Исследования проводились на 68 постоянных пробных площадях, 90 постоянных и временных трансектах. На пробных площадях проводился сплошной перебор деревьев по всем возрастным генерациям, включая подрост, отбирались керны с деревьев для определения их возраста и построения древесно-кольцевых хронологий. Ширина

годовых колец измерялась с помощью измерительного комплекса LINTAB с пакетом компьютерных программ TSAP [Rinn, 1996] с точностью 0,01 мм. Индивидуальные древесно-кольцевые ряды перекрестно датировались с помощью сочетания кросс-корреляционного анализа [Holmes, 1983] и графической перекрестной датировки [Douglass, 1919] в пакетах TSAP [Rinn, 1996] и COFECHA [Holmes, 1983]. Затем проводили стандартизацию серий для удаления возрастного тренда прироста деревьев и автокорреляционной составляющей при помощи программы CRONOL [Holmes, 1983]. Для выявления корреляций радиального прироста с климатическими переменными использовались среднемесячные температуры и суммы осадков ГМС Актру (1958–1994 гг.). Общее количество модельных деревьев кедра и лиственницы, с которых отбирались керны, составило более 500 экземпляров. Онтогенетические состояния у деревьев кедра выделяли, опираясь на работы О. Smirnova et al. [1999], жизненные формы – И. Г. Серебрякова [1962] и А. А. Чистяковой [1988]. Оценка семеношения кедра проводилась по методике И. В. Вайнагий [1974]. Возобновление кедра и лиственницы изучали на постоянных и временных трансектах во всем спектре обследованных объектов мониторинга. К подросту отнесены молодые особи с возрастом менее 50 лет.

На пробных площадях и трансектах выполнено около 120 полных геоботанических описаний по общепринятой в России методике [Корчагин, 1976] с детальной характеристикой древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Проективное покрытие каждого вида сосудистых растений, мхов и напочвенных лишайников, каждого яруса и общее проективное покрытие растений оценивалось в процентах. На обследованных молодых моренах ледников на ранних стадиях формирования первичной растительности дополнительно выполнено около 100 описаний растительных микрогруппировок. За годы исследований собрано более 1500 листов гербария сосудистых растений, 200 пакетов мхов и лишайников.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Старовозрастные леса. В этих лесах основной жизненной формой кедра является прямо-

стоящее одноствольное дерево. Продолжительность жизни деревьев достигает 500–570 лет, очень редко 730–820. Генеративный период продолжается не менее 500 лет до гибели особи, постгенеративный период не обнаружен. С возрастом постепенно увеличиваются размеры ствола, изменяются форма кроны и онтогенетическое состояние. При этом у деревьев одного онтогенетического состояния сильно варьируются: абсолютный возраст (40–110 лет у виргинильных (v), 50–240 – у молодых генеративных (g_1), 90–370 – у зрелых (g_2), 373–570 (730–820) – у старых генеративных (g_3)), высота деревьев (1,5–7, 3–18, 7–21, 9–25 м соответственно), диаметр (1–27, 5–38, 19–76, 29–120 см) и радиальный прирост ствола (0,73–2,92, 0,47–3,75, 0,13–2,75, 0,17–1,20 мм соответственно). Такое высокое варьирование параметров деревьев вызвано различиями в их местоположении (разные абсолютная высота и расстояние до ледников) и густоте древостоев [Тимошок и др., 2009а; Николаева, Савчук, 2015; Timoshok et al., 2016].

Известно, что по мере приближения к верхней границе леса у хвойных кроме основной жизненной формы (прямостоящее дерево) образуется ряд новых форм [Горчаковский, Шиятов, 1985]. В обследованных старовозрастных лесах у кедра после частичной гибели надземной и/или подземной частей особей основной жизненной формы образуются новые автономные структуры или новые жизненные формы. Выделено четыре основных варианта их формирования [Николаева, Савчук, 2013, 2015; Timoshok et al., 2016]: 1) при слабых (менее 30 %) повреждениях надземных частей генеративных деревьев (g_2 , g_3) после гибели вышерасположенных участков кроны в дальнейшем образуется дерево с мало-/многовершинной кроной, а при гибели концов ветвей – ветви-канделябры в кроне дерева. Кроме того, у деревьев генеративного периода (g_1 , g_2 , g_3) встречаются стланиковидные образования. При укоренении нижних ветвей с ветвями-канделябрами и стланиковидных образований формируется жизненная форма – куртинообразующее дерево; 2) при значительных (более 70–80 %) повреждениях надземных частей особей v и g_1 состояний образуется кустовидная форма, а при таком же повреждении генеративных (g_2 , g_3) – живой пень; 3) при 70–80 % повреждений и над-

земной, и подземной частей деревьев, т. е. при вывале дерева с сохранением 1–2 корней в субстрате, у деревьев генеративного периода (g_1 , g_2 , g_3) образуется такая форма, как живой валежник; 4) при неоднократном засыпании основания ствола обломочным материалом формируется дерево с многоярусной корневой системой. И автономные структуры, и жизненные формы кедр существуют длительное время: стланиковидные образования – около 300 лет, живой пенёк и живой валежник – не менее 200, дерево с многоярусной корневой системой – около 500 лет.

Основной жизненной формой лиственницы в старовозрастных лесах является прямостоячее одноствольное дерево. Продолжительность их жизни достигала 500–600 лет [Бочаров, Савчук, 2015]. У нее особой встречаются дополнительные структуры (мало / многовершинность кроны, ветви-канделябры) и другая жизненная форма (дерево с многоярусной корневой системой).

В обследованном бассейне старовозрастные леса представлены отдельными массивами, разделенными каменистыми осыпями. По расстоянию до языков ледников они под-

разделяются на приледниковые и долинные, а по густоте древостоев – на относительно густые (380–540 экз./га) и разреженные (150–260 экз./га) [Николаева и др., 2015]. Древостои этих лесов – разновозрастные с тремя основными генерациями деревьев кедр и лиственницы. Первая генерация самая малочисленная, представлена остатками материнского полога, вторая – деревьями основного полога, третья – деревьями в основном подчиненной части древостоя. В формировании генераций выявляются три 150–200-летних сверхвековых цикла: XV – XVI, XVII – середина XIX, середина XIX в. – настоящее время (рис. 1, в).

Средний возраст деревьев первой генерации колебался от 460 до 570 лет, средняя высота – от 11 до 20 м, средний диаметр ствола – от 44 до 94 см; второй – от 270 до 355 (реже 410) лет, от 9 до 19 м, от 32 до 56 см; третьей – от 100 до 155 (215) лет, от 6 до 12 м, от 10 до 30 см соответственно [Бочаров, Савчук, 2015; Николаева и др., 2015]. Подрост разновозрастный с доминированием кедр возрастом до 50 лет и высотой 0,2–2 м (иногда 3 м).

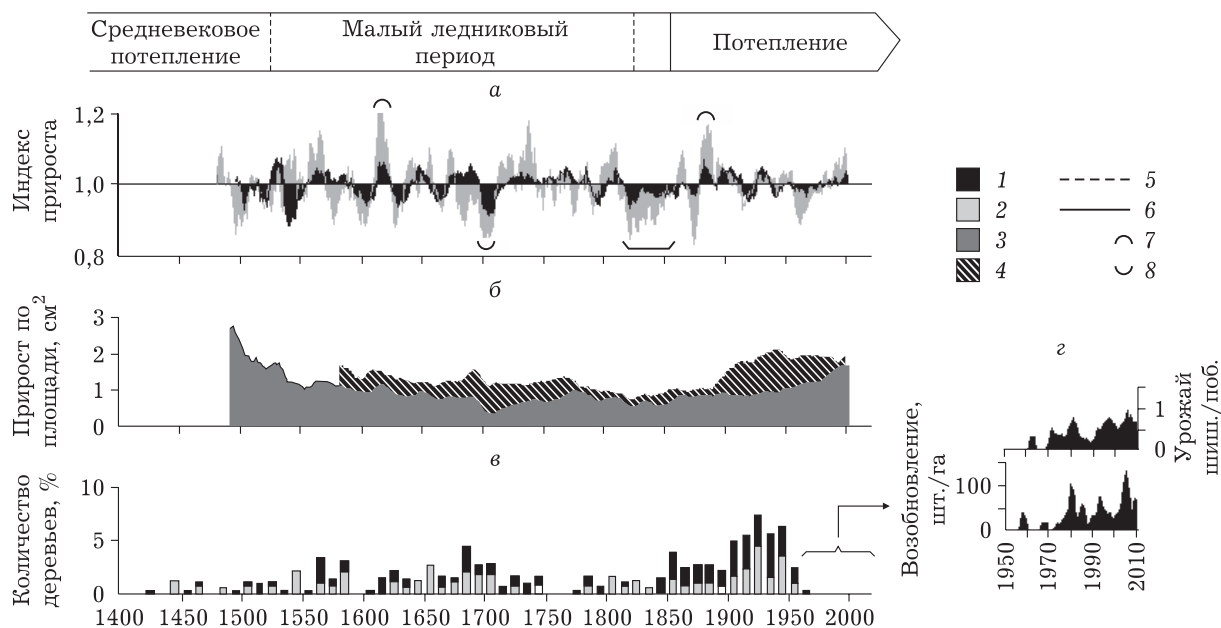


Рис. 1. Динамика индексов радиального прироста (а), максимального прироста по площади сечения ствола кедр (б), количества деревьев (в) в старовозрастных лесах, урожая шишек и возобновления кедр (з) в верховьях р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай).

1 – кедр; 2 – лиственница. Сообщества: 3 – приледниковые, 4 – долинные. Хронологии приростов (а, б) сглажены 11-летней скользящей средней, урожай шишек и возобновления (з) – 5-летней. Границы климатических периодов проведены по Lamb [1977] (5) и Окишеву [2011] (6). Периоды наибольших повышенных (7) и пониженных (8) индексов прироста, синхронных у лиственницы и кедр, показаны дугами

Для этих лесов построена 522-летняя хронология индексов радиального прироста по кедров и 539-летняя – по лиственнице. Амплитуда колебаний прироста у лиственницы, как у дерева с опадающей на зиму хвоей, выше, чем у вечнозеленого кедра (рис. 1, а). Хорошо выражена внутривековая цикличность ширины годичных колец: циклы 4,9–5,1 года, солнечный 10,6–11,4 года, брикнеровский 32–34 года и др. [Бочаров, Савчук, 2015]. Значительные повышения прироста, синхронные у обоих видов, отмечены в начале XVII в. и конце XIX в., а снижения – в начале XVIII и первой половине XIX в. (см. рис. 1, а).

Сравнение ширины колец и среднемесячных значений температуры воздуха и сумм осадков по ГМС Актру показало, что прирост лиственницы, как более чувствительного к внешним воздействиям по сравнению с кедром вида, лимитируется температурой начала вегетационного сезона (достоверные коэффициенты корреляции с температурой мая 0,55, июня и июля 0,50). Также выявлена слабая отрицательная связь прироста с осадками июня (–0,34) [Timoshok et al., 2016].

Анализ динамики прироста биомассы древостоев, оцененной по площади поперечного сечения ствола (по: [Briffa et al., 1998]), показал, что он изменялся во времени: выше в первой половине XVI в. и XX в., ниже в начале XVIII в. и XIX в. (рис. 1, б). В приледниковых лесах по сравнению с долинными (расстояние до языков ледников 0,5–0,9 и 1,5–2,4 км, высота 2200–2300 и 2150–2190 м соответственно) прирост ниже. Повышенная густота древостоев и экзогенные гравитационные процессы также способствовали его снижению [Николаева и др., 2015].

Сопряженный анализ ретроспективной динамики урожаев шишек и появления подроста кедра в 1950–2010 гг. показал значимую положительную корреляцию между ними (0,66). Обильные урожаи способствовали усилению возобновления в конце 1970-х, середине 2000-х годов. Снижение численности подроста (рис. 1, г) вызвано не только пониженными урожаями (во второй половине 1980-х, конце 1990-х гг.), но и низкими температурами июня – июля в 1950-е – 1960-е годы.

При исследовании флористического разнообразия старовозрастных лесов выявлено высокое α -разнообразие сосудистых расте-

ний: средняя видовая плотность на площадках 10×10 м – 36 видов, общее видовое богатство – 104 вида, что составляет около 50 % от флоры сосудистых растений, обнаруженных А. В. Куминовой [1960] в кедровых лесах всего Русского Алтая. Мониторинг состава и структуры кустарникового, травяно-кустарничкового и мохового ярусов показал их значительную стабильность в наблюдаемый период.

Лесотундровый экотон. В экотоне, как и в лесах, преобладающей жизненной формой у кедра и лиственницы является прямостоячее дерево с более или менее симметричной кроной. Они имеют средний возраст 80 и 90 лет соответственно. С увеличением абсолютной высоты у кедра достоверно снижается только высота, изменения остальных показателей (диаметр ствола и кроны, форма кроны) у кедра и всех показателей у лиственницы не выявлены. Относительно небольшие повреждения кедра приводят к изменению формы и строения кроны (многовершинные, асимметричные, вплоть до флаговых, кроны, “юбка”) и ствола (искривление в основании) деревьев. Одновременно возможно развитие относительно автономных структур в основании стволов деревьев (стланиковидные образования). Более сильные повреждения надземных частей деревьев способствуют появлению особой кустовидной формы, дальнейший рост ветвей которых может привести к образованию либо мало- и многоствольных деревьев, либо стланцев, а выворот деревьев – живого валежника. Особи кедра кустовидной формы имеют средний возраст 60 лет, стланца – 75. Доля прямостоячих деревьев составляет около 86 %, кустовидных – 10, стланцев – 4 %. Семеношение отмечено только у прямостоячих деревьев с симметричной кроной [Тимошок и др., 2009б; Николаева, Филимонова, 2016].

В древесном ярусе преобладает кедр (80 %) при незначительном участии лиственницы (20 %). На северо-западном склоне деревьев в 3 раза больше, чем на юго-восточном. Древостои представлены одной генерацией с возрастом 60–150 лет, а также единичными деревьями старших возрастов.

Появление деревьев здесь зафиксировано с 1770-х годов, процесс заселения активизировался с 1870-х годов. Массовое заселение началось с 1920-х годов и продолжается в настоящее время (рис. 2). Границы групп де-

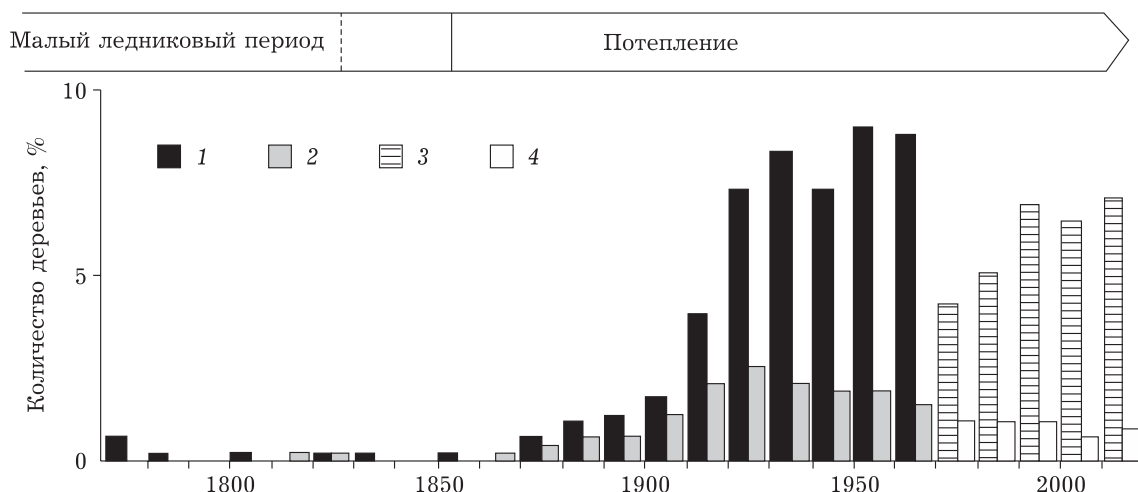


Рис. 2. Распределение по возрасту взрослых деревьев кедра (1) и лиственницы (2), подроста кедр (3) и лиственницы (4) в лесотундровом экотоне в верховьях р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай)

реьев за последние 160 лет продвинулись вверх от таковых сомкнутых лесов на 40–120 м (до высоты 2390 м над ур. м.), а границы отдельных деревьев, включая подрост, за последние 40 лет поднялись от таковых групп деревьев на 20–90 м (до 2480 м у кедр и до 2420 м у лиственницы). Репродуктивная граница кедр проходит на высоте 2350–2390 м, лиственницы – 2350–2420 м.

В лесотундровом экотоне выявлено самое высокое α -разнообразие сосудистых растений. Общее число видов – 254.

Сопряженный анализ семеношения деревьев в старовозрастных лесах и лесотундровом экотоне показал, что этот процесс начинается у кедр в лесах с 90–130 лет [Тимошок и др., 2009а], в экотоне – с 60–70 лет [Николаева, Филимонова, 2016]. В лесах “цветение” и пыление начинается в конце июня – начале июля, в экотоне – в середине – конце июля. Особенностью семеношения кедр и в лесах, и в экотоне являются высокие амплитуды колебаний числа заложившихся и созревших шишек (рис. 1, 2), корреляция динамики которых в лесах и экотоне положительная. Характеристики шишек и семян (размеры, количество полнозернистых семян, процент семинификации) близки у деревьев из старовозрастных лесов и экотона. Последний показатель (90–95 и 87–91 % соответственно) [Тимошок, Филимонова, 2008] очень высокий.

Молодые морены ледника Малый Актру. На молодых моренах у кедр и лиственницы

выделены три жизненных формы: одноствольное дерево, малоствольное дерево и дерево с “юбкой”. Преобладают одно- и малоствольные деревья (более 90 % от общего количества) с возрастом не более 100 лет. Специфичной для молодых морен жизненной формой кедр по сравнению со старовозрастными лесами является дерево с “юбкой” [Timoshok et al., 2016]. В начавшем формироваться здесь древесном ярусе преобладает лиственница (более 90 %) при незначительном участии кедр.

Мониторинг видового состава первичных сообществ позволил выявить высокое α -разнообразие сосудистых растений – 146 видов, что составляет 25 % от флоры сосудистых растений приледниковой флоры Алтае-Саянской горной области.

Первичные сукцессии растительности на молодых моренах ледников. Наиболее детально изучены первичные сукцессии растительности на молодых моренах ледников Малый Актру (2200–2300 м) и Левый Большой Актру (2370–2700 м), для которых установлено наличие трехстадийной сукцессии [Тимошок и др., 2008, 2020]. Для молодых морен Малого Актру последовательность стадий первичной сукцессии включает пионерную, ивово-моховую и лиственнично-березковую; для морен Левого Большого Актру – пионерную, ивово-мохово-лишайниковую и ивово-мохово-дриадовую стадии.

Первичная сукцессия на молодых моренах ледника Малый Актру выявлена на датирован-

ных гляциологами моренах ледника, спускающегося в верхнюю часть лесного пояса. Морены хорошо выделяются в рельефе. Они ограничены языком ледника и конечно-моренным валом середины XIX в. [Тимошок и др., 2003].

На первой разнотравной пионерной стадии происходит заселение пионерных видов сосудистых растений и листостебельных мхов, изначально поселяющихся разрозненно на мелкоземистых участках, к концу стадии формирующих простые одновидовые скопления. Число видов сосудистых растений – 78. Проективное покрытие растений очень низкое, к концу стадии оно достигает 10 %. Наибольшее обилие у пионерных видов *Dracoscephalum imberbe*, *Chamaenerion latifolium* и *Crepis karelinii*. В отдельные годы отмечался единственный подрост кедр 3–5 лет, который в дальнейшем элиминировался; подрост лиственницы отсутствовал во все годы наблюдений. Продолжительность стадии – около 40 лет.

Вторая ивово-моховая стадия сукцессии характеризуется ростом видового разнообразия (до 111 видов) и скачкообразным ростом проективного покрытия (к концу стадии достигает 50 %). Доминантами являются ивы (*Salix sapozhnikovii*, *S. vestita*, *S. coesia* и др.), а также *Myricaria dahurica*, которая к концу стадии сменяется шпалерным кустарником *Dryas oxyodonta*. Последние два вида формируют сложные микрогруппировки, включающие особи мирикарии или дриады, 2–5 видов трав, 1–2 вида ив, а ближе к концу стадии – молодые особи *Betula rotundifolia*. Формирование зарослей ив, резкое увеличение, разрастание и слияние микрогруппировок обуславливают упомянутый ранее скачок проективного покрытия. Под зарослями ив формируется моховой покров. На этой стадии отмечен подрост кедр с возрастом 3–50 лет, лиственницы – 30–50 лет. Продолжительность стадии – около 60 лет.

Для третьей лиственнично-березковой стадии характерны формирование обширных густых зарослей *Betula rotundifolia*, рост и развитие заселившихся в середине – конце предыдущей и начале этой стадии лиственниц. Видовое разнообразие снижается до 84 видов за счет конкурентной элиминации значительного числа раннесукцессионных видов с одновременным заселением поздне-сукцессионных. Под зарослями березки формиру-

ется сплошной моховой покров. Проективное покрытие достигло 80 %. Выявлена одна генерация лиственницы с возрастом 50–97 лет и кедр – 50–70 лет. В подросте преобладает кедр с возрастом 3–50 лет, лиственница единична с возрастом 30–50 лет. Эта стадия, начавшаяся около 100 лет назад, еще не завершена, так как, несмотря на рост и развитие ранее заселившихся лиственниц, формирование молодого лиственничного леса еще продолжается.

Первичная сукцессия растительности на моренах ледника Левый Большой Актру протекает выше лесного пояса на моренах, ограниченных языком ледника Левый Актру и конечно-моренным валом середины XIX в. ледника Большой Актру. Пионерная стадия на моренах ледника Левый Актру в значительной степени сходна с таковой Малого Актру. Проективное покрытие к концу стадии едва достигает 5 %, а число видов – 34. Ее продолжительность – около 50 лет.

Вторая ивово-мохово-дриадовая стадия на высоких моренных холмах Большого Актру также сходна с таковой Малого Актру, но в составе видов-участников сукцессии отсутствует формирующая микрогруппировки *Myricaria dahurica*, кроме того, велико участие лишайников, отсутствующих на моренах Малого Актру. На этой стадии активно заселяется дриада, формирующая микрогруппировки. Однако основной рост проективного покрытия идет за счет формирования в мезопонижениях отдельных редких групп ив (чаще всего *Salix sapozhnikovii*, *S. coesia* и *S. glauca*), не сливающихся в заросли. Число видов – 89, проективное покрытие к концу стадии достигает 30 %. Продолжительность стадии 60–70 лет, но на значительной части моренных холмов она еще не завершена.

Третья ивово-мохово-дриадовая стадия отмечена только в отдельных, хорошо увлажненных, защищенных от воздействия ветров чашеобразных понижениях между моренными холмами ледника Большой Актру. Количество видов – 94, проективное покрытие в разных чашеобразных понижениях варьируется от 40 до 80 %. Для этой стадии характерно разрастание ив, а *Betula rotundifolia* встречается единично. Достаточно высокое обилие имеет дриада, формирующая сложные, но не сливающиеся микрогруппировки. Деревья ли-

ственницы единичны с возрастом 60–95 лет, в подросте только 40-летние особи [Бочаров, Тимошок, 2013]. В последние 40 лет заселение лиственницы и кедра не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особый интерес для мониторинга современного состояния и ретроспективной оценки авангардных лесных экосистем на организменном, популяционном и экосистемном уровнях представляют старовозрастные леса. В горно-ледниковом бассейне р. Актру древесный ярус этих лесов сформирован кедром и лиственницей, предельный возраст которых достиг 500–600 лет, реже 700–800. Генеративный период у кедра длится не менее 500 лет. Комплекс экологических условий, кроме основной жизненной формы кедра и лиственницы (прямостоячее дерево), обусловил формирование еще девяти дополнительных структур и/или жизненных форм у кедра и трех у лиственницы. У кедра эти образования имели возраст 200–500 лет и сохраняли способность к семеношению. Факторами, способствовавшими повреждению и/или гибели отдельных надземных частей деревьев [Николаева, Савчук, 2015, 2021; Timoshok et al., 2016], были: 1) резкие перепады суточных и межсезонных температур вплоть до заморозков в период вегетации, усиливающих при ветре, снегопадах; 2) лавины, обвалы, камнепады, регулярно сходящие по склонам. Условия, способствовавшие вываливанию деревьев: 1) широкое распространение сердцевинных гнилей ствола у деревьев g_2 , g_3 состояний; 2) однобокая корневая система, формирующаяся на склонах у молодых деревьев. Образованию ветвей-канделябров на ветвях и живых пней способствовали гибель части кроны, низкая конкуренция и высокая инсоляция, живого валежника – наличие поверхности с уклоном и каменистым субстратом. Укоренению разных структур (ветвь-канделябр на нижних ветвях, стланиковидное образование) и жизненных форм (живой пенёк, живой валежник) способствовали: 1) соприкосновение ветвей с рыхлым субстратом, 2) достаточная влажность последнего, 3) повреждение ветвей в местах соприкосновения с субстратом. К образованию дерева с многоярусной корневой систе-

мой приводили многократные, но небольшие по величине засыпания обломочным материалом оснований стволов деревьев.

Древостои старовозрастных лесов сформированы тремя основными генерациями деревьев. Самая многочисленная третья генерация появилась в период современного потепления климата, вторая – в малый ледниковый период, самая малочисленная первая – в период средневекового потепления. Увеличение и уменьшение численности этих генераций, возможно, обусловлена вековыми и сверхвековыми циклами потепления и похолодания климата (третья и вторая соответственно) и гибелью деревьев из-за достижения ими предельного возраста (остатки первой генерации). Аналогичным образом колебалась максимальная биомасса деревьев: при средневековом и современном потеплении она увеличивалась, в малый ледниковый период – снижалась. Степень этих изменений дополнительно корректировалась расстоянием этих лесов (приледниковые, долинные) до ледников, оказывающих дополнительное охлаждающее влияние на деревья. Радиальный прирост деревьев сходным образом отражает внутривековые циклы погодно-климатических изменений, на что указывают положительные связи прироста с температурами вегетационного сезона.

Таким образом, большая продолжительность жизни и генеративного периода деревьев кедра и лиственницы, их высокие адаптационные способности (разнообразие дополнительных структур и/или жизненных форм), присутствие нескольких генераций деревьев в древостое и разновозрастного подроста, относительно высокая стабильность состава и структуры нижних ярусов леса свидетельствуют об устойчивости старовозрастных лесов как минимум последние шесть столетий на фоне долговременных изменений климата.

Экотоны представляют собой наиболее ярко выраженную зону раннего отклика наземных экосистем на региональные и глобальные изменения климата [Körner, 1999; Kullman, 2003]. В лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна р. Актру помимо основной жизненной формы (прямостоячее одноствольное дерево) у кедра выделено восемь дополнительных структур и/или жизненных форм [Николаева, Филимонова, 2016]. Фак-

торы, способствовавшие повреждению и/или гибели отдельных надземных частей деревьев и формированию новых жизненных форм, те же, что и в старовозрастных лесах, но степень их воздействия выше. Кроме того, существенным фактором являются толщина и плотность снежного покрова. В настоящее время у кедра и лиственницы в экотоне преобладают жизненные формы прямостоячих деревьев (более 80 %) в возрасте до 110 лет. Следовательно, климатические условия (температура и осадки) на протяжении XX в. в целом были благоприятны для их появления и роста. Отсутствие особей и/или наличие других жизненных форм на том или ином участке склона свидетельствуют о том, что здесь дополнительно воздействуют иные климатические (ветер, снежный покров) и неклиматические (лавины, обвалы и др.) факторы.

Среди выделенных у кедра и лиственницы на молодых моренах долинных ледников трех жизненных форм обращает на себя внимание такая специфическая по сравнению со старовозрастными лесами форма, как дерево с “юбкой” [Timoshok et al., 2016]. Причина ее формирования – совместное действие зимнего ветра и снега, за счет чего происходит регулярное обламывание боковых ветвей в середине ствола дерева и, как следствие, – разрастание нижних ветвей.

Анализ семеношения кедра показал, что его характеристики (высокая амплитуда колебаний числа заложившихся и созревших шишек, их размер, количество полнозернистых семян, процент семинафикации) сходны в старовозрастных лесах и лесотундровом экотоне. Это свидетельствует о том, что женская генеративная сфера одинаково реагирует на погодно-климатические условия в течение периода развития шишек. Деревья этих лесов и экотона различаются по времени начала “цветения” и пыления, возрасту вступления в генеративный период. Первый показатель, относящийся к мужской генеративной сфере, сильно зависит от температуры и осадков [Горошкевич, 1989], что в условиях экотона приводит к небольшому запаздыванию в образовании пыльцы у кедра. Второй показатель зависит от конкурентных взаимоотношений между деревьями, более слабых в экотоне, поэтому деревья здесь раньше приступают к семеношению.

Активизация процесса заселения в экотоне приходится на 1870-е годы, массового заселения – на 1920-е с запаздыванием от таковых на два десятилетия в старовозрастных лесах (1850-е и 1900-е годы соответственно). Первый этап, по-видимому, связан с началом потепления в 1850-х годах, второй – с дальнейшим потеплением. Массовое появление и сохранение подроста кедра с конца 1970-х годов в лесном поясе и с 1990-х годов в экотоне произошло вслед за резким потеплением после 1978 г. и повышением увлажнения после 1986 г. на Алтае.

В результате зафиксировано продвижение границ вверх по склонам в лесотундровом экотоне: групп деревьев – на 40–120 м от границы сомкнутых лесов за последние 160 лет (с 1850-х годов), одиночных деревьев – на 20–90 м от границ групп деревьев за последние 40 лет (с 1980-х годов). Продвижения границ старовозрастных лесов не обнаружено. Границы групп деревьев проходят на высоте 2390 м, отдельных деревьев – 2480 м у кедра и 2420 м у лиственницы, а репродуктивная граница – на высоте 2350–2390 м у кедра и 2350–2420 м у лиственницы. Все эти границы в экотоне в настоящее время близки по высоте к границам (около 2400 м) ранее здесь произраставших, но погибших на момент обнаружения в 1936 г. взрослых деревьев [Тронов, 1939]: групп деревьев – ниже примерно на 10 м, одиночных деревьев – выше на 20–80 м от границы погибших деревьев. Последние предположительно погибли в первой половине XIX в. во время максимального за последнее тысячелетие похолодания.

Анализ времени освобождения территории от снега и льда и отложения морен при отступании ледника Малого Актру и возраста деревьев, растущих на них, показал, что закрепление деревьев начинается спустя примерно 50 лет от момента начала освобождения территории (третья и вторая стадии сукцессии). Эти же сроки подтверждаются на участке морены (первая стадия сукцессии) вблизи отступающего в настоящее время языка ледника. Появлявшиеся в течение последних 40 лет особи периодически погибали на данном участке.

Сравнение структуры первичной растительности на молодых моренах двух долинных ледников, расположенных вблизи друг от друга, показало сходство хода первичных сукцессий на этих моренах. Различия морен

Малого Актру и Левого Большого Актру наблюдаются в количестве видов и проективном покрытии растений (существенно больше на моренах Малого Актру), их видовом составе, продолжительности стадий сукцессий (каждая стадия сукцессии примерно на 10 лет короче на моренах Малого Актру), пространственном распределении растительности. В пространственном распределении растительности на первой стадии сукцессии заметную роль играет субстрат, на второй – рельеф на моренах обоих ледников, на третьей – рельеф на моренах Большого Актру. Различия между моренами этих ледников особенно заметны на третьей стадии по составу доминирующих видов сосудистых растений (на моренах Малого Актру – это *Betula rotundifolia*, *Larix sibirica*, *Oxetropis ambigua*, *Astragalus frigidus* и *Hedysarum neglectum*; на моренах Большого Актру – *Dryas oxyodonta*, *Salix sapozhnikovii*, *S. glauca*, *Carex tristis*, *Lupinaster eximius*, *Castilleja pallida*), на второй и третьей стадиях – по роли мхов и лишайников (на моренах Малого Актру – мхи, Большого Актру – лишайники). Различия по большинству этих показателей, и особенно по проективному покрытию, по-видимому, связаны с тем, что морены Большого Левого Актру сложены менее структурированным грубым каменистым субстратом и расположены в более суровых экологических условиях субальпийской высотной зоны.

В континентальном климате Северо-Чуйского хребта общее проективное покрытие достигало 80 % за 150 лет в наиболее благоприятных экологических условиях верхней части высотной зоны лесов на моренах Малого Актру и только 60 % на моренах Большого Левого Актру. В Альпах покрытие морен ледника Пастерс достигает 100 % менее чем за 100 лет [Zollitsch, 1969], в Швеции – менее чем за 60 лет [Stork, 1963]. Следовательно, скорость роста общего покрытия растений на изученных моренах Горного Алтая значительно ниже, чем в горах Западной Европы с их более влажным и менее континентальным климатом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши мониторинговые исследования позволили получить уникальный для Алтая ряд данных, важнейшей особенностью которых

является включение в него дендроклиматической информации за последние 500 лет. Горно-ледниковый бассейн Актру является высокоценной ключевой территорией как эталон для исследований реакции антропогенно нарушенных высокогорных экосистем на климатические изменения, а также сохранения биологического разнообразия Алтая.

Выбор использованных методов в значительной степени отличается от зарубежных практик прежде всего за счет более широкого числа показателей, связанных с функционированием автотрофного блока, сфокусированностью на изучении эдификаторов лесных сообществ, определяющих функционирование лесов как целого, и включением в методологию мониторинга ретроспективных методов (дендрохронологических и ретрохронологических), позволяющих рассматривать изменения роста и семеношения при похолоданиях и потеплениях климата.

Сочетание междисциплинарного подхода, длительного ряда наблюдений, ретроспективного дендрохронологического анализа и изучения экологии эдификаторов делает возможным получение не только общей оценки современной динамики исследованных экосистем, но и прямого прогноза, полученного на основе эмпирических данных. Существующий уровень семеношения и возобновления кедра в старовозрастных лесах и заселение его в лесотундровый экотон указывают на то, что климатические условия на протяжении длительного времени в целом оптимальны для этого вида, а наличие семеношения в лесотундровом экотоне свидетельствует о дальнейшем продвижении границы дерева вверх, об образовании новых групп деревьев и в будущем их росте, о слиянии и превращении в новые кедровые леса. Сосуществование кедра и лиственницы на одной территории, экологическая пластичность обоих видов, продолжительный срок жизни и семеношения деревьев позволят лесам существовать в долине на протяжении длительного времени даже в том случае, если климатические изменения, включая снижение осадков и рост температур, сделают невозможным успешное заселение.

Исследование выполнено по госбюджетному проекту ИМКЭС СО РАН, номер FWRG-2021-0003. Авторы выражают глубокую благодарность

В. И. Якубовскому, Ю. К. Нарожному, Н. Г. Малахову за помощь в организации экспедиций, А. В. Лазареву, А. А. Березову, О. Ю. Пропастиловой за помощь в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Бочаров А. Ю., Савчук Д. А. *Larix sibirica* (Pinaceae) на верхней и нижней границах своего распространения (Северо-Чуйский хребет, Горный Алтай) // Раст. мир Азиат. России. 2015. № 3 (19). С. 22–29.
- Бочаров А. Ю., Тимошок Е. Е. Возрастная структура и радиальный рост лиственницы на молодых моренах Северо-Чуйского хребта // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2013. Т. 3, № 4. С. 60–64.
- Вайнагий В. И. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н., Савчук Д. А. Ретроспективное изучение динамики половой репродукции кедра сибирского // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Свердловск, 1990. С. 33–34.
- Воробьев В. Н., Нарожный Ю. К., Тимошок Е. Е. и др. Эколого-биологические исследования в верховьях р. Актру в Горном Алтае // Вестн. Том. гос. ун-та. 2001. Т. 274. С. 58–62.
- Горошкевич С. Н. Динамика заложения микростробилов на мужских побегах сосны кедровой сибирской в связи с погодными условиями // Экология. 1989. № 6. С. 33–40.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 209 с.
- Душкин М. А. Геоморфологический очерк ледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1967. Вып. 5. С. 42–65.
- Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 5. С. 7–130.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1960. 449 с.
- Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеиздат, 1987. 117 с.
- Николаева С. А., Савчук Д. А. Морфологические формы кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2013. № 2 (22). С. 101–114.
- Николаева С. А., Савчук Д. А. Морфологические формы кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта. Дендрохронологический аспект // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. 2015. Т. 8, № 4. С. 456–477.
- Николаева С. А., Савчук Д. А. Оценка методов дендроиндикации при датировании экзогенных гравитационных процессов прошлого в верховьях р. Актру (Горный Алтай) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2021. Т. 85, № 3. С. 392–404.
- Николаева С. А., Филимонова Е. О. Жизненные формы *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Раст. мир Азиат. России. 2016. № 1 (21). С. 16–23.
- Николаева С. А., Савчук Д. А., Бочаров А. Ю. Влияние различных факторов на прирост деревьев *Pinus sibirica* в высокогорных лесах Центрального Алтая // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. 2015. Т. 8, № 3. С. 299–318.
- Окишев П. А. Рельеф и оледенение Русского Алтая. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2011. 382 с.
- Севастьянов В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1998. 201 с.
- Семечкин И. В. Динамика возрастной структуры древостоев и методы изучения // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. Вып. 1. С. 422–445.
- Семечкин И. В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 380 с.
- Тимошок Е. Е., Филимонова Е. О. Семеношение *Pinus sibirica* (Pinaceae) в высокогорных лесных сообществах Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Раст. ресурсы. 2008. Т. 44, вып. 2. С. 10–15.
- Тимошок Е. Е., Нарожный Ю. К., Диркс М. Н., Березов А. А. Опыт совместных гляциологических и ботанических исследований первичных сукцессий растительности на молодых моренах в Центральном Алтае // Экология. 2003. № 2. С. 101–107 [Timoshok E. E., Narozhnyi Yu. K., Dirks M. N., Berezov A. A. Experience in combined glaciological and botanical studies on the primary plant successions on young moraines in the Central Altai // Rus. J. Ecol. 2003. Vol. 34, T. 2. P. 91–97].
- Тимошок Е. Е., Нарожный Ю. К., Диркс М. Н., Скороходов С. Н., Березов А. А. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск: Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
- Тимошок Е. Е., Николаева С. А., Скороходов С. Н., Савчук Д. А., Бочаров А. Ю. Особенности онтогенетических состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесах Центрального Алтая // Раст. ресурсы. 2009а. Т. 45, № 1. С. 3–12.
- Тимошок Е. Е., Тимошок Е. Н., Гуреева И. И. Первичные сукцессии растительности на молодых моренах в Северо-Чуйском центре оледенения // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 1. С. 46–61 [Timoshok E. E., Timoshok E. N., Gureeva I. I. Primary successions of vegetation on the young moraines in the North-Chuya center of glaciation (the Central Altai) // Contemporary Problems of Ecology. 2020. N 1. P. 36–47].
- Тимошок Е. Е., Филимонова Е. О., Пропастилова О. Ю. Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Экология. 2009б. № 3. С. 187–194 [Timoshok E. E., Filimonova E. O., Propastilova O. Yu. Structure and formation of conifer stands in the upper timberline ecotone on the North Chuya Ridge, Central Altai // Rus. J. Ecol. 2009. N 3. P. 172–179].
- Тронов М. В. Ледники горного узла Биш-Иирду // Тр. Том. гос. ун-та. 1939. Т. 95. С. 1–27.
- Тронов М. В. Ледники и климат. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 408 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988, 183 с.
- Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.

- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. 80 с.
- Agenda 21. 1992 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://sustainabledevelopment.un.org/outcomedocuments/agenda21>
- Briffa K. R., Schweingruber F. H., Jones P. D., Osborn T. J., Harris I. C., Shiyatov S. G., Vaganov E. A., Grudd H. Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today? // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1998. Vol. 353. P. 65–73.
- Douglass A. E. Climatic cycles and tree growth: A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington: Carnegie Inst., 1919. Vol. 1. 127 p.
- Grabherr G., Björnsen A., Dedieu J.-P., Haeberli W., Hohenwallner D., Lotter A. F., Nagy L., Pauli H., Psenner R. Long-term environmental observations in mountain biosphere reserves recommendations from the EU GLOCHAMORE project, long-term environmental observations in mountain biosphere // Mountain Research and Development. 2005. Vol. 25, N 4. P. 376–385.
- Greenwood G. The Global fair and workshop on long term observatories on mountain socio-ecological systems – Summary of summaries. Bern: MRI publ., 2014 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://mri.sciencetweb.ch/en/mri-global-events/2014-07-1619-reno-usa-mountain-observatories/synthesis/2437-mtnobservatoriessummaryofsummaries>
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring data and measurement // Tree-ring Bull. 1983. Vol. 43. P. 69–78.
- Körner C. Alpine plant life. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. 343 p.
- Kullman L. Changes in alpine plant cover – effects of climate warming // Svensk Bot. Tidskr. 2003. Vol. 97. P. 210–221.
- Lamb H. H. Climate. Present, past and future. London – New York: Methuen & Co Ltd, Barnes & Noble Books, 1977. Vol. 2. Climatic history and the future. 835 p.
- MIREN Road survey protocol of the mountain invasion research network. 2021 [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://55ed3a10-82d9-4ed2-b225-d29ab0c89233.filesusr.com/ugd/540254_48b-83c718e194c4e92d289685061f22a.pdf
- Mountains for Europe's future: A strategic research agenda. Bern: MRI publ. 2016 [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.oeaw.ac.at/fileadmin/Institute/IGF/PDF/News/Mountains_for_Europes_Future_04_16_d.pdf
- Pauli H., Gottfried M., Lamprecht A., Niessner S. Gloria field manual: Standard multi-summit approach, supplementary methods and extra approaches. 5th Ed. Vienna: GLORIA-Coordination, 2015 [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.researchgate.net/publication/277572524_The_GLORIA_field_manual_-_standard_Multi-Summit_approach_supplementary_methods_and_extra_approaches
- Rinn F. TSAP v3.5. Computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996.
- Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovsky A. M. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–20.
- Stork A. Plant immigration in front of retreating glaciers with examples from Kebnekajse area, northern Sweden // Geografiska Annaler. 1963. Vol. 45. P. 1–22.
- Timoshok E. E., Skorokhodov S. N. Species, coenotic and ecosystem diversity in headwater basin Aktru (Severo-Chuisky Range, Central Altai) // Global changes in mountain regions / Ed. M. F. Price. Duncow: Sapiens Publ., 2005. P. 144–145.
- Timoshok E. E., Timoshok E. N., Nikolaeva S. A., Savchuk D. A., Filimonova E. O., Skorokhodov S. N., Bocharov A. Yu. Monitoring of high altitudinal terrestrial ecosystems in the Altai Mountains // IOP Conf. Ser.: Earth and Environmental Sci. 2016. Vol. 48. P. 1–9.
- Zollitsch B. Die Vegetationsentwicklung im Pasterzenvorfeld // Eds.: J. Büdel, U. Glaser. Neue Forschungen im Umkreis der Glocknergruppe. Vol. 21. Wissenschaftliche Alpenvereinshefte, 1969. P. 267–290.

Environmental monitoring of the autotrophic section of terrestrial ecosystems in the Severo-Chuisky glaciation center (the central Russian Altai Mountains)

E. E. TIMOSHOK, S. A. NIKOLAEVA, E. N. TIMOSHOK, D. A. SAVCHUK, E. O. FILIMONOVA,
Yu. G. RAYSKAYA, S. N. SKOROKHODOV, M. N. BELOVA, A. Yu. BOCHAROV

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
634055, Tomsk, Akademicheskyy av., 10/3
E-mail: timoshokee@mail.ru*

Monitoring studies at the base test area – the Aktru glacial basin (Severo-Chuisky center of glaciation, Central Altai) – have been going on for 22 years and correspond to the world focus of scientific efforts on the study of mountain ecosystems. The article describes the main approaches to monitoring of mountain ecosystems

and their climatic response. The approaches are based on the leading role of their autotrophic section, especially edificators of forest ecosystems in the Russian Altai Mountains – Siberian larch and Siberian stone pine. The article presents the main results of monitoring in old-growth forests, forest-tundra ecotone and in forming ecosystems on young glacier moraines. The authors provided information on ecological plasticity, growth forms, stand structure, species diversity in communities. The formation of tree generations in the super-century warming / cooling cycles and relations of tree growth with the century and intra-century climatic changes were considered. Seed cone production in Siberian stone pine trees in the old-growth forests and the forest-tundra ecotone were comparatively analyzed. The current location of individual tree line, tree cluster line, and reproductive line were considered in the forest-tundra ecotone and the shifts were revealed them upward as response to climatic changes. A overview of primary successions on young moraines of the Maly Aktru and Left Bolshoi Aktru glaciers is given.

Key words: Monitoring, old-growth forest, forest-tundra ecotone, moraine, environmental factors, succession, the Russian Altai Mountains.