

Первичные сукцессии растительности на молодых моренах в Северо-Чуйском центре оледенения (Центральный Алтай)

Е. Е. ТИМОШОК¹, Е. Н. ТИМОШОК¹, И. И. ГУРЕЕВА², С. Н. СКОРОХОДОВ¹

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3
E-mail: timoshokee@mail.ru

²Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: gureyeva@yandex.ru

Статья поступила 27.03.2019

После доработки 24.05.2019

Принята к печати 03.06.2019

АННОТАЦИЯ

В континентальных условиях Северо-Чуйского центра оледенения (Центральный Алтай) исследованы первичные сукцессии растительности от поселения первых растений и формирования простых группировок до первичных растительных сообществ. Наблюдения проводили в течение 15 лет на молодых моренах долинных ледников Малый Актру (2200–2250 м над ур. м.) и Большой Левый Актру (2370–2500 м над ур. м.), в хронопоследовательностях от современных языков ледников до конечно-моренных валов середины XIX в. Выделены три стадии и четыре подстадии первичной сукцессии растительности, выявлены видовой состав сосудистых растений, мхов и напочвенных лишайников, доминирующие виды, охарактеризованы особенности первичной растительности. Получены представления о ходе сукцессий и их особенностях на разных абсолютных высотах в условиях верхней части лесного и подгольцового поясов. Установлено, что в ходе сукцессии за 150 лет в верхней части лесного пояса на молодых моренах формируется молодое лесное сообщество, в подгольцовом – совокупность микроценозов, подобных тундровым сообществам. В первичной сукцессии на моренах ледника Малый Актру участвуют 146 видов сосудистых растений, 44 вида мхов и 6 видов лишайников, на моренах ледника Большой Левый Актру – 128 видов сосудистых растений, 26 видов мхов и 8 видов лишайников.

Ключевые слова: молодые морены, сосудистые растения, мхи, лишайники, первичные сукцессии, Северо-Чуйский центр оледенения, Центральный Алтай.

В современный период глобальных изменений климата ледники отступают во всех горных системах мира [Barry, 2006]. Изучение сукцессий растительности на освободившихся

от льда территориях проводилось в областях с более мягким, чем в Сибири, и влажным климатом: в горах Западной Европы – Альпах [Lüdi, 1945; Zollitsch, 1969; Richard, 1973;

Schubiger, 1988; Andreis et al., 2001; Burga et al., 2010], в Скандинавии [Stork, 1963; Elven, Ruywarden, 1975; Elven, 1978; Matthews, Whittaker, 1987], в горах Северной Америки [Cooper, 1939; Lawrence, 1958; Reiners et al., 1971; Birks, 1980; Spence, 1985; Jones, del Moral, 2005].

Исследования сукцессий на молодых моренах горных систем Азии единичны; они проводились лишь в Гималаях [Тишков, 2007] и на Камчатке [Вяткина и др., 2007]. В континентальных условиях Алтая на молодых моренах ледников Северо-Чуйского, Южно-Чуйского и Катунского хребтов изучение первичных сукцессий растительности начато нами в 2000 г. [Тимошок и др., 2003, 2008, 2012; Timoshok et al., 2016]. Наиболее детально такие исследования проведены в Северо-Чуйском центре оледенения в горно-ледниковом бассейне Актру. Отдельно нами изучены состав и распространение одной из групп сосудистых споровых растений – папоротников в перигляциальной зоне ледников Центрального Алтая, в том числе на моренах [Гуреева, Тимошок, 2016].

Целью настоящего исследования было изучение первичных сукцессий и их особенностей на разных абсолютных высотах и в различных экологических условиях на молодых моренах долинных ледников Малый Актру и Большой Левый Актру, начиная от языков ледников до конечно-моренных валов середины XIX в.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Центральный Алтай – наиболее высокая часть Горного Алтая, где сосредоточено более 80 % всех ледников Русского Алтая. Средняя высота хребтов в Северо-Чуйском, Южно-Чуйском и Катунском центрах оледенения достигает 3100–3300 м над уровнем моря (ур. м.). Континентальный характер климата Алтая и всех центров оледенения определяется положением этой горной страны в центре Азиатского континента и значительным удалением от морей и океанов [Тронов, 1966].

В Северо-Чуйском центре оледенение достигает наибольшего развития в горном узле Биш-Иирду, в восточной части которого расположен горно-ледниковый бассейн Актру (50°05' с. ш., 87°45' в. д.) (рис. 1). По данным

метеостанции Актру (2150 м над ур. м.) среднегодовая температура в бассейне $-5,2$ °С, среднегодовое количество осадков 520 мм, относительная влажность воздуха в среднем 67 %. В летние месяцы, даже в июле, ночью температура нередко понижается до 0 ... +4 °С, а днем повышается до +15 ... +17 °С. В бассейне весь год преобладают ветры южного и юго-западного направлений. Летом в суточном ходе четко выражена смена долинных и горных ветров: долинные возникают днем и направлены из долины к осевой части хребта, а ночью дуют ветры обратного направления – горные [Ледники Актру, 1987; Севастьянов, 1998].

Исследования сукцессий растительности проводились нами на молодых моренах долинных ледников Малый Актру (2200–2250 м над ур. м.) и Большой Левый Актру (2370–2500 м над ур. м.) в течение 15 лет.

Максимальное наступание ледника Малый Актру отмечено в середине XIX в. [Душкин, 1965], когда он оканчивался на высоте 2200 м, где сформировался высокий конечно-моренный вал. Этот ледник является гляциологическим репером Алтая и более всего обеспечен гляциологическими данными: в 1911 г. положение его конца было отмечено профессором В. В. Сапожниковым; в 1936 г. – М. В. Троновым; с 1952 г. сокращение ледника измерялось гляциологами Томского университета ежегодно. С 1850 по 2008 г. ледник от-

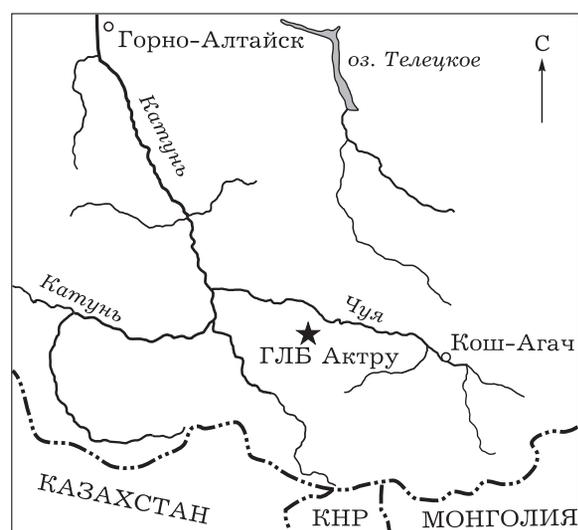


Рис. 1. Карта-схема Русского Алтая.

Звездочкой обозначено местоположение горно-ледникового бассейна Актру (ГЛБ Актру)

ступил на 810 м: с 1850 по 1911 г. – на 260 м, с 1911 по 1936 г. – на 90 м, с 1936 по 1952 г. – на 59 м, с 1952 по 1999 г. – на 256 м и с 1999 по 2008 г. – на 146 м [Тронов, 1939; Нарожный, Окишев, 1999; Narozhnyi, Zemtsov, 2011].

Молодые морены ледника Малый Актру спускаются в верхнюю часть лесного пояса. Сукцессия растительности здесь проходит при средней летней температуре +8,7 °С, средних температурах июня +8,4 °С, июля +9,7 °С, августа +7,9 °С. В рельефе представлены выровненные участки, мезопонижения, склоны разной крутизны.

Ледник Большой Актру в середине XIX в. сформировал хорошо выделяющийся в рельефе конечно-моренный вал на высоте 2370 м над ур. м. [Душкин, 1965]. С 1850 по 1936 г. ледник отступил от конечно-моренного вала на 288 м, к 1962 г. еще на 172 м, в целом – на 460 м. В 60-е годы XX в. в ходе дальнейшего сокращения ледник Большой Актру разделился на два самостоятельных ледника: Большой Левый и Большой Правый Актру; Левый Актру с 1962 по 2008 г. отступил на 500 м; Большой Правый Актру, язык которого бронирован мощным моренным чехлом, – на 200 м [Narozhnyi, Zemtsov, 2011].

Молодые морены ледника Большой Левый Актру расположены на высотах 2370–2500 м над ур. м. в подгольцовом поясе, на 200–300 м выше морен Малого Актру. Сукцессии растительности здесь проходят при более низких летних температурах (в среднем на 1,5–2 °С ниже): среднелетней +7,1 °С, средних температурах июня +6,7 °С, июля +7,8 °С, августа +6,6 °С.

В рельефе морен Большого Актру преобладают высокие холмы (до 10–20 м), сложенные почти исключительно валуно-щебнистым материалом, подвижным на крутых склонах. Участки с мелкоземом занимают небольшие площади, в основном в чашеобразных понижениях между холмами. Морены Левого Актру представлены пологими и крутыми (до 40°) участками, сложены преимущественно грубообломочным материалом.

Моренные отложения ледников Малый Актру и Большой Левый Актру представлены продуктами физического выветривания и переотложениями коренных пород: серицито-хлоритовых сланцев, филлитов, кварцитов [Ледники Актру, 1987]; они содержат в ос-

новном грубообломочный материал — валуны, щебень и небольшое количество мелкозема, который включает карбонаты; в грубообломочном материале они отсутствуют [Давыдов, Тимошок, 2010]. Первичные сукцессии растительности на молодых моренах обоих ледников проходят на карбонатном субстрате.

Сбор материалов на молодых моренах обоих ледников проводили в хронопоследовательностях — от языков ледников до конечно-моренных валов середины XIX в. на моренах, отложенных 0–5, 5–20, 20–40 (50), 40–70, 70–100, 100–150 лет назад, датированных на основе многолетних инструментальных гляциологических данных [Тронов, 1939, 1949; Нарожный, Окишев, 1999; Narozhnyi, Zemtsov, 2011]. В каждом фрагменте хронопоследовательностей тщательно выявляли виды сосудистых растений, мхов и напочвенных лишайников, отмечали распространение, общее проективное покрытие и покрытие – обилие каждого вида в баллах по шкале Braun-Blanquet [1932]: + – единично; 1 – довольно много особей при покрытии 1–5 %, 2 – обильно, 5–15 %; 3 – покрытие 15–25 %, 4–25–50 %, 5 – покрытие больше 50 % площади; отдельно отмечали прегенеративные и генеративные особи сосудистых растений. В выделенных хронопоследовательностях на моренах Малого Актру заложено 41, на моренах Большого Левого Актру – 38 пробных площадок (10 × 10 м²), описано более 90 микрогруппировок.

Все виды, встречающиеся в описаниях, разделены на две группы: основные участники сукцессии, которые фигурируют в большинстве описаний, и второстепенные виды, отмеченные в отдельных описаниях. Одни и те же виды в разных экологических условиях на моренах разных ледников могут быть основными участниками или второстепенными видами.

На обследованных моренах отмечались особенности формирования первичной растительности – от единичных особей, одновидовых агрегаций, простых и сложных группировок на ранних стадиях сукцессии до первичных сообществ или микроценозов на поздней стадии. Стадии и подстадии первичной сукцессии были выделены на основе изменения групп доминантов, жизненных форм, также по мере усложнения структуры первичной растительности. Рассматривались только крупные под-

разделения жизненных форм (в табл. 1 обозначены буквами английского алфавита): деревья (Т – Trees), кустарники (TSh – Tall shrubs), кустарнички (DSh – Dwarf shrubs), травы (Н – Herbs), мхи (М – Moses), лишайники (L – Lichenes).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ледник Малый Актру. Первичная сукцессия на моренах ледника Малый Актру проходит три стадии – первую (пионерную), вторую и третью (рис. 2). Пионерная и вторая стадии сукцессии подразделены на две подстадии каждая.

Пионерная стадия сукцессии (I) (50–230 м от ледника, на моренах, отложенных 5–40 лет назад) начинается на выровненных участках, сложенных в основном грубообломочным материалом с небольшими пятнами легкосуглинистого мелкозема. Первые растения – единичные особи трав *Saxifraga oppositifolia* L., *Chamaenerion latifolium* (L.) Sweet и *Crepis karelinii* Popov et Schischk. ex Czerep. встречены на расстоянии 50 м от языка ледника на микросайтах с мелкоземом.

На первой подстадии сукцессии (I.1) (50–150 м от ледника, морены, отложенные 5–20 лет назад) отмечено 68 видов сосуди-

стых растений. На благоприятных для заселения микросайтах – влажном мелкоземе между камнями, зарегистрировано 53 вида трав и 16 видов кустарников; основных участников 35 видов – травы, кустарники и кустарнички (табл. 1, 2), второстепенных видов – 33. Травянистые растения вступают в генеративный период онтогенеза, начинают цвести и плодоносить, кустарники находятся в прегенеративном периоде онтогенеза. В этих же микросайтах отмечены крайне редкие дерновинки 7 видов акрокарпных мхов, из которых 4 вида – основные участники (см. табл. 2). Все растения встречаются единично, распределены по площади случайно. Общее проективное покрытие растений в конце подстадии около 5 %.

На второй подстадии сукцессии (I.2) (150–230 м от ледника, морены, отложенные 20–40 лет назад) отмечено 60 видов сосудистых растений, из них 42 вида травянистых и 18 видов кустарников и кустарничков. Основных участников 38 видов – травы, кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2). Здесь встречается 6 видов акрокарпных мхов, 4 из них – основные участники (см. табл. 2). Особенностью этой подстадии является формирование одновидовых скоплений трав, мало видовых группировок трав и кустарников в прегенеративном состоянии, разрастание отдельно

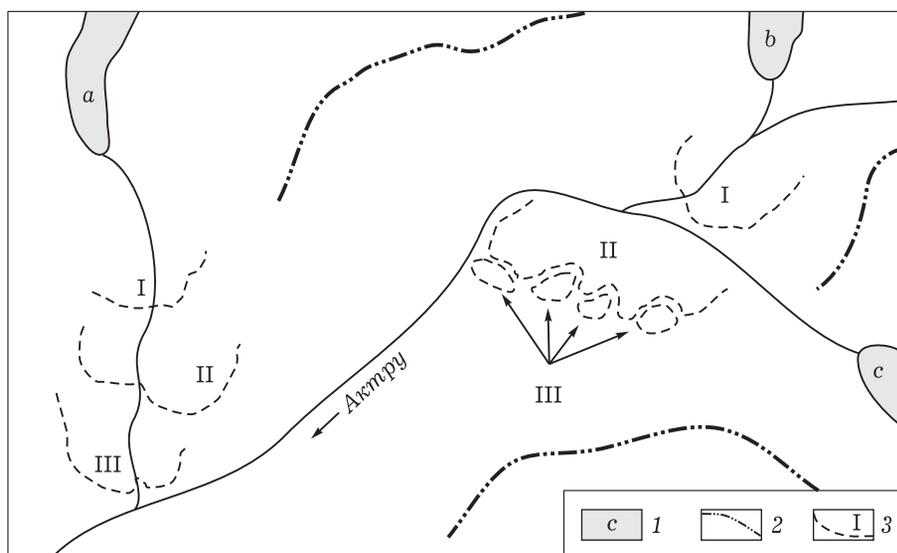


Рис. 2. Карта-схема стадий первичных сукцессий растительности на молодых моренах ледников Малый Актру, Большой Левый Актру.

1 – ледники: а – Малый Актру, b – Большой Правый Актру, с – Большой Левый Актру; 2 – линии водоразделов; 3 – границы стадий первичных сукцессий растительности на молодых моренах ледников Малый Актру и Большой Левый Актру: I – пионерная стадия, II – вторая стадия, III – третья стадия

Т а б л и ц а 1

Число растений разных жизненных форм на стадиях и подстадиях первичной сукцессии растительности на моренах ледников Малый Актру и Большой Левый Актру

Стадия и подстадия сукцессии	Малый Актру					Большой Левый Актру				
	T	Tsh + DSh	H	M	L	T	Tsh + DSh	H	M	L
I.1	–	13	22	4	–	–	4	11	3	–
I.2	–	13	25	4	–	–	17	24	5	3
I (всего)	–	13	25	5	–	–	17	24	6	3
II.1	2	15	35	10	–	–	20	29	8	3
II.2	2	18	39	12	–	–	22	35	8	3
II (всего)	2	19	39	14	–	–	22	35	9	3
III	2	18	35	14	–	–	22	35	9	3

П р и м е ч а н и е. T – деревья; Tsh – кустарники; DSh – кустарнички; H – травы; M – мхи; L – лишайники.

Т а б л и ц а 2

Основные участники первичных сукцессий на молодых моренах ледников Малый Актру и Большой Левый Актру

Молодые морены	Ледник Малый Актру					Ледник Большой Левый Актру					
	Стадии сукцессии		I		II	III	I		II		III
	Подстадии сукцессии	I.1	I.2	II.1	II.2		I.1	I.2	II.1	II.2	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
	Травы										
<i>Antennaria dioica</i>	–	–	+	+	+	–	–	–	–	+	
<i>Aquilegia sibirica</i>	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	
<i>Aster alpinus</i>	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	
<i>A. sibiricus</i>	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	
<i>Astragalus frigidus</i>	–	–	+	+	1	–	–	–	–	–	
<i>Bergenia crassifolia</i>	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	
<i>Bistorta vivipara</i>	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	
<i>Braya aenea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Campanula rotundifolia</i>	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+	
<i>Carex macroura</i>	–	–	–	+	+	–	–	–	+	+	
<i>C. tristis</i>	–	–	–	+	+	–	+	+	+	1	
<i>Castilleja pallida</i>	+	+	1	1	+	–	+	+	1	1	
<i>Chamaenerion latifolium</i>	+	1	1	1	+	+	+	1	1	+	
<i>Crepis karelinii</i>	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	
<i>C. polytricha</i>	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	
<i>Draba cana</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	
<i>Dracocephalum imberbe</i>	+	1	1	1	+	+	+	1	1	+	
<i>Elymus sajanensis</i>	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+	
<i>Erigeron altaicus</i>	+	+	+	+	+	–	–	–	+	+	
<i>E. eriocalyx</i>	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+	
<i>Festuca altaica</i>	–	–	+	+	+	–	–	–	–	+	
<i>F. kryloviana</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	
<i>F. lenensis</i>	+	+	+	+	+	–	–	–	+	+	
<i>Galium ruthenicum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	
<i>Gentiana macrophylla</i>	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	
<i>Gypsophila cephalotes</i>	–	–	+	+	+	–	–	+	+	+	
<i>Hedysarum neglectum</i>	–	+	+	+	1	–	–	+	+	+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Leontopodium ochroleucum</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Lupinaster eximius</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	1
<i>Minuartia kryloviana</i>	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+
<i>Orthilia obtusata</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Oxytropis alpestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>O. alpina</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>O. ambigua</i>	+	+	+	+	1	-	-	-	-	-
<i>O. oligantha</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>O. pauciflora</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Pachypleurum alpinum</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Patrinia sibirica</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Poa alpina</i>	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>P. altaica</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>P. attenuata</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. glauca</i>	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Pyrola rotundifolia</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Rhodiola coccinea</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. sibirica</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Silene chamarensis</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>S. turgida</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Trisetum mongolicum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			Кустарнички							
<i>Dryas oxyodonta</i>	+	+	1	2	1	+	+	1	1	3
<i>Empetrum nigrum</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Salix arctica</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>S. berberifolia</i>	+	+	1	1	1	+	+	1	1	+
<i>S. rectijulis</i>	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>S. reticulata</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+
<i>S. turczaninowii</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>S. vestita</i>	+	+	+	1	+	+	+	+	1	1
			Кустарнички							
<i>Juni perus pseudosabina</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Juni perus sibirica</i>	+	+	+	1	1	-	+	1	1	1
<i>Betula rotundifolia</i>	-	-	+	1	4	-	-	+	+	+
<i>Lonicera hispida</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>Myricaria dahurica</i>	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Salix coesia</i>	+	+	+	1	+	-	+	+	1	1
<i>S. divaricata</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>S. glauca</i>	+	+	+	+	1	-	+	+	1	1
<i>S. hastata</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>S. pyrolifolia</i>	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>S. recurvigemmis</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+
<i>S. sajanensis</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>S. saposhnikovii</i>	+	+	1	2	1	-	+	1	1	2
			Деревья							
<i>Larix sibirica</i>	-	-	+	+	2	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pinus sibirica</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
	Мхи									
<i>Abietinella abietina</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	+	
<i>Brachythecium salebrosum</i>	-	-	-	+	1	-	-	-	-	-
<i>Bryum caespiticium</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>B. elegans</i>	+	-	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>B. lonchocaulon</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Didymodon rigidulus</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ditrichum flexicaule</i>	+	+	+	1	1	-	+	+	+	1
<i>Distichium capillaceum</i>	-	+	+	1	+	-	+	+	+	+
<i>Pseudoleskeella rupestris</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Pylaisia polyantha</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Sanionia uncinata</i>	-	-	-	+	1	-	-	-	+	1
<i>Syntrichia ruralis</i>	-	-	+	1	1	-	-	+	+	+
<i>Stereodon revolutus</i>	-	-	+	1	2	-	-	-	-	-
<i>Tortella fragilis</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>T. inclinata</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	1
<i>T. tortuosa</i>	-	-	+	1	+	-	-	-	-	-
	Напочвенные лишайники									
<i>Cladonia pyxidata</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	+	2	1	+
<i>Vulpicida tilezii</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+

П р и м е ч а н и е. В колонках показано проективное покрытие – обилие видов в баллах по шкале Braun-Blanquet [1932]: + – единично; 1 – довольно много особей при покрытии 1–5 %, 2 – обильно, покрытие 5–15 %; 3 – покрытие 15–25 %, 4 – покрытие 25–50 %, 5 – покрытие более 50 % площади.

растущих прегенеративных особей ив и дри-ады. Небольшие одновидовые агрегации разновозрастных особей и простые маловидовые группировки трав формируются на влажном мелкозем; в их составе чаще всего встречаются *Draba cana* Rydb., *Braya aenea* Bunge, *Saxifraga oppositifolia*, *Poa glauca* Vahl. и *Trisetum mongolicum* (Hultén) Peschkova. Обилие растений низкое, за исключением трех видов: *Dracocephalum imberbe*, *Chamaenerion latifolium*, *Crepis karelinii* (см. табл. 2). Реже, в основном на мелкощепнистых участках, встречаются простые группировки кустарников и многолетних трав: *Salix saposhnikovii* A. K. Skvortsov + *Dracocephalum imberbe* Bunge + *Saxifraga oppositifolia* + *Crepis karelinii*; *Salix vestita* Pursh. + *Draba cana* Rydb. + *Poa glauca*; *Myricaria dahurica* DC. + *Saxifraga oppositifolia* + *Crepis karelinii* + *Braya aenea*. Мхи (см. табл. 2) образуют очень мелкие (диаметром около 2 см) изолированные дер-

новинки. Общее проективное покрытие растений в конце подстадии составляет около 10 %.

В целом в пионерной стадии сукцессии участвуют 78 видов сосудистых растений, из них основных участников – 38 видов: травы, кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2), второстепенных видов – 40. Среди второстепенных видов преобладают травянистые растения (*Braya rosea* Bunge, *Chorispora bungeana* Fisch., *Crepis nana* Richardson, *Draba sapozhnikovii* Ebel, *Erigeron politus* Fr., *Mesostemma martjanovii* (Krylov) Ikonn., *Minuartia verna* (L.) Hiern., *Oxyria digyna* (L.) Hill. и др.), кустарники редки (*Grossularia acicularis* Spach, *Ribes graveolens* Bunge, *Salix viminalis* L. и др.), деревья единичны (*Populus laurifolia* Ledeb., *P. tremula* L.). За период наблюдений на пионерной стадии зарегистрировано 10 видов мхов, из них 5 – основные участники сукцессии (см. табл. 2), 5 – второстепенные виды (*Bryum argenteum* Hedw.,

V. creberrimum Taylor, *Dicranella subulata* (Hedw) Schimp. и др.). Ядро пионерной стадии составляют невысокие (5–15 см) многолетние травы, которые цветут, плодоносят, устойчиво размножаются семенами, о чем свидетельствуют одновидовые скопления особей разного возраста. Распределение растений по площади случайное, мозаичное, из отдельных особей, их агрегаций и маловидовых группировок. Общее проективное покрытие растений к концу стадии достигает 10 %.

Вторая стадия сукцессии (II) (230–600 м от ледника, на моренах, отложенных 40–100 лет назад) выделена на выровненных участках с небольшими повышениями (каменистые гряды) и понижениями (русла временных водотоков).

На первой подстадии (II.1) (230–340 м от ледника, морены, отложенные 40–60 лет назад) обнаружено 83 вида сосудистых растений, в том числе 54 вида – травы, 26 – кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2). Основных участников 52 вида: 35 – травы, 15 – кустарники, 2 – деревья. Здесь отмечено 17 видов мхов, из них 10 – основные участники (см. табл. 2). Наибольшая встречаемость отмечена для восьми видов травянистых растений (*Castilleja pallida* (L.) Spreng., *Crepis karelinii*, *Chamaenerion latifolium*, *Draba cana*, *Dracocephalum imberbe*, *Poa glauca*, *Saxifraga oppositifolia*, *Trisetum mongolicum*), четырех видов кустарников (*Juni perus sibirica* Burgsd., *Myricaria dahurica*, *Salix tuvinensis* Gudoschn., *S. saposchnikovii*) и трех видов кустарничков (*Dryas oxydonta*, *Salix berberifolia* Pall., *S. vestita*). Для первой подстадии характерно появление сложных многовидовых группировок в понижениях рельефа. Они образованы в основном кустарниками и мхами, невелики по площади (диаметром до 1 м). В их состав входят генеративные особи *Myricaria dahurica*, *Salix saposchnikovii*, *S. vestita*, *S. tuvinensis*, *S. hastata* L., *S. glauca* L., *S. sajanensis* Nasarov. Под кустарниками формируется моховой покров из обособленных куртинок (10 × 15 см) *Bryum caespiticum*, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Ceratodon purpureus*, *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr, *Stereodon revolutus* Mitt., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr. В состав группировок входят единичные особи травянистых

растений, чаще всего *Erigeron altaicus* Popov, *Dracocephalum imberbe*, *Castilleja pallida*. Все травы и кустарники находятся в генеративном периоде онтогенеза, цветут, плодоносят и образуют полноценные семена; деревья находятся в прегенеративном периоде онтогенеза. Обилие большинства видов очень низкое, лишь у восьми видов оно составляет 1 балл (см. табл. 2). Распределение первичной растительности мозаичное. К пониженным участкам приурочены отдельные сложные группировки, к повышенным – простые группировки пионерных трав. В конце подстадии общее проективное покрытие растений достигает 15 %.

На второй подстадии (II.2) (470–600 м от ледника, морены, отложенные 60–100 лет назад) обнаружено 100 видов сосудистых растений (62 – травы, 32 – кустарники и кустарнички, 6 видов – деревья). Основных участников 59 видов, из них 39 – травы, 18 – кустарники и кустарнички, 2 – деревья (см. табл. 1, 2). Здесь произрастают 22 вида мхов, включая 12 основных участников (см. табл. 2), и 6 видов лишайников, все второстепенные (*Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot, *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *Flavocetraria nivalis* (L.) Karnefelt, *Peltigera scabrosa* Th. Fr., *Stereocaulon alpinum* Laur., *Vulpicida tilesii* (Ach.) Mattsson). Восемь видов кустарников, 3 вида трав и 5 видов мхов имеют на этой подстадии обилие в 1 балл и выше (см. табл. 2). Наиболее важными доминантами являются виды рода *Salix*: *S. berberifolia*, *S. saposchnikovii*, *S. vestita*, *S. tuvinensis* (см. табл. 2), формирующие хорошо развитый кустарниковый ярус, над которым возвышаются немногочисленные молодые деревца *Larix sibirica* и *Pinus sibirica*. Под пологом кустарников разрастается почти сплошной покров из акрокарпных (*Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch., *Ditrichum flexicaule* (Schw.) Hampe *Syntrichia ruralis*, *Tortella tortuosa*) и плевокарпных (*Stereodon revolutus* (Hedw.) Loeske) мхов. В течение этой подстадии происходит массовое отмирание особей *Myricaria dahurica*, вследствие чего мирикариевые группировки сменяются дриадовыми, которые включают *Salix saposchnikovii*, *S. hastata*, *S. vestita*, *Chamerion latifolium*, *Erigeron altaica* Trin. и др.; размеры группировок значительно увеличиваются. На повышениях обычны простые группировки травянистых растений *Castilleja pallida*, *Dracocephalum imberbe*,

Campanula rotundifolia, *Antennaria dioica* (L.) Gaerth, *Aster alpinus* L. и др., однако травы теряют ведущую роль в формировании первичной растительности. Общее проективное покрытие растений в конце второй подстадии достигает 50 %.

В целом на второй стадии сукцессии отмечено наибольшее число видов сосудистых растений – 111, из них основных участников – 60 видов: деревья, кустарники, кустарнички, травянистые растения (см. табл. 1, 2). Здесь зафиксировано и самое высокое участие второстепенных видов (51), среди которых травянистые цветковые (*Bistorta vivipara* (L.) Gray, *Erigeron flaccidus* (Bunge) Botsch., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Kobresia myosuroides* (Vill.) Flori, *Poa sibirica* Roshev., *Hylotelephium ewersii* (Ledeb.) Ohba, *Valeriana martjanovii* Krylov и др.), папоротники (*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Woodsia glabella* Br.), кустарнички (*Salix arctica* Pall., *S. viminalis* L., *S. turczanowii* Laksch. и др.), деревья (*Betula pendula* Roth, *Picea obovata* Ledeb., *Populus tremula*). На этой стадии отмечено 29 видов мхов, 14 из них – основные участники (см. табл. 2), 15 – второстепенные виды: *Atrichum tenellum* (Roehl.) Bruch, *Bryum bimum* (Schreb.) Turner, *B. capillare* Hedw., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и др. Все встреченные на этой стадии лишайники являются второстепенными видами. Ядро второй стадии составляют доминирующие кустарники (*Juniperus sibirica*, *Myricaria dahurica*), кустарниковые и кустарничковые ивы *Dryas oxyodonta* и акрокарпные мхи (*Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Sintrichia ruralis*, *Tortella tortuosa*) (см. табл. 2). Эта стадия характеризуется сменной доминирующей жизненной формы: травы замещаются кустарниками и кустарничками. Распределение первичной растительности мозаично-зарослевое: к пониженным участкам приурочены заросли кустарников, к повышенным – пятна *Dryas oxyodonta*, *Betula rotundifolia* и простые группировки трав.

Третья стадия сукцессии (III) (600–810 м от ледника, морены, отложенные 100–150 лет назад) выделена на моренах, сложенных валунами, крупными камнями, щебнем, мелкоземом. Число сосудистых растений на этой стадии снижается до 84, основных участников – 55 видов: 2 – деревья, 18 – кустарники и кустарнички, 35 – травы (см. табл. 1,

2); число второстепенных видов уменьшается до 29, это травы (*Astragalus alpinus* A. Gray, *Dianthus superbus* L., *Hieracium korshinskyi* Zahn., *Parnassia palustris* L., *Saussurea controversa* DC, *Scorzonera radiata* Fisch. и др.), папоротники (*Woodsia glabella*, *Cystopteris dickieana* Sim), кустарники (*Betula fruticosa* Pall., *Rosa oxyacantha* Vieb. и др.), деревья (*Picea obovata*, *Populus laurifolia*). Здесь отмечено 24 вида мхов: 14 – основные участники (см. табл. 2), 10 – второстепенные (*Bryum capillare* Hedw., *Brachythecium turgidum* (Hart.) Kindb., *Drepanocladus aduncus* и др.); кроме того, те же шесть второстепенных видов лишайников, что и на предыдущей стадии.

Эта стадия по составу, обилию основных участников и структуре растительности заметно отличается от первых двух. Здесь сформировалось молодое четырехъярусное лесное сообщество. В разреженном (сомкнутость крон 0,2) древесном ярусе преобладают молодые деревья *Larix sibirica* высотой 4–6 м; участие *Pinus sibirica* незначительно. В кустарниковом ярусе высотой 100–120 см господствует *Betula rotundifolia*, которой сопутствуют те же виды *Salix*, что и на второй стадии. Под кустарниками формируется сплошной моховой покров, в основном из плеврокарпных мхов: *Stereodon revolutus*, *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Brachythecium salebrosum* (Weber) Bruchet., *Sanionia uncinata* Hedw. Травяной ярус с доминированием *Astragalus frigidus* Gray, *Oxytropis ambigua* DC, *Hedysarum neglectum* Ledeb. формируется на открытых местах между плотными зарослями кустарников. На каменистых участках с подвижным субстратом вне зарослей кустарников преобладают группировки трав и молодые особи *Betula rotundifolia*, что позволяет прогнозировать дальнейшее разрастание ее зарослей на открытые участки морен. Ядро третьей стадии составляют *Larix sibirica*, *Betula rotundifolia* и плеврокарпные мхи. Здесь формируется разреженный древесный ярус из лиственницы сибирской, в кустарниковом ярусе господство переходит от ив к *Betula rotundifolia*, в моховом ярусе акрокарпные мхи сменяются плеврокарпными. Распределение первичной растительности крупномозаично-зарослевое. К концу стадии общее проективное покрытие в сформировавшихся растительных сообществах достигает 80 %.

Ледник Большой Левый Актру. Первичная сукцессия на моренах ледника Большой Левый Актру (см. рис. 2) включает 3 стадии и 4 подстадии.

Пионерная стадия сукцессии (I) проходит на моренах ледника (50–500 м от ледника, морены, отложенные 5–50 лет назад), сложенных грубообломочным материалом.

На первой подстадии (I.1) (50–250 м от ледника Левый Актру, морены, отложенные 5–20 лет назад) отмечено 37 видов сосудистых растений, среди которых преобладают травы (30 видов), растущие единичными экземплярами. Основных участников 15 видов (см. табл. 1, 2). Первыми на влажном мелкозем в нишах между валунами появляются молодые растения *Crepis karelinii*, *Chamaenerion latifolium*, *Dracosephalum imberbe*, *Saxifraga oppositifolia* и мох *Bryum lonchocaulon*, они найдены в 50 м от края ледника. Дальше от ледника к ним присоединяются *Braya aenea*, *Poa glauca*, *Trisetum mongolicum*. Почти все травянистые растения – невысокие многолетники, цветут и плодоносят. Очень редко встречаются прегенеративные особи четырех видов кустарников (см. табл. 1, 2). На влажном мелкозем в нишах между камнями отмечено 5 видов акрокарпных мхов, в том числе 3 основных участника (см. табл. 2); они образуют очень мелкие (диаметром 0,5 см) единичные дерновинки. Обилие всех видов растений очень низкое. Все растения встречаются единично, распределены по площади случайно, общее проективное покрытие в конце подстадии не превышает 1 %.

На второй подстадии (I.2) (250–500 м от ледника, морены, отложенные 20–50 лет назад) число видов сосудистых растений увеличивается до 49; основных участников 41 вид – травы, кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2). Здесь обнаружено 8 видов акрокарпных мхов, 5 из них основные участники (см. табл. 2), 3 вида второстепенные. На моренах Левого Актру в более суровых экологических условиях подгольцового пояса, чем на моренах Малого Актру, большинство кустарников из рода *Salix* и *Juni perus* существует только на этой подстадии. Их прегенеративные особи встречаются единично, на большом расстоянии друг от друга. В микросайтах на мелкозем, редко на щебне, формируются единичные агрегации разно-

возрастных особей одного вида и небольшие 2–3-видовые группировки трав *Poa glauca*, *Trisetum mongolicum*, *Crepis karelinii*; реже – небольшие группировки трав и мхов: *Draba cana* + *Bryum lonchocaulon*; *Erigeron eriocalix* + *Campanula rotundifolia* + *Silene chamaensis* + *Bryum lonchocaulon* + *Tortella fragilis* + *Ditrichum flexicaule*; группировки кустарниковых ив (*Salix saposhnikovii*, *S. tuvinensis*) и травянистых растений (*Chamaenerion latifolium*, *Erigeron eriocalix*, *Campanula rotundifolia*, *Silene chamaensis*). Акрокарпные мхи разрастаются под кустарниками или образуют небольшие обособленные пятна из отдельных куртинок с включением лишайника *Cladonia pyxidata*: *Bryum lonchocaulon* + *Tortella fragilis* + *Cladonia pyxidata*; *Bryum pallescens* + *Tortella inclinata* + *Cladonia pyxidata*. Отдельные пятна пионерных лишайников *Stereocaulon alpinum*, *Vulpicida tilesii* на щебнистом субстрате крайне редки. Обилие растений очень низкое (см. табл. 2). Все отмеченные виды растений и их простые группировки на небольших пятнах мелкозема рассеяны, единичны, распределены по площади случайно. Общее проективное покрытие к концу подстадии едва достигает 5 %.

В целом в пионерной стадии сукцессии участвуют 60 видов сосудистых растений (43 вида трав и 17 кустарников и кустарничков). Среди них 41 вид – основные участники, 19 видов – второстепенные, представленные травянистыми растениями (*Braya rosea*, *Chorispora bungeana*, *Crepis nana*, *Draba alpina* L., *Festuca brachiophylla* Shult., *Oxytropis pauciflora* Bunge, *Saussurea glacialis* Herder, *Waldheimia tridactylites* Kar. et Kir. и др.). В течение пионерной стадии появляется 8 видов мхов (6 – основные участники, 2 – второстепенные виды – *Bryum dichotomum* Hedw., *B. pallescens* Sw.) и 3 вида напочвенных лишайников, все основные участники. Обилие растений очень низкое. В этих экологических условиях ядро пионерной стадии не выделяется. Травы – невысокие многолетники, цветут и плодоносят; кустарники находятся в прегенеративном периоде онтогенеза. Распределение растений по площади случайное, пятнистое, из отдельных особей, их агрегаций и мало-видовых группировок. Общее проективное покрытие растений за пионерную стадию увеличивается с 1 до 5 %.

Вторая стадия сукцессии (II) (500–750 м от ледника Левый Актру, морены, отложенные более 70 лет назад) выделена на высоких моренных холмах Большого Актру, сложенных валунно-щебнистым субстратом.

На первой подстадии второй стадии (II.1), выявленной на плоских вершинах моренных холмов, зарегистрировано 68 видов сосудистых растений (46 – травы, 22 – кустарники и кустарнички). Основных участников 49 видов – травы, кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2). Здесь встречается 13 видов акрокарпных мхов, 8 из которых – основные участники (см. табл. 2), 5 видов напочвенных лишайников – 3 из них основные участники, среди которых наиболее обилен *Stereocaulon alpinum* (см. табл. 2). Подстадия характеризуется формированием первых сложных группировок растений, приуроченных исключительно к мезопонижениям на плоских вершинах моренных холмов. Группировки очень разрознены и имеют незначительные размеры (диаметром до 1–2 м). В их составе доминируют кустарничковые ивы (*Salix berberifolia*, *S. vestita*) и кустарники (*Juniperus sibirica*, *Salix sapozhnikovii*), которые в этих экологических условиях при пониженных температурах и сильных ветрах выживают только в стелющейся форме (высотой до 20 см). Травы и ивы цветут, плодоносят и образуют семена. Куртинки акрокарпных мхов (*Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Sintrichia ruralis*, *Tortella inclinata* и др.) разрастаются только в мезопонижениях под кустарниками. Многолетние травы с незначительным облием входят в состав сложных группировок с кустарниками или образуют на каменистом субстрате отдельные простые группировки. На повышенных участках разрастаются лишайники. Их пятна, в которых преобладают *Stereocaulon alpinum* и *Vulpicida tilesii*, занимают около 10 % поверхности морен. Обиление только у четырех видов кустарников, двух видов трав и *Stereocaulon alpinum* составляет 1 балл и более (см. табл. 2). Распределение первичной растительности мозаичное: к мезопонижениям на вершинах холмов приурочены отдельные сложные кустарниковые группировки, к повышениям – простые группировки пионерных трав и пятна лишайников. В конце подстадии общее проективное покрытие составляет 15 %.

Вторая подстадия второй стадии (II.2) выявлена на склонах моренных холмов, сложенных подвижным валунно-щебнистым субстратом. На этой подстадии отмечено 72 вида сосудистых растений: 43 – травы, 24 – кустарники и кустарнички, 5 видов деревьев. Основных участников 57 видов: травы, кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2), второстепенных – 15 видов. Здесь отмечено 18 видов мхов, из которых 8 – основные, 10 – второстепенные виды и 5 видов лишайников, из которых 3 – основные, 2 – второстепенные (см. табл. 2). На этой подстадии сложные группировки приурочены только к мезопонижениям на склонах холмов. Их размеры увеличиваются незначительно и на крупнокаменистом субстрате группировки не объединяются. В сложении группировок важная роль принадлежит семи видам кустарников и кустарничков. Травы – некрупные многолетники – не играют значимой роли в сложении растительности этой подстадии. Кроме этих видов в сложных и простых группировках с низким облием встречаются *Erigeron ericalix*, *Campanula rotundifolia*, *Silene chamarensis* и др. Значимую роль в сукцессии на второй подстадии имеют 2 вида лишайников – *Stereocaulon alpinum*, *Vulpicida tilesii*. Обиление у большинства видов растений очень низкое, достигает 1 балла лишь у 11 видов (см. табл. 2). Распределение первичной растительности мозаичное. К понижениям на склонах моренных холмов приурочены отдельные сложные кустарниковые группировки, к повышениям – простые группировки пионерных трав и пятна лишайников. К концу подстадии общее проективное покрытие составляет 15–20 %.

В целом на второй стадии сукцессии на моренах Большого Актру участвуют 82 вида сосудистых растений; 57 из них основные (см. табл. 1, 2), 25 – второстепенные виды, среди которых травянистые цветковые *Draba sapozhnikovii*, *D. fladnizensis*, *Elymus transbaicalensis*, *Erigeron politus*, *Minuartia verana*, *Myosotis imitata* Serg., *Papaver pseudocannescens* Popov и др., папоротник *Cystopteris dickieana*, кустарники *Salix bebbiana* Sarg., *S. ledebouriana* Trautv. и др., деревья *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Populus laurifolia*, *Betula pendula*. Мхи представлены 19 видами, из которых 9 – основные, 10 – второстепенные (*Brachythecium turgidum*,

B. cirrosum (Schwagr.) Schimp., *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., *Stereodon vaucheri* и др.). Напочвенных лишайников 6 видов: 3 – основных и 3 – второстепенных (*Cladonia pocillum*, *Flavocetraria nivalis*, *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm.). Ядро этой стадии в условиях подгольцового пояса составляют кустарники *Juniperus sibirica* и виды *Salix*, кустарничек *Dryas oxyodonta*, лишайник *Stereocaulon alpinum* и травы *Castilleja pallida*, *Dracocephalum imberbe*, *Chamaenerion latifolium*. На второй стадии сукцессии в первичной растительности происходит смена доминирующей жизненной формы: травы замещаются кустарничками *Dryas oxyodonta*, *Salix berberifolia* и кустарниками из родов *Salix*, *Juniperus* в стелющейся форме; увеличивается роль напочвенных лишайников. Распределение первичной растительности мозаичное: к пониженным участкам рельефа как на вершинах, так и на склонах моренных холмов приурочены отдельные сложные кустарниковые группировки, к повышенным – сложные дриадовые и простые группировки пионерных трав, а также пятна лишайников. Общее проективное покрытие растений к концу стадии составляет около 20 %.

Третья стадия сукцессии (III) (750–960 м от языка ледника, морены, отложенные более 100 лет назад) также проходит на моренах Большого Актру в наиболее увлажненных, защищенных от зимних ветров чапеобразных понижениях между моренными холмами, где в составе отложений преобладают мелкозем и мелкий щебень. На этой стадии зарегистрировано 90 видов сосудистых растений: 57 видов – основные участники: 35 – травы, 22 – кустарники и кустарнички (см. табл. 1, 2), 33 вида – второстепенные, среди которых травы (*Aster alpinus*, *Astragalus austrosibiricus* Schischk., *Bupleurum multinerve* DC., *Dracocephalum nutans* L., *Orostachys spinosa*, *Pedicularis anthemifolia* Fisch., *Pyrethrum abrotanifolium* Bunge и др.), кустарники (*Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Spiraea flexuosa* Fisch. и др.), деревья (*Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Populus laurifolia*). Мхи представлены 19 видами, 9 – основные участники (см. табл. 2), 10 – второстепенные (*Brachythecium turgidum*, *Encalypta procera* Bruch., *Stereodon vaucheri* и др.). Лишайники те же, что и на второй стадии.

В растительном покрове третьей стадии формируются три основных варианта микро-

ценозов, подобных тундровым сообществам: на пониженных участках с доминированием *Salix saposhnikovii*, *S. glauca* и *Carex tristis* (ивово-осоковая тундра); на повышенных каменистых – с преобладанием *Dryas oxyodonta* (дриадовая тундра). Ядро третьей стадии составляют в основном те же, что и на второй стадии сукцессии, кустарники (*Juniperus sibirica*, *Salix saposhnikovii*, *S. coesia*, *S. glauca*) и кустарнички (*Salix vestita*, *Dryas oxyodonta*), к которым присоединяются травы *Carex tristis*, *Lupinaster eximius*, *Castilleja pallida* (см. табл. 2). Распределение первичной растительности мозаично-зарослевое, проективное покрытие в среднем составляет около 60 %.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования первичных сукцессий на молодых моренах двух долинных ледников, расположенных в непосредственной близости друг от друга, показали, что видовой состав растений, формирующих растительный покров на освободившихся ото льда территориях, имеет как сходство, так и существенные отличия.

На моренах Малого Актру, находящихся в верхней части лесного пояса, в сукцессии участвует 146 видов сосудистых растений. По мере увеличения возраста морен их число увеличивается от 78 на пионерной до 111 видов на второй и снижается до 84 видов на третьей стадии. На моренах Большого Левого Актру, формирующихся в подгольцовом поясе, в сукцессии участвует 128 видов сосудистых растений. Их число возрастает от 60 на пионерной до 89 на второй и остается таким же на третьей стадии (90 видов). Однако число основных участников сукцессии почти одинаково: 59 (40 %) видов на моренах Малого Актру и 62 (48 %) – на моренах Большого Левого Актру. Хотя участие второстепенных видов высокое – 60 и 52 % соответственно, их роль в сукцессии растительности незначительна. На моренах Малого Актру в сукцессии участвует 44 вида мхов, их число увеличивается от 10 видов на пионерной до 27 на второй стадии и несколько снижается на третьей (24 вида); на моренах Большого Левого Актру обнаружено 26 видов мхов, их число увеличивается с 8 на пионерной стадии до 19 на второй и 21 на третьей стадии;

основных участников сукцессии здесь в 1,5 раза меньше, чем на моренах Малого Актру: 15 и 10 видов соответственно. В условиях подгольцового пояса у ледника Большой Левый Актру особенно заметно снижается роль плеврокарпных мхов. На моренах Малого Актру все напочвенные лишайники – второстепенные виды, на моренах Большого Левого Актру 3 вида лишайников являются основными участниками сукцессии.

На моренах ледника Малый Актру на пионерной стадии сукцессии в благоприятных для заселения микросайтах появляются единичные травы и мхи, которые сменяются простыми группировками пионерных трав и кустарников, не достигших пока взрослого состояния. Распределение растений по площади случайное, мозаичное, слабо связано с рельефом и значительно – с субстратом. На второй, ивово-моховой стадии первичной сукцессии на пониженных участках с мелкоземом появляются небольшие сложные группировки из *Myricaria dahurica*, кустарниковых ив и мхов, сменяющиеся обширными зарослями кустарниковых ив с развитым моховым покровом под ними, ивовыми и дриадовыми группировками. Пространственное распределение растительности все еще управляется рельефом. Третья, лиственнично-березково-моховая стадия – стадия молодого леса с разреженным древесным ярусом из *Larix sibirica*, густым кустарниковым ярусом с господством *Betula rotundifolia*, развитым моховым ярусом с преобладанием плеврокарпных мхов. Пространственное распределение растительности зарослевое, слабо зависящее от субстрата и рельефа, с постепенным захватом кустарниками соседних открытых каменистых участков.

На молодых моренах ледника Большой Левый Актру пионерная, разнотравная, стадия начинается в микросайтах с мелкоземом, где появляются единичные травы и мхи, видовой состав которых очень беден, затем появляются простые группировки, образованные пионерными травами, травами и мхами, мхами и лишайниками. Пространственное распределение растений имеет случайный мозаичный характер и зависит от субстрата. Вторая, мохово-лишайниково-ивовая стадия развивается на вершинах и на склонах моренных холмов, сложные группировки кустарниковых

ив с пятнами мхов под ними формируются только в понижениях рельефа. К вершинам моренных холмов приурочены довольно обширные пятна лишайников. Распределение растительности мозаичное, в значительной степени управляемое рельефом. Для третьей, ивово-дриадовой стадии характерно пятнисто-зарослевое распределение микроценозов с преобладанием ив, дриады и осоки в зависимости от увлажнения и каменистости субстрата. Все микроценозы формируются только в понижениях между моренными холмами, т. е. рельеф все еще определяет пространственное распределение растительности.

Наибольшую роль в сукцессии растительности на обследованных молодых моренах обоих ледников играют сравнительно немногочисленные доминантные виды. В начале наблюдаемой сукцессии – это травянистые растения (*Chamaenerion latifolium*, *Crepis karelinii*, *Dracocephalum imberbe*), на второй стадии – кустарники (*Juni perus sibirica* и *Salix sapozhnikovii*) и кустарнички (*Salix berberifolia*, *S. vestita*, *Dryas oxyodonta*). Состав доминантных видов наиболее значительно отличается на третьей стадии сукцессии: на моренах Малого Актру это *Betula rotundifolia*, *Larix sibirica*, *Oxítropis ambigua*, *Astragalus frigidus*, *Hedysarum neglectum*, на моренах Большого Актру – *Dryas oxyodonta*, *Salix sapozhnikovii*, *S. glauca*, *Carex tristis*, *Lupinaster eximius*, *Castilleja pallida*. Кроме этого на второй и третьей стадиях сукцессии значительны отличия в составе доминирующих видов мхов и лишайников (см. табл. 2). На моренах Малого Актру важную роль играют мхи, на моренах Большого Актру – лишайники. Следует отметить, что значительная роль лишайников на грубообломочном моренном субстрате отмечалась и для морен Большого Алечского ледника в Швейцарских Альпах [Ludi, 1945; Richard, 1973].

Наши исследования показали, что общее проективное покрытие растительности за 150 лет сукцессии на моренах Малого Актру изменяется от 5 % в начале пионерной стадии до 50 % на второй и достигает 80 % к концу третьей стадии. На моренах Большого Левого Актру общее проективное покрытие очень низкое – всего 1 % в начале и 5 % в конце пионерной стадии, увеличивается до 20 % на второй и достигает в среднем

60 % в микроценозах третьей стадии первичной сукцессии. Более низкое проективное покрытие на моренах Большого Левого Актру, по-видимому, обусловлено тем, что они сложены менее структурированным, грубым каменистым субстратом и расположены в более жестких экологических условиях подгольцового пояса.

A. Stork [1963] на скандинавских и B. Zollitsch [1969] на альпийских молодых моренах отмечали S-образный характер увеличения проективного покрытия с фазой сравнительно быстрого роста на средней стадии сукцессии. В континентальных климатических условиях Северо-Чуйского центра оледенения на моренах Малого Актру быстрое увеличение этого показателя отмечено на средней стадии сукцессии, на моренах Большого Левого Актру – на последней, третьей стадии, что, по-видимому, связано с более суровыми экологическими условиями. Наиболее важную роль в увеличении общего проективного покрытия играют кустарники и кустарнички начиная с первой подстадии второй стадии сукцессии. На молодых моренах Малого Актру их проективное покрытие увеличивается существенно: с 8–10 % в конце пионерной стадии до 40 % к концу второй и 70 % – к концу третьей стадии. На моренах Большого Левого Актру фаза быстрого роста общего проективного покрытия также связана с кустарниками и кустарничками: значения этого показателя увеличиваются с 5 % в конце пионерной стадии до 20 % к концу второй и затем нарастает в среднем до 60 % на третьей стадии сукцессии.

Необходимо отметить, что скорость роста общего проективного покрытия растений на обследованных моренах существенно ниже, чем в горах с более влажным и менее континентальным климатом Западной Европы и Северной Америки. Так, проективное покрытие на моренах ледника Пастерце (Альпы) достигает 100 % менее чем за 100 лет [Zollitsch, 1969], на моренах ледников Швеции менее чем за 60 лет [Stork, 1963], на моренах ледников Аляски менее чем за 40 лет [Reiners et al., 1971]. В континентальном климате Северо-Чуйского центра оледенения на обследованных моренах общее проективное покрытие достигло 80 % за 150 лет первичной сукцессии в наиболее благоприятных экологических

условиях верхней части лесного пояса на моренах Малого Актру и всего 60 % на моренах Большого Левого Актру.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В континентальных климатических условиях Северо-Чуйского центра оледенения в экологических условиях верхней части лесного пояса (2220–2240 м над ур. м.) на молодых моренах ледника Малый Актру и в условиях подгольцового пояса (2370–2500 м над ур. м.) на моренах ледника Большой Левый Актру выделены три стадии и четыре подстадии первичной сукцессии растительности. В ходе сукцессии освободившиеся ото льда территории заселяются сосудистыми растениями, мхами, напочвенными лишайниками.

В первичной сукцессии на моренах ледника Малый Актру участвуют 146 видов сосудистых растений, 44 вида мхов и 6 видов лишайников, ледника Большой Левый Актру – 128 видов сосудистых растений, 26 видов мхов и 8 видов лишайников.

Значительные различия экологических условий в пределах одного горно-ледникового бассейна позволяют наблюдать два варианта первичной сукцессии растительности. На моренах Малого Актру в ходе сукцессии разнотравная стадия сменяется ивово-моховой, и за 150 лет формируется молодое лесное сообщество; на моренах Большого Левого Актру разнотравная стадия сменяется лишайниково-ивовой, и за 150 лет формируются отдельные микроценозы, подобные тундровым сообществам.

Наиболее значительную роль в скорости роста проективного покрытия на моренах и Малого Актру, и Большого Левого Актру играют кустарники и кустарнички. Скорость роста общего проективного покрытия на обследованных молодых моренах значительно ниже, чем в районах с более влажным и мягким западно-европейским и северо-американским климатом.

Полученные в континентальных условиях Северо-Чуйского центра оледенения данные позволяют расширить представления о ходе, продолжительности и особенностях первичных сукцессий растительности на молодых моренах горных систем Азии.

ЛИТЕРАТУРА

- Вяткина М. П., Казаков Н. В., Муравьев Я. Д. Динамика растительности и почв в долине ледника Бильченков после дегляциации // *Материалы гляциологических исследований*. 2007. Вып. 102. С. 178–186.
- Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Папоротники в современной перигляциальной зоне Центрального Алтая // *Сиб. экол. журн.* 2016. № 1. С. 24–37. [Gureyeva I. I., Timoshok E. E. Ferns in the present-day periglacial zone of the Central Altai // *Contemporary Problems of Ecology*. 2016. Vol. 9, N 1. P. 18–28]. DOI: 10.1134/S 1995425516010054
- Давыдов В. В., Тимошок Е. Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // *Сиб. экол. журн.* 2010. № 3. С. 505–514. [Davydov V. V., Timoshok E. E. Forming of soils of the young moraines of the Aktru basin (Central Altai, Severo-Chuyskiy Range) // *Contemporary Problems of Ecology*. 2010. Vol. 3, N 3. P. 505–514]. DOI:10.1114/S 1995425510030161
- Душкин М. А. Многолетние колебания ледников Актру и условия развития молодых морен // *Гляциология Алтая*. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1965. Вып. 4. С. 83–101.
- Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеоиздат, 1987. 120 с.
- Нарожный Ю. К., Окишев П. А. Динамика ледников Алтая в регрессивную фазу малого ледникового периода // *Материалы гляциологических исследований*. 1999. Вып. 87. С. 119–123.
- Севастьянов В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
- 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., Narozhnyy Yu. K., Dirks M. N., Beryozov A. A. Experience of integration of glaciological and botanical investigations of the primary succession of vegetation on the young moraines of the Central Altai // *Russian Journal of Ecology*. 2003. N 2. P. 101–107].
- 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., 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. С. 144–151.
- Тишков А. А. Первичные сукцессии растительности на моренах ледника Ронгбук (г. Эверест, Китай) // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 2007. № 1. С. 28–34.
- Тронов М. В. Ледники горного узла Биш-Иирду // *Тр. Том. ун-та*. 1939. Т. 95. С. 10–27.
- Тронов М. В. Очерки оледенения Алтая. М.: Географгиз, 1949. 276 с.
- Тронов М. В. Ледники и климат. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 408 с.
- Andreis C. Caccianiga M., Cerabolini B. Vegetation and environmental factors during primary succession on glacier forelands: Some outlines from the Italian Alps // *Plant Biosyst.* 2001. N 35. P. 295–310.
- Barry R. G. The status of research on glaciers and global glacier recession: a review // *Prog. Phys. Geogr.* 2006. Vol. 30, N 3. P. 285–306.
- Birks H. J. B. The present flora and vegetation of the moraines of the Klutlan glacier, Yukon territory, Canada: A study in plant succession // *Quater. Res.* 1980. N 14. P. 60–86.
- Braun-Blanquet J. *Plant sociology*. New York: McGraw-Hill, 1932. 439 p.
- Burga C. A., Krüsi B., Egli M., Wernli M., Elsener S., Ziefle V., Fischer T., Mavris C. Plant succession and soil development on the foreland of the Morteratsch glacier (Switzerland): Straight forward or chaotic? // *Flo-ra*. 2010. N 205. P. 561–576.
- Cooper W. S. A fourth expedition to Glacier Bay, Alaska // *Ecology*. 1939. N 20. P. 59–130.
- Elven R. Association analysis of moraine vegetation at the glacier Hardangerjokulen, Finse, South Norway // *Norway Journal of Botany*. 1978. N 25. P. 171–191.
- Elven R., Ryywarden L. Dispersal and primary establishment of vegetation // *Fennoscandian Tundra Ecosystems*. Part 1. Plants and Microorganisms. Berlin: Springer-Verlag, 1975. P. 82–85.
- Jones C. C., del Moral R. Patterns of primary succession on the foreland of Coleman Glacier, Washington, USA // *Plant Ecol.* 2005. N 180. P. 105–116. DOI: 10.1007/s11258-005-2843-1
- Lawrence D. B. Glaciers and vegetation in southeastern Alaska // *Am. Sci.* 1958. N 46. P. 89–122.
- Lüdi W. Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des Grossen Aletschgletschers // *Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel*. Zurich: Geobotanische Forschungsinstitut Rübel, 1945. S. 35–112.
- Matthews J. A., Whittaker R. J. Vegetation succession on the Storbreen glacier foreland, Jotunheimen, Norway: a review // *Arctic Alp. Res.* 1987. N 19. P. 385–395.
- Narozhniy Yu., Zemtsov V. Current State of the Altai Glaciers (Russia) and Trends Over the Period of Instrumental Observations 1952–2008 // *AMBIO*. 2011. N 40. P. 575–588.
- Reiners W., Worley I., Lawrence D. Plant Diversity in a Chronosequence at Glacier Bay, Alaska // *Ecology*. 1971. N 52. P. 55–69.
- Richard J. L. Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses) // *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*. 1973. T. 83. S. 159–174.
- Schubiger C. Die Vegetation des Rhonegletscher Vorfeldes, ihre Sukzession und naturräumliche Gliederung // *Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz*. 1988. T. 64. S. 1–190.
- Spence J. R. A floristic analysis of neoglacial deposits in the Teton Range, Wyoming, U. S. A. // *Arctic Alp. Res.* 1985. N 17. P. 19–30.
- Stork A. Plant immigration in front of retreating glaciers with examples from Kebnekajse area, northern Sweden // *Geografiska Annaler*. 1963. N 45. P. 1–22.
- Timoshok E. E., Timoshok E. N., Nikolaeva S. A., Savchuk D. A., Filimonova E. O., Skorokhodov S. N., Bucharov A. Yu. Monitoring of high-altitude terrestrial ecosystems in the Altai Mountains // *IOP Conference Series: Earth Environmental Science*. 2016. Vol. 48, N 1. P. 1–9. DOI: 10.1088/1755-1315/48/1/012008.
- Zollitsch B. Die Vegetationsentwicklung im Pasterzenvorfeld // *Wissenschaftliche Alpenvereinsheft*. 1969. T. 21. S. 267–290.

Primary successions of vegetation on the young moraines in the North-Chuya center of glaciation (the Central Altai)

E. E. TIMOSHOK¹, E. N. TIMOSHOK¹, I. I. GUREYEVA², S. N. SKOROKHODOV¹

¹*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB RAS
634055, Tomsk, Akademicheskiiy av., 10/3
E-mail: timoshokee@mail.ru*

²*Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin av., 36
E-mail: gureyeva@yandex.ru*

The primary successions of vegetation have been investigated in the continental conditions of the North-Chuya center of present-day glaciation (the Central Altai) from the colonization of deglaciated terrains by the first plants and the formation of simple plant groups to the primary plant communities. The observations were carried out for 15 years on the young moraines of the valley glaciers of Maly Aktru (2200–2250 m) and Bolshoi Left Aktru (2370–2500 m above sea level), in chrono-sequences from the ends of glaciers to the moraines of the mid-19th century. Three stages and four sub-stages of the primary succession of vegetation were identified, the species composition of vascular plants, mosses and ground lichens was identified, the dominant species, the peculiarities of primary vegetation were characterized. The ideas about the course of successions and their peculiarities at different altitudes in the upper part of the forest and sub-chalet belts are obtained. It was identified that in the 150 period a young forest community is formed on new moraines in the upper part of the forest belt, and a combination of microcenoses similar to tundra communities are formed in the alpine belt. Primary succession of vegetation on both glacier forelands has some similarities, especially in early stages of ecosystems development (pioneer species composition, three-stage structure of successions); the strong differences appear during the late stages of succession. The primary succession of vegetation on the foreland of the Malyi Aktru glacier involves 146 species of vascular plants, 44 species of mosses and 6 species of lichens; on the foreland of Bolshoi-Levyi Aktru 128 species of vascular plants, 26 species of mosses and 8 ground lichens were recorded.

Key words: new moraines, vascular plants, mosses, lichens, primary successions, dynamics, North-Chuya center of glaciation, the Central Altai.