

ЭКОЛОГИЯ

УДК 57,945; 574.42; 58.02
doi: 10.17223/19988591/24/13

И.В. Волков, И.И. Волкова

*Научно-исследовательский институт биологии и биофизики
Томского государственного университета (г. Томск)*

ВРЕМЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ДОЛИНЫ АКТРУ (РЕСПУБЛИКА АЛТАЙ) В РЕЗУЛЬТАТЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Работа выполнена в рамках Госзадания Минобрнауки РФ
(проект № 4.4822.2011); в рамках гранта по Постановлению Правительства РФ
№ 220 (№ 14.B25.31.0001).

Частично исследования поддержаны РФФИ (грант № 13-04-00984)

Изучение долговременной динамики двух высокогорных фитоценозов долины Актру (Республика Алтай) в различных ландшафтных условиях показало различные изменения их состава, структуры и экологических характеристик. Наибольшие изменения наблюдаются в сообществе растений, произрастающих на боковой морене вблизи ледника; они обусловлены уменьшением интенсивности влияния ледника на прилегающую территорию в результате прогрессирующего таяния в зоне абляции. Изменения в приледниковой зоне (с 2000 по 2011 г.) отражаются в существенном усилении увлажнения экотопа, фиксируемом с помощью метода экологических шкал. Изменение микроклимата привело к исчезновению как ультраореофильных, так и горно-степных видов. Биоморфологическая трансформация в сообществе идет от преобладания дерновинных жизненных форм к господству стелющихся расположенных растений при существенном увеличении проективного покрытия. Кедр от стланиковой формы перешел к древовидной. Трансформация «климатически обусловленного» высокогорного луга происходит путем постепенного изменения состава видов, увеличения видового разнообразия и высоты травяного яруса при относительном постоянстве оптимумов растений по факторам увлажнения, богатства и засоленности почв, что отражает постепенный сдвиг поясных рубежей в результате увеличения годовой суммы температур.

Ключевые слова: высокогорная растительность; динамика климата; жизненные формы растений; экологические шкалы.

Введение

Одной из актуальных проблем современной экологии является изучение динамики ландшафтообразующих процессов, связанных с изменением климата. Растительность чутко реагирует на изменение климатической обстановки, что делает ее удобным индикатором, позволяющим изучать направления трансформации биоты наземных экосистем. Вместе с тем реакция растительности на изменения климата может быть прогнозируема лишь в

самых общих чертах, так как изменение каждого экологического фактора преломляет и трансформирует действие других факторов, специфичных для каждого местообитания (рис. 1).



Рис. 1. Упрощенная схема констелляции абиотических факторов, действующих на растение (*Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge) в высокогорьях [2]

Необходимо учитывать, что скорость трансформации и способность к восстановлению фитосистем зависит от их «буферной емкости» и устойчивости к действию конкретных экологических факторов. В оптимальных условиях фитоценозы, как правило, обладают значительным потенциалом устойчивости к внешним воздействиям без существенной трансформации структуры. Однако устойчивость каждой фитосистемы к изменениям различных экологических факторов специфична. В качестве примера можно привести влажные тропические леса, которые практически не восстанавливаются после уничтожения из-за быстрого разрушения почвенного покрова. С другой стороны, можно предполагать, что реакция экосистем тропических лесов на изменение климата вряд ли будет заметна в ближайшее время, так как это не приведет к существенному сдвигу климатических показателей из зоны оптимума, характерного для развития этого биома. В то же время в экологических условиях, приближенных к экотопическому пределу толерантности растительных организмов, даже небольшие изменения экологических

факторов могут вызвать существенные трансформации фитосистем. Эта особенность определяет важную роль растений-«экстремофилов» и растительности «предельных» местообитаний в индикации процессов, связанных с изменениями климата. В частности, И.М. Культиасов [1] в пятидесятые годы прошлого века, еще до того, как эта проблема привлекла всеобщее внимание, визуально отмечал тенденции аридизации климата высокогорий Западного Тянь-Шаня, проявляющиеся в остепнении высокогорной растительности.

Целью нашего исследования является сравнительное изучение долговременной динамики фитоценозов долины Актру (Республика Алтай) в различных ландшафтно-экологических условиях: растительности морен в зоне абляции и альпийских лугов.

При изучении влияния динамики климата на растительность необходимо учитывать её интегральный характер. Практически в любом контуре растительности можно встретить не характерные для него виды, экологический оптимум которых приурочен к другим местообитаниям, поэтому всегда можно говорить о некой её экологической неоднородности, под которой можно понимать дисперсию экологических характеристик растений в фитоценозе.

Как правило, экологическая неоднородность растительности в высокогорьях в наибольшей степени проявляется в субэкстремальных условиях, там, где уменьшение степени напряженности абиотических факторов позволяет формироваться открытым фитоценозам. В подобных условиях наблюдается наибольшее разнообразие стратегий адаптации и жизненных форм растений. Это прежде всего связано с тем, что в условиях климата, близких к пределу толерантности растений, возрастает дифференцирующая роль рельефа, определяющая контрастность местообитаний (от относительно благоприятных до экстремальных). Существенная экологическая дифференциация растений в высокогорьях в зависимости от рельефа хорошо объяснима с точки зрения закона толерантности. Действие ряда экологических факторов в высокогорьях приближается к пределу выносливости растительных организмов, и различия температур, влажности и других факторов, связанных с влиянием экспозиции, защитой от ветра, накоплением мелкозема и т.д., способствуют наиболее резкой дифференциации местообитаний в микрорельефе. Большая неоднородность горной территории, ее сильная расчлененность и разнообразие не только макроклиматических, но и микроклиматических условий создают исключительную пестроту и мозаичность в распределении биотопов и тем более микробиотопов, площади и объем которых подчас измеряются несколькими квадратными и кубическими сантиметрами [3].

Другой важной причиной, определяющей высокий потенциал экологической неоднородности высокогорных фитоценозов, является высочайшая временная динамика климатических факторов, когда в течение суток растения могут испытывать диаметрально противоположные воздействия – от промер-

зания до экстремально высоких температур, от иссушения до обводнения. Потенциально все виды высокогорных растений-гекистотермов приспособлены переносить такие условия, что является критерием их выживания, но оптимум их ассимиляции может быть смещен соответственно характеру их адаптивных комплексов. Таким образом, при динамике климатических факторов в течение небольшого периода времени неизбежно наступают условия, более благоприятные для одной группы видов, а затем – для другой. Подобные экологические «карусели» являются наиболее характерной чертой высокогорий как среды обитания растений. В результате в пределах одного местообитания в высокогорьях могут встречаться, казалось бы, экологически не совместимые виды растений, имеющие различные экологические оптимумы. Такие экологически неоднородные фитоценозы можно рассматривать как удобные индикаторы климатических флуктуаций, по определению чутко реагирующие на любое изменение экологического равновесия. С другой стороны, большинство закрытых фитоценозов, виды которых в результате длительной совместной эволюции должны обладать меньшей экологической амплитудой за счет лучшей адаптации к фитоценотическим условиям, представляются относительно устойчивыми системами с высокой буферной емкостью, в том числе и за счет средообразующих свойств растительного сообщества.

Материалы и методики исследования

В исследовании модельных высокогорных фитоценозов долины Актру (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай) – моренной растительности ледника Малый Актру в зоне его абляции и растительности нивального низкотравного луга, не испытывающего прямого воздействия ледника, на плато Водопадный в верховьях долины р. Тюте – использовался метод сравнения долговременной динамики фитоценозов. Для сопоставления приведены анализ видового разнообразия, метод стандартных экологических шкал (по факторам увлажнения и богатства – засоления почв) с обработкой результатов в среде интегрированной ботанической информационной системы IBIS 6.2 с применением интегральной среднеарифметической оценки для каждого фитоценоза (линия минимального конфликта), а также биоморфологический анализ сообществ с оценкой динамики преобладающих жизненных форм.

Результаты исследования и обсуждение

На северном макросклоне Северо-Чуйского хребта (Алтай) в долине Актру, где общее годовое количество осадков составляет более 700 мм [4], на высоте 2 350 м над ур.м. в 2000 г. на левой старой боковой морене ледника Малый Актру в пределах площади одного геоботанического описания было изучено сообщество растений, состоящее из камнеломки супротивнолистной (*Saxifraga oppositifolia* L.), смолевки вздутой (*Silene turgida* Bieb. ex

Bunge) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) [5]. Камнеломка в этом местообитании находилась вблизи нижней границы своего высотного распространения в долине. Смолёвка, хотя и отмечена в работе Н.В. Ревякиной [6] в составе приледниковой флоры, в данном местообитании находится на пределе своей экологической амплитуды, являясь типичным ксерофильным видом каменистых степей и скальных участков нижележащих Курайской и Чуйской котловин. В долине Актру этот вид встречается на каменистых россыпях в нижележащем лесном поясе. Сосна сибирская в данном месте находилась вблизи верхнего высотного предела своего распространения в долине. Экологический диапазон рассматриваемых видов по фактору увлажнения, согласно оптимумной градиентной шкале А.Ю. Королюка [7], составил 13 ступеней (рис. 2). Данные виды представляли собой дерновинные растения (камнеломка и смолёвка), кедр имел стланиковую форму. Все растения многолетники, следовательно, прошли «фильтр» экотопического отбора данного местообитания и были обнаружены не в единичном экземпляре. Такие группировки растений, отдельные компоненты которых находятся на пределе своей экологической амплитуды, как и все пограничные растительные сообщества, довольно чётко индицируют изменения экологической обстановки и могут служить для целей многолетнего мониторинга [5].

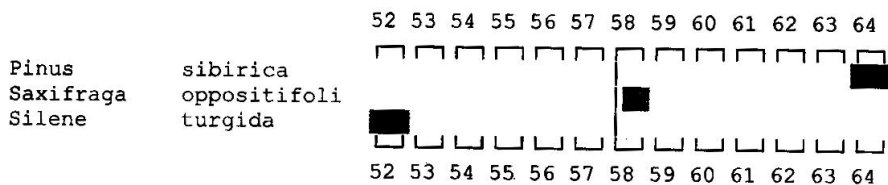


Рис. 2. Составной градиентный (экологический) профиль ряда видов сообщества на морене ледника Малый Актру (Алтай) (2000 г.).

Градиентная шкала: Королюк [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV].

Количество градаций: 120. Показана линия минимального конфликта (|, 57.967)

Летом 2011 г. данное сообщество было обследовано вновь. Результаты показали, что камнеломка и смолёвка исчезли не только из состава сообщества, но вообще не обнаружены на гребне морены. Зато появилось несколько видов ив (*Salix berberifolia* Pallas, *S. hastata* L., *S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv.), можжевельник ложноказацкий (*Juniperus pseudosabina* Fischer et Meyer), дриада (*Dryas oxyodonta* Juz.), шикша (*Empetrum nigrum* L.), эдельвейс (*Leontopodium ochroleucum* subsp. *conglobatum* (Turcz.) V. Khan.). Проективное покрытие существенно увеличилось, кедровые стланики стали более многочисленными и высокорослыми, хотя существенного повышения сомкнутости, обеспечивающего контакт между компонентами фитоценоза, по-прежнему не наблюдалось. Относительно высокую роль в сообществе стали играть «расползающиеся» растения с погруженными в субстрат побегами (ивы, можжевельник).

Исходя из экологических оптимумов данных видов (рис. 3), можно заключить, что климат на морене стал не только более влажным, но и теплым, что привело к довольно быстрой трансформации растительности. В данном случае экологическая шкала увлажнения показывает однопавленную динамику изменения растительности, вызванного всем комплексом экологических факторов, которые привели к исчезновению как ультра-ореофильного, так и горно-степного элементов в данном местообитании. Такая относительно быстрая трансформация растительности на морене связана с деградацией ледника Малый Актру: стремительно сокращаются его размеры и масса льда в зоне абляции. В результате этого процесса сокращается и зона, в которой ледник «контролирует» климат местообитаний, делая его более сухим и холодным, что препятствует внедрению в приледниковую зону как горно-степных, так и ультраореофильных элементов флоры; эти элементы пространственно разобщены в системе высотной поясности Алтая.

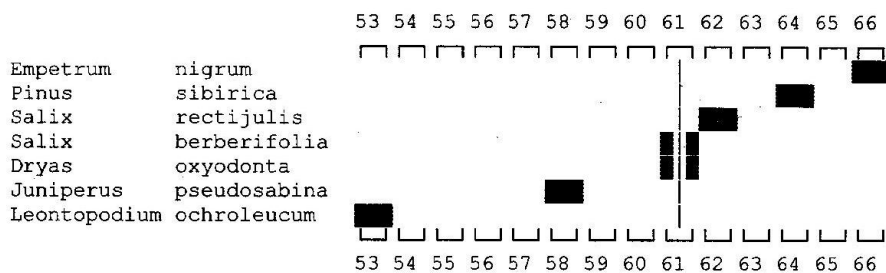


Рис. 3. Составной градиентный (экологический) профиль ряда видов сообщества на морене ледника Малый Актру (Алтай) (2011 г.).
Градиентная шкала: Королук [7]: увлажнение (Опт) [KR_{UV}]. Количество градаций: 120. Показана линия минимального конфликта (|, 61.780)

Изменение растительности наблюдается и в сомкнутых растительных сообществах высокогорий, не находящихся в зоне непосредственного влияния ледников. На рис. 4 и 5 показано сравнение двух высокогорных фитоценозов в верховьях долины Тютю (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай), описанных в одном месте с промежутком в 16 лет, для которых также построен экологический профиль по фактору увлажнения. При взгляде на видовой состав сообществ можно сказать, что это разные фитоценозы, хотя и с достаточно высоким уровнем сходства.

Анализ интегральной характеристики сообществ по фактору увлажнения с помощью метода экологических шкал показывает небольшой сдвиг в сторону увеличения увлажнения сообщества, описанного в 2010 г. Анализ по факторам богатства и засоленности (всего 30 градаций шкал) показал высокую интегральную степень сходства сообществ по этому фактору – 10,83 в 1993 г. и 10,81 в 2010 г. [7].

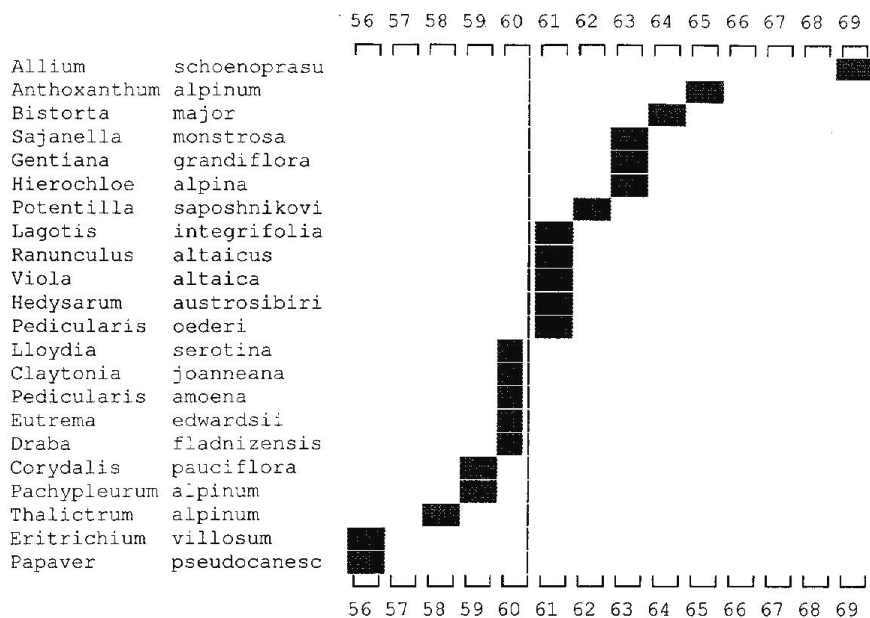


Рис. 4. Составной градиентный (экологический) профиль нивального луга в верховьях р. Тютю, Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай (1993 г.). Градиентная шкала: Королук [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV]. Количество градаций: 120. Количество таксонов: 25 (исходное), 22 (включенных в профиль). Сортировка: по минимуму, по оптимуму, по максимуму. Показана линия минимального конфликта (| , 60.8)

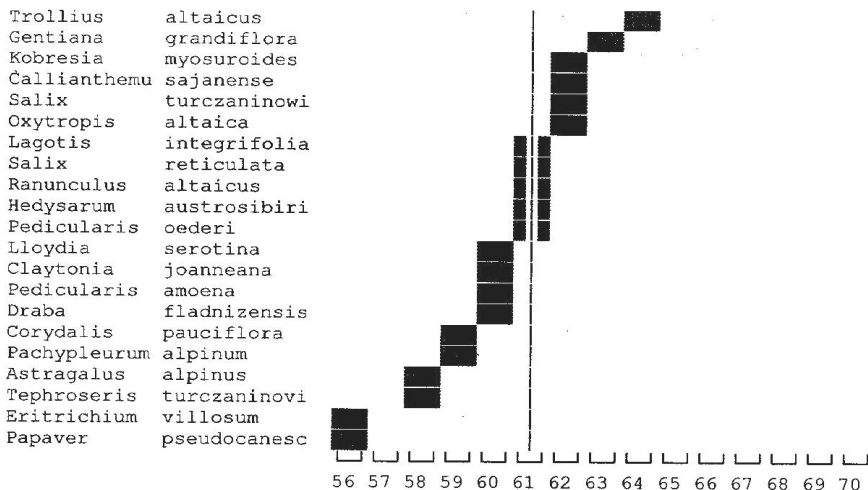


Рис. 5. Составной градиентный (экологический) профиль нивального луга в верховьях р. Тютю, Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай (2010 г.). Градиентная шкала: Королук [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV]. Количество градаций: 120. Количество таксонов: 31 (исходное), 26 (включенных в профиль). Сортировка: по минимуму, по оптимуму, по максимуму. Показана линия минимального конфликта (| , 61.24)

Таким образом, характер увлажнения и богатство почв практически не изменяются (или лежат в границах погрешности), при этом наблюдаются изменение и увеличение видового состава растений, что является следствием развития фитоценоза от типичного низкотравного к среднетравному альпийскому лугу. Об этом свидетельствует появление в составе сообщества растений, характерных для среднетравных альпийских лугов Алтая (*Trollius altaicus* C.A. Meyer, *Swertia obtusa* Ledeb.), и выпадение видов (*Astragalus alpinus* L., *Callianthemum sajanense* (Regel) Witasek, *Saussurea foliosa* Ledeb.), которые более характерны для низкотравных хионофильных лугов. Биоморфологическая трансформация сообщества выражается в некотором уменьшении роли травянистых розеточных растений, формирующих травяной ярус высотой 10–15 см, и появлении и постепенном преобладании травянистых нерозеточных и розеточных растений, которые формируют ярус высотой 20–30(40) см. Трансформация данного сообщества, скорее всего, связана с повышением значения суммы средних температур. Данный фактор, кроме непосредственного влияния на растения, обеспечивает большую скорость таяния снежников и минерализацию органических остатков в почве.

Можно предполагать, что при дальнейшем потеплении климата (при условии сохранения теперешнего уровня осадков) на месте низкотравного нивального луга в относительно короткий период сформируется типичный альпийский среднетравный луг. В целом выявленные тенденции соответствуют сдвигу вверх поясных рубежей в чрезвычайно краткий по геологическим масштабам период времени, который визуальнo наблюдается в подъеме высотной границы лесного пояса. При этом необходимо учитывать, что вертикальная миграция растительных группировок, индицирующая сдвиг поясных рубежей в горах, связана не только с изменением климатической обстановки, но и с изменением специфики местообитаний, определяемых комплексом факторов, связанных с абсолютной высотой над уровнем моря. Поэтому не следует ожидать, что сдвиг поясных рубежей в горах будет автоматически сопровождаться только подъемом высот распространения растительных сообществ. Этот процесс связан с существенной трансформацией фитоценозов плакорных и неплакорных рядов растительности, обусловленной изменением всего комплекса факторов местообитаний. Кроме того, следует предположить, что с постепенным уменьшением площади снежников, фирновых полей и ледников значение хионофильных и перигляциальных растительных сообществ в высокогорных ландшафтах будет уменьшаться, а роль плакорной растительности – возрастать. При сохранении нынешних тенденций в изменении климатической обстановки это ведет к экологической гомогенизации высокогорной растительности на ландшафтном уровне организации, которая будет отражать климатические закономерности проявления высотной поясности.

Заключение

Данные наблюдения, ввиду ограниченности территории исследования, не претендуют на абсолютную репрезентативность. Основной целью статьи является показ перспективности многолетних сравнительных мониторинговых наблюдений динамики растительности высокогорной зоны на пробных площадях, заложенных в различных ландшафтно-экологических условиях. Подобные исследования особенно актуальны на базе высокогорного стационара ТГУ «Актру», недавно вошедшего в сеть полярных исследовательских и мониторинговых экологических стационаров INTERACT, что предполагает закладку в различных ландшафтно-экологических условиях постоянных пробных площадей для многолетних мониторинговых исследований динамики растительного покрова в связи с изменениями климата.

Литература

1. *Культиасов И.М.* Особенности экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. М. : Изд-во АН СССР, 1955. 127 с.
2. *Волков И.В.* Связь эпиморфологического строения высокогорных растений с объемом реализованной экологической ниши и стратегиями существования в определенных экологических условиях // Вестн. ТГПУ. 2012. Вып. 7 (122). С. 132–138.
3. *Насимович А.А.* Жизнь животных в горах на больших высотах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. LXI, № 5. С. 5–15.
4. *Ревякин В.С., Лойша В.А., Петкевич М.В. и др.* Горный Алтай. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1971. 251 с.
5. *Волков И.В.* Введение в экологию высокогорных растений. Томск : Из-во ТГПУ, 2002. 171 с.
6. *Ревякина Н.В.* Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул : Изд-во НИИ горного природопользования, 1996. 310 с.
7. *Королюк А.Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанич. исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.

Поступила в редакцию 03.09.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 152–161

doi: 10.17223/19988591/24/13

Igor V. Volkov, Irina I. Volkova

Research Institution of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia

TEMPORAL TRANSFORMATION SOME OF HIGH-MOUNTAIN PLANT COMMUNITIES IN AKTRU VALLEY (ALTAI REPUBLIC) AS A RESULT OF CLIMATE CHANGE

The analysis of long-term dynamics of two high-mountain phytocoenoses of Aktru valley (Altai Republic) growing in different landscapes shows that the species compositions, horizontal and vertical structure as well as ecological features of

communities have undergone various modifications. The most perceptible changes for the period of 2000–2011 have been revealed for the community occupying the lateral side of moraine near the glacier body; this fact is connected to the intensifying glacier melting at the ablation zone and decreasing environmental influence of the glacier to the adjacent territory. The changes in periglacial zone were reflected at considerable increase in substrate humidification; that was ascertained by the method of ecological scales. Microclimate change caused disappearance of ultra-oreophytes and mountain-steppe plant species. Biomorphological transformation of the community is proceeding from predominance of small cushion life forms, to prevalence of prostrate life forms under essential growth of the ground coverage. Pinus sibirica turned from procumbent (elfin wood) to arboraceous life form.

Transformation of the alpine meadow situated out of the zone of influence of glacier body for the period of 1993–2010 has extended over the gradual modification of the plant community structure, increase in species quantity and herbaceous layer height, with relatively constant optimums of plants on such ecological factors as moisture, nutrient richness and salinity of substrate. These changes reflect the gradual shift of the mountain belts as a result of annual temperature growth.

The results of our research have revealed that the most significant transformation of the vegetation connected with climate features change can be observed in the vegetation of the moraines at the ablation zone of glaciers.

Key words: *high-mountain vegetation; climate dynamics; life forms of plants; ecological scales.*

Received September 03, 2013