

УДК 630*114.521.6/.7:551.3(235.222)

doi: 10.17223/19988591/40/11

С.А. Николаева, М.Н. Белова (Диркс)

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Россия*

Фитоценотическая оценка местообитаний в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру

В верховьях р. Актру (Горный Алтай) проведена фитоценотическая оценка местообитаний растительности в местах схода лавин и селей. Установлено, что состав растительных сообществ (экологические группы, жизненные формы) и характеристики их экотопов (увлажнение, трофность, аэрируемость и холодность субстрата) наиболее сильно зависят от высотного пояса (лесной пояс или лесотундровый экотон) и в меньшей мере – от геоморфологических особенностей участков склона. Увеличение частоты и / или мощности лавин и селей приводит к (1) исчезновению древесного яруса, снижению покрытия мохового, увеличению покрытия кустарникового яруса (зона аккумуляции лавины), (2) снижению проективного покрытия всех нижних ярусов (зона транзита селя), (3) увеличению участия (по количеству и / или покрытию) отдельных экологических групп растений в составе сообществ: психрофитов, мезогигрофитов, гигрофитов и отчасти петрофитов, (4) локальным изменениям параметров среды. Ряд участков по степени воздействия геоморфологических факторов на экосистемы следующий: ненарушенные – селевые (зона аккумуляции) – лавинные (зона аккумуляции) – селевые (зона транзита).

Ключевые слова: лавинный комплекс; селевой бассейн; растительность; экологические шкалы; экологические группы; жизненные формы; экотоп; Алтай.

Введение

Характерными для гор природными процессами являются рельефообразующие, или геоморфологические, – сели, лавины, обвалы и т.п. [1–2]. Климатические изменения, выражающиеся в увеличении температур воздуха и более интенсивном выпадении ливневых осадков, способствуют усилению этих процессов в высокогорьях [3–5]. Согласно прогнозам [4–5], горы Алтая являются одной из территорий, где произойдет усиление их активности в первой четверти XXI в. Геоморфологические процессы изменяют организацию растительных сообществ, внешний вид и особенности роста их отдельных компонентов. У верхней границы леса на них в первую очередь реагируют деревья. На особенностях реакции видов, популяций и сообществ растений на внешние воздействия основаны методы фитоиндика-

ции факторов среды. Для определения времени наступления того или иного геоморфологического события в прошлом наиболее перспективным оказался дендрохронологический подход. Для оценки экологических условий территории, подвергающейся таким воздействиям, используется фитоценотический подход, который позволяет сравнительно быстро проводить такую оценку [1–2, 6].

Реакция растительности на геоморфологические процессы многообразна и зависит от типа, интенсивности и продолжительности воздействия этих событий, а также от параметров среды, накладывающихся на действующий процесс: метеофакторы, субстрат и т.п. [1–2, 7]. Исследования, в которых рассматриваются отдельные аспекты пространственного и / или временного изменения состава и структуры растительности под воздействием схода селей [8–11], лавин [11–14], проводились в разных горных системах с разнообразными условиями существования растительности. На основе этих работ можно сделать вывод, что основными факторами, влияющими на состав и структуру растительности, являются экологические нарушения, вызванные геоморфологическими событиями, рельеф, эдафические условия и стадии сукцессии. Причем влияние изучаемого геоморфологического фактора нередко сильно затушевывается изменениями остальных, а сами изменения растительности имеют региональный и даже локальный характер.

Для местообитаний, подвергающихся частым внешним воздействиям в горах, характерны специфические экологические условия [1, 7]. Для оценки последних разработаны фитоценотические методы, включающие разнообразные показатели, например индикаторные группы растений (экологические группы), экологические шкалы (шкалы Л.Г. Раменского и др.) и «биологические флоры» (жизненная форма, тип биоморфологической структуры подземных органов) и т.п. [2]. Так, фенологические аспекты растительности и экологические группы растений в нижних частях безлесных склонов использовались как индикаторы схода лавин и образования снежников [15], состав жизненных форм растений – для оценки относительной частоты схода лавин [6, 12, 14], а шкалы Е. Ландольта [13], Г. Эленберга [16] и экологические группы растений [14] – для оценки экологических условий местообитаний. Эти методы чаще всего используются для оценки параметров местообитаний в условиях равнинных территорий, но в горах и особенно на участках склонов, подвергающихся вышеупомянутым воздействиям, – еще недостаточно. Хотя они позволяют достаточно надежно оценивать частоту и мощность геоморфологических событий, и степень преобразования среды.

Верховья р. Актру (северный макросклон Северо-Чуйского хребта, Центральный Алтай), где находится базовый экологический полигон Института мониторинга климатических и экологических систем (ИМКЭС) СО РАН по выявлению региональных особенностей реакции экосистем на изменения среды и климата, характеризуются высокой активностью и значительной мощностью вышеперечисленных геоморфологических процессов. Здесь

выделено 37 крупных осыпей, 51 лавинный и 17 селевых очагов [5, 17–18], регулярные наблюдения за которыми, как и в целом по Алтаю, отсутствуют. Цель исследования – фитоценотическая оценка местообитаний в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру.

Материалы и методики исследования

Верховья р. Актру находятся в пределах одноименного горно-ледникового бассейна общей площадью около 40 км² и характеризуются значительными абсолютными высотами (максимальная 4 070 м), расположением хребта на пути влагонасыщенных воздушных масс, большим массивом оледенения. Склоны долины сложены горными породами, достаточно быстро разрушающимися и дающими большое количество обломков. В морфологическом плане долина р. Актру имеет выраженную асимметрию. Правый склон долины (западно-северо-западный) – крутой (от 40–45 до 70°), где лавины сходят относительно часто. Левый (восточно-юго-восточный) склон – более пологий (от 15–20 до 25–40°), здесь крупные лавины сходят относительно редко [17–19]. Климат района, по данным ГМС Актру (50°04' с. ш.; 87°45' в. д.; 2 150 м над ур. м.) за 1958–1994 гг., характеризуется низкими зимними (–17,2...18,6°С в декабре–феврале) и летними (7,7...9,6°С в июне–августе) температурами воздуха и годовым количеством осадков около 550 мм.

Объект исследования – растительные сообщества, расположенные в селевом бассейне и лавинном комплексе по левому склону долины р. Актру в непосредственной близости от географической станции Национального исследовательского Томского государственного университета.

В обследованных лавинном комплексе и селевом бассейне выделяется три зоны: зарождения (очаг), транзита (лоток) и аккумуляции (конус выноса). Их очаги находятся на высоте 2 500–3 000 и 3 000 м над ур. м., конусы выноса – 2 150–2 270 и 2 150–2 170 м, а площади последних составляют 86 и 9,3 тыс. м² соответственно. Врез селевого русла в делювиальные отложения склона имеет глубину 0,8–1,8 м и ширину до 3 м [19]. В селевом конусе выноса микрорельеф имеет два типа элементов: (1) русла временных водотоков, по которым в настоящее время идет основной поток весенних и дождевых вод, и (2) более или менее вытянутые валы отложений обломочного материала около стволов деревьев.

Обследованные участки растительности охватывают верхнюю часть лесного пояса и нижнюю часть лесотундрового экотона, где границу леса образуют *Pinus sibirica* Du Tour и *Larix sibirica* Ledeb. Геоботанические описания растительности сделаны по методике А.А. Корчагина [20] в 2015 г. Учетные площадки под пологом леса имели площадь 625 м² (25 × 25 м), в остальных (нелесные сообщества или фрагменты лесных) случаях – 100–150 м². Растительность представлена: 1) растительными сообществами, 2) фрагментами одного лесного сообщества, расположенными на разных элементах

микрорельефа конуса выноса селя и 3) группировками растений на участках с разреженным напочвенным покровом (далее по тексту – сообщества). Большая часть материала собрана в зоне аккумуляции одного лавинного комплекса (описания (оп.) № 1–12, 15, 19–22), в нижней части зоны транзита (оп. № 13а, 13б, 17, 23) и в зоне аккумуляции (оп. № 14, 24–28) одного селевого бассейна. Дополнительно привлекался материал из соседнего, расположенного ниже по долине, лавинного комплекса (оп. № 1/2, 2/2). Ненарушенные участки (контроль) кедровников лесного пояса расположены на левом (оп. № 5К, 16, 11К) и правом (оп. № 8К, 10К) склонах долины, кедровых сообществ (оп. № 30а, 30б, 18) и луга (оп. № 29) экотона – на левом склоне.

На основе геоботанических описаний сообществ определены увлажнение и трофность экотопов по экологическим шкалам [21]. При этом статус описания рассчитывали методом взвешенного усреднения с учетом амплитуд толерантности видов. Проведена опосредованная ординация сообществ по фитоиндикационным статусам. Дан сравнительный анализ списков видов сосудистых растений и мхов по экологическим группам с использованием данных А.В. Куминовой [22] с дополнениями [23–24] и группам жизненных форм по И.Г. Серебрякову [20]. Названия видов сосудистых растений даны в основном по «Определителю...» [25], мхов – по М.С. Игнатову, Е.А. Игнатовой [26]. Данные обработаны с помощью пакетов программ IBIS [27] и StatSoft STATISTICA 5.5. Выборки, для которых приведены средние и их ошибки, имеют распределения, близкие к нормальным. Для оценки нормальности использованы приближенные критерии – асимметрия и эксцесс.

Результаты исследования и их обсуждение

Растительность. В верховьях р. Актру фоновые леса в лесном поясе представлены старовозрастными лиственнично-кедровыми и кедровыми сообществами и пройденными пожарами лиственничными сообществами. Древостои первых состоят из двух-трех генераций деревьев при среднем возрасте от 70–130 до 460–490 лет, вторых – из одной-двух генераций в возрасте от 90–110 до 200–240 лет. В лесотундровом экотоне нелесные участки перемежаются с группами кедра 50–130-летнего возраста [28]. В лесном поясе ненарушенные сообщества представлены кедровниками разнотравными и разнотравно-зеленомошными. Они расположены в нижних частях склонов крутизной 10–25° и на абсолютных высотах 2 150–2 300 м. Проективное покрытие (пп) кустарникового яруса в большинстве случаев низкое (7–10% пп), в отдельных случаях разрастается *Juniperus sibirica* Burgsd (до 60–65% пп) (рис. 1, I, а, А). В травяно-кустарничковом ярусе (25–70% пп) преобладают разнотравье, злаки (*Calamagrostis pavlovii* Roshev., *Poa sibirica* Roshev. и др.), *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Vaccinium vitis-idaea* L., в мохово-лишайниковом ярусе (30–65% пп) – лесные виды зеленых мхов (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) (см. рис. 1, I, б,

А). В лесотундровом экотоне большая часть площади занята нелесными сообществами, меньшая – кедровыми.

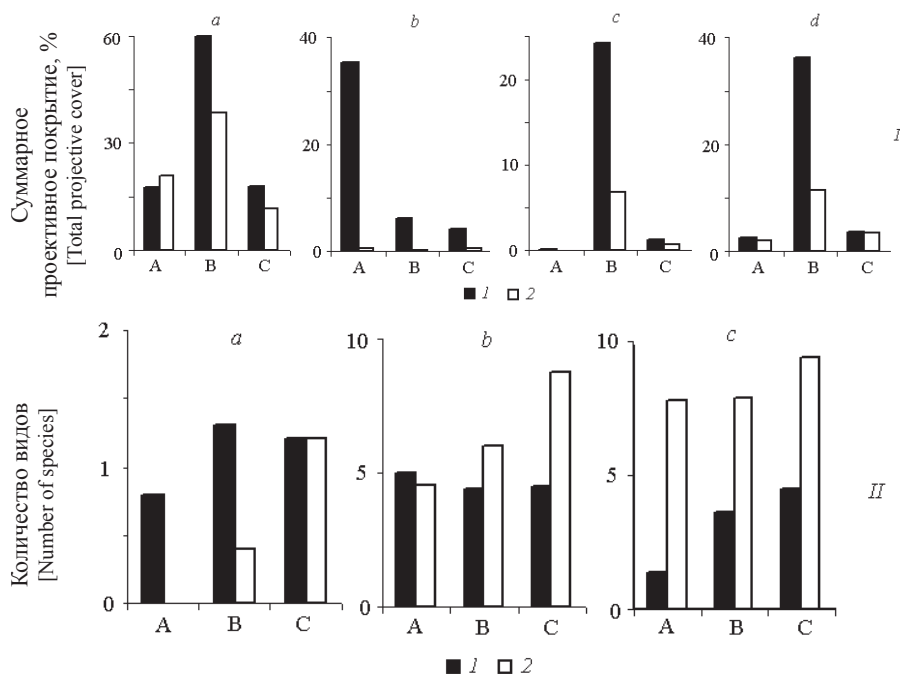


Рис. 1. Участие групп растений в составе растительных сообществ, произрастающих в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру. Группы растений: I – суммарное проективное покрытие кустарников (a), мхов (b), гидрофитов (c), психрофитов (d); II – количество видов гидрофитов (a), психрофитов (b) и короткокорневищных многолетних трав (c). Высотный пояс: 1 – лесной пояс, 2 – лесотундровый экотон.

Участки: A – ненарушенные, B – лавинные, C – селевые
 [Fig. 1. Plant groups in the plant communities of debris flow deposits and avalanche tracks in the Aktru headwater. Plant groups: I - Total projective cover of shrubs (a), mosses (b), hygrophytes (c), and psychrophytes (d); II - Number of hygrophytes (a), psychrophytes (b) and short-rhizome perennial herbs (c). Altitudinal belt: 1 - Forest belt, 2 - Forest-tundra ecotone. Areas: A - Undisturbed, B - Avalanche, C - Debris flow]

В последнем случае верхний ярус представлен группами деревьев (фрагменты лесных сообществ). Если на формирование и развитие кедровых сообществ в экотоне и ненарушенных кедровников в лесном поясе влияет в основном климат, то на большую часть нелесных сообществ – дополнительно факторы неклиматической природы (обвалы, лавины, сели и т.п.). Поэтому в качестве контроля на высотах 2 230–2 340 м над ур. м. подобраны три участка кедровых разнотравных и разнотравно-злаковых сообществ на склонах крутизной 35–40° и только один участок можжевельникового разнотравного луга

(крутизна 10–15°). Покрытие кустарникового (5–20, реже 40–45% пп) яруса незначительно возрастает, а травяно-кустарничкового (10–30, реже 65–70% пп) и особенно мохового (1–3% пп) ярусов по сравнению с кедровниками лесного пояса снижается (см. рис. 1, I, a, b, A).

В пределах лавинного конуса древесный ярус отсутствует, но единично встречаются деревья на его периферических участках. Взрослые с повреждениями деревья *Pinus sibirica* растут в правой части лавинного конуса по всей его длине, а подрост *P. sibirica* и *Larix sibirica* – в его нижней и левой частях. Кустарники встречаются по всей его площади (высота 2 150–2 240 м над ур. м., крутизна склона от 1–2° до 30–35°). Это – *Betula fruticosa* Pall. и *B. rotundifolia* Spach, *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Spiraea media* F. Schmidt, *Salix saposhnikovii* A.K. Skvortsov и др. Они являются доминантами и содоминантами кустарниковых сообществ (50–85% пп) (оп. № 1, 3–11, 15, 19, 21) или встречаются с невысоким обилием (10–35% пп) на лугах (оп. № 12, 20, 22, 2/2) и на каменистом субстрате с разреженным напочвенным покровом (оп. № 2) (см. рис. 1, I, a, B).

Травяно-кустарничковый ярус развит на лугах (40–80% пп) только в пределах экотона, здесь представлены разнотравье, злаки (*Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Festuca altaica* Trin., *Calamagrostis pavlovii*), осоки (*Carex kirilovii* Turcz.), *Artemisia santholinifolia* Turcz. ex Besser. Мохово-лишайниковый ярус практически отсутствует (0–10% пп), редко довольно развит (20–25% пп), как, например, в ивняке на флювиогляциальных отложениях (оп. № 1) (см. рис. 1, I, b, B).

В селевом бассейне в пределах лесного пояса (высота 2 140–2 175 м, крутизна 10–30°) на селевых отложениях конуса выноса расположен кедровник разнотравно-зеленомошный с древостоем 170–200-летнего возраста. Обследованные участки русел и валов заняты мозаиками растений, в которых в разных сочетаниях присутствуют лесные кустарники (1–55% пп, *Lonicera altaica*, *Salix saposhnikovii*), разнотравье и злаки (5–45% пп) и зеленые мхи (5–35% пп). Флористическое сходство состава нижних ярусов между этим и соседним ненарушенным кедровником разнотравно-бруснично-зеленомошным (оп. № 16) – среднее (коэффициент Жаккара $K_j = 0,38–0,51$). Оно близко по величине к таковому между фрагментами нижних ярусов в пределах этого же кедровника ($K_j = 0,38–0,56$) и даже выше, чем сходство состава между отдельными ненарушенными кедровниками ($K_j = 0,25–0,42$). В нижней части зоны транзита селевого бассейна, что находится в пределах экотона (высота 2 210–2 260 м над ур. м., крутизна 25–35°) древесный ярус отсутствует. Кустарниковый (1–30% пп), травяно-кустарничковый (5–35% пп) и моховой (0–15% пп) ярусы развиты слабее, чем во всех других сообществах (см. рис. 1, I, a, b, C). Флористическое сходство этих сообществ с соседним ненарушенным кедровым разнотравно-злаковым (оп. № 18) низкое ($K_j = 0,11–0,39$). Оно ниже, чем таковое между отдельными сообществами в самой зоне транзита ($K_j = 0,15–0,47$) и между кедровыми ненарушенными сообществами экотона ($K_j = 0,23–0,47$).

Ординация растительных сообществ по экологическим шкалам. Обследованные растительные сообщества охватывают диапазоны увлажнения с 59 до 69 ступени и трофности – с 7 до 10,5 ступени. В целом влажность экотопов сообществ лесного пояса на две ступени больше ($66,8 \pm 0,42$), а их трофность на одну ступень меньше ($7,9 \pm 0,19$) по сравнению таковыми ($64,5 \pm 0,42$ и $9,0 \pm 0,16$ соответственно) лесотундрового экотона (рис. 2, I–2). Это подтверждается статистически значимыми отрицательными коэффициентами корреляции увлажнения ($r = -0,68$) и положительными – трофности ($r = 0,64$) экотопов изученных сообществ с высотным поясом (таблица). Величины увлажнения и трофности являются взаимозависимыми. Уравнение связи имеет линейную форму: $y = -0,38x + 33,4$; $R^2 = 0,81$. Эта зависимость подтверждается отрицательными коэффициентами корреляции между ними как для всей выборки ($r = -0,88$) (см. таблицу), так и отдельно для выборок лавинных ($r = -0,96$) и селевых ($r = -0,70$) участков (см. рис. 2, IV).

Экотопы с наибольшим увлажнением (67,2–69) и наименьшей трофностью (7–8) характерны в основном для сообществ лесного пояса. Это – 1) ненарушенные кедровники, 2) ерники из *Betula fruticosa* (оп. № 3, 4, 10, 21) и *B. rotundifolia* (оп. № 7, 15) на лавинном конусе, 3) ивняк (*Salix saposhnikovii*) на флювиогляциальных отложениях в самой нижней части лавинного конуса (оп. № 1). Они соответствуют диапазонам увлажнения (66,5–70,7 ступени) и трофности (6,9–8,2 ступени) местообитаний *Pinus sibirica* в старовозрастных лесах верховьев р. Актру [29] (см. рис. 2, I). Остальные сообщества диагностируют более сухие и богатые экотопы. При этом большая их часть соответствует левому верхнему углу квадрата с диапазонами увлажнения (63–69,6 ступени) и трофности (6,8–9,5 ступени) местообитаний *P. sibirica* в лесотундровом экотоне (рис. 2, II), где он встречается группами и одиночно [29]. При этом экотопы ненарушенных сообществ лесного пояса и экотона занимают противоположные углы этого квадрата: кедровники – наиболее увлажненные (67,2–69) и наименее богатые (7–7,5) экотопы, кедровые сообщества – менее увлажненные (63,7–64,5) и более трофные (9,1–9,2) (см. рис. 2, II, A, I–2). Экотоп одного из таких сообществ (оп. № 30а) выходит за границы этого квадрата по трофности (9,8), что позволяет расширить границы устойчивого существования кедра в лесотундровом экотоне по трофности до 10-й ступени. Два луговых сообщества (оп. № 20, 2/2) в верхней части лавинного конуса диагностируют экотопы с наименьшим увлажнением (59,1–62,4) и с наибольшей трофностью (10–10,2) (рис. 2, III). Эти сообщества находятся за пределами диапазона устойчивого существования *P. sibirica* в лесотундровом экотоне (по: [29]).

Видовое богатство сообществ. Количество видов в конкретных сообществах сильно колеблется – от 16 до 67 (в среднем $33 \pm 2,0$). Оно выше в сообществах лесотундрового экотона ($41 \pm 2,8$) по сравнению с таковыми лесного пояса ($27 \pm 1,7$). В экотоне отмечается тренд увеличения количества видов в ряду: ненарушенные (40) – лавинные (45) – селевые (50) участки, в лесном поясе – обратная картина (36, 31 и 31 соответственно).

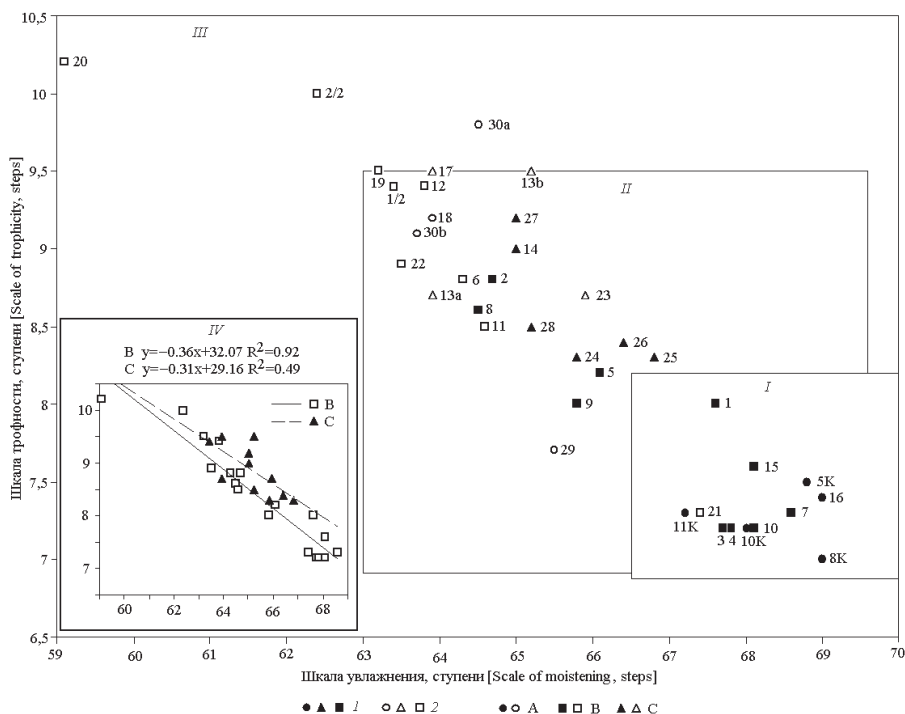


Рис. 2. Ординация растительных сообществ по увлажнению и трофичности (по: [21]) в верховьях р. Актру. Области, выделяемые по увлажнению и трофичности местообитаний *Pinus sibirica*: I – в старовозрастных лесах, II – в лесотундровом экотоне, III – за пределами диапазона его устойчивого существования (по: [29]). IV – тренды изменения увлажнения и трофичности лавинных и селевых участков. Около каждого значения – № описания. Остальные обозначения см. на рис. 1 [Fig. 2. Ordination of plant communities by moistening and trophicity [21] in the Aktru river upper reaches. Areas of moistening and trophicity of *Pinus sibirica* ecotopes: I - in primary forests, II - in the forest-tundra ecotone, III - outside the range of its stable existence [by 29]. IV - Trends of moistening and trophicity variation of the avalanche and debris flow areas. A description number is near each value. See Fig. 1 for other designations]

Экологические группы включают растения, характеризующиеся сходными потребностями в том или ином экологическом ресурсе. Для видов исследованных сообществ по отношению к фактору увлажнения выделено 5 групп. Среди них есть эдификаторы и доминанты некоторых растительных сообществ на лавинных и селевых конусах или напочвенного покрова в лесу. Ксерофиты включают 9 видов, в том числе *Rosa spinosissima* L., *Artemisia santholinifolia* Turcz. ex Besser, ксеромезофиты – 49 видов (*Juniperus sibirica*, *Cotoneaster uniflorus*, *Carex kirilovii* и др.). Мезофиты включают 141 вид, в том числе сосудистые растения (*Lonicera altaica*, *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Spiraea media*, *Salix saposhnikovii*, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) и мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*). Мезогигрофиты включа-

ют 14 видов (*Betula rotundifolia*, *Salix divaricata* Pall.), гигрофиты – 4 вида (*Ribes nigrum* L., *Betula fruticosa* и др.).

Корреляционная матрица характеристик среды и биоэкологических показателей
[Correlation matrix of environmental and bioecological parameters]

№	Показатели [Parameters]	1	2	3	4	5
Характеристики среды [Environmental characteristics]						
1	Высотный пояс (лесной пояс, экотон) [altitudinal belt (forest belt, ecotone)]	1,00	0,70**	0,01	–0,68**	0,64**
2	Абсолютная высота, м [altitude, m]	0,70**	1,00	–0,39*	–0,36*	0,20
3	Геоморфологическое явление (лавина, сель) [geomorphological event (avalanche, debris flow)]	0,01	–0,39*	1,00	–0,24	0,34*
Экологические шкалы (ступени) [Ecological scale (steps)]						
4	Увлажнение [moistening]	–0,68**	–0,36*	–0,24	1,00	–0,88**
5	Трофность [trophicity]	0,64**	0,20	0,34*	–0,88**	1,00
Экологические группы (количество видов) [Ecological groups (number of species)]						
6	Ксерофиты [xerophytes]	0,46**	0,43**	–0,05	–0,30	0,29
7	Ксеромезофиты [xeromesophytes]	0,62**	0,58**	–0,20	–0,21	0,19
8	Мезофиты [mesophytes]	0,51**	0,29	0,04	–0,33*	0,42**
9	Мезогигрофиты [mesohygrophytes]	0,51**	0,34*	0,20	–0,38*	0,43**
10	Гигрофиты [hygrophytes]	–0,35*	–0,56**	0,31	0,35*	–0,15
11	Психрофиты [psychrophytes]	0,44**	0,26	0,17	–0,13	0,18
12	Петрофиты [petrophytes]	0,40*	0,51**	–0,26	–0,01	–0,11
Группы жизненных форм (количество видов) [Groups of growth forms (number of species)]						
13	Стержнекорневые [taproot]	0,57**	0,46**	0,12	–0,33*	0,42**
14	Короткокорневищные [short-rhizome]	0,61**	0,20	0,22	–0,51**	0,62**
15	Длиннокорневищные [long-rhizome]	0,43**	0,48**	0,00	–0,18	0,26

Примечание. Объем выборки $n = 38$, число степеней свободы $k = 36$. Статистически значимые коэффициенты корреляции: * $r = 0,33$ при $p < 0,05$, ** $r = 0,42$ при $p < 0,01$.

[Note. Sample size $n = 38$, the number of degrees of freedom $k = 36$. The significant coefficients of correlation: * $r = 0.33$ if $p < 0.05$, ** $r = 0.42$ if $p < 0.01$].

В изученных сообществах по количеству видов (в лесном поясе $n = 23,6 \pm 1,34$, в экотоне $n = 32,6 \pm 2,32$) и суммарному проективному покрытию (СПП, %; СПП = $49,7 \pm 7,57$ и СПП = $28,9$ соответственно) преобладают мезофиты. Участие более засухоустойчивых видов от лесного пояса (ксерофиты: $n = 0,2$, СПП = $0,1$, ксеромезофиты: $n = 6,1$, СПП = $16,7$) к лесотундровому экотону ($n = 1,0$, СПП = $2,2$ и $n = 9,9$, СПП = $19,9$ соответственно) возрастает. Участие гигрофитов от лесного пояса ($n = 1,1$, СПП = $12,0$) к лесотундровому экотону ($n = 0,5$, СПП = $3,4$) снижается. Мезогигрофиты занимают промежуточное положение: количество видов возрастает ($n = 20,1 \pm 1,67$ и $n = 30,2 \pm 2,37$), а покрытие снижается (СПП = $7,0$ и СПП = $0,6$ соответственно). Такое распределение экологических групп растений подтверждается наличием положительных коэф-

фициентов корреляции количества видов большинства экологических групп с высотным поясом ($r = 0,46-0,62$) и абсолютной высотой ($r = 0,34-0,58$) и отрицательных – гигрофитов ($r = -0,35$ и $-0,56$). Кроме того, поскольку увлажнение экотопов при переходе от лесного пояса к экотону снижается ($r = -0,68$), а трофность возрастает ($r = 0,64$), то мезофиты и мезогигрофиты имеют отрицательные коэффициенты корреляции с увлажнением ($r = -0,33-0,38$) и положительные с трофностью ($r = 0,42-0,43$) экотопов, а гигрофиты – положительные с влажностью ($r = 0,35$). Гигрофиты также имеют самые большие положительные, но не значимые коэффициенты корреляции ($r = 0,31$) с участками склона, на которых осуществляются геоморфологические процессы (см. таблицу). Больше всего участие этих видов в ненарушенных кедровниках лесного пояса, где развит моховой покров, в ерниковых зарослях (*Betula fruticosa*, *B. rotundifolia*) на лавинном конусе и в большинстве сообществ селевого бассейна. Они полностью отсутствуют в ненарушенных сообществах экотона (см. рис. 1, I, c; II, a).

При экологическом анализе выделены еще две группы растений: психрофиты (виды холодных и влажных местообитаний) и петрофиты (виды каменистых субстратов). К психрофитам отнесен 51 вид, в том числе *Aegopodium alpestre*, *Betula rotundifolia*, *Salix divaricata*, *Ligularia altaica* DC. и др. Кроме того, к этой группе можно отнести *B. fruticosa*, которая «в условиях горного Алтая проявляет себя холодостойким видом, произрастая в долинах рек с холодной, поздно оттаивающей почвой» [22. С. 376]. К петрофитам отнесли 33 вида – *Juniperus sibirica*, *Cotoneaster uniflorus*, *Allium altaicum* Pall. и др.

Участие психрофитов ($n = 4,6 \pm 0,42$, СПП = 18,9) и петрофитов ($n = 3,7 \pm 0,48$, СПП = 12,3) по большинству показателей от лесного пояса к лесотундровому экотону ($n = 6,8$, СПП = 7,5 и $n = 5,8$, ОПП = 16,0 соответственно) возрастает. Это подтверждают положительные коэффициенты корреляции количества таких видов с высотным поясом ($r = 0,40-0,44$) и отчасти абсолютной высотой ($r = 0,51$) (см. таблицу). На селевых участках в пределах экотона количество психрофитов (рис. 1, II, b, C) и петрофитов выше. Более высокое проективное покрытие психрофитов на лавинном конусе (см. рис. 1, I, d, B) достигается за счет густых зарослей *Betula fruticosa* и *B. rotundifolia* (см. рис. 1, I, a, B).

Жизненная форма отражает приспособленность растений к определенному типу местообитаний, как правило, к комплексу факторов. Виды сосудистых растений исследованных нами сообществ относятся к следующим группам жизненных форм (по: [20]): деревья (2), кустарники (25), кустарнички (3), полукустарники (3), полукустарнички (3), травы стержнекорневые (30), короткокорневищные (41), длиннокорневищные (25), кистекорневые (14), плотнокустовые (14), рыхлокустовые (8), клубневые (4), луковичные (3), корнеотпрысковые (5), суккулентно-лиственные (2), многолетние и двулетние монокарпики (1), однолетние (3).

Наиболее распространенными жизненными формами растений в приледниковье Алтае-Саянской горной области [23], в том числе и в изучен-

ных нами сообществах, являются короткокорневищные, длиннокорневищные и стержнекорневые многолетние травы. К стержнекорневым травам отнесены *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Cerastium pauciflorum* Stev. ex Serg., *Bupleurum multinerve* DC., к короткокорневищным – *Thalictrum minus* L., *Saussurea controversa* DC., *Geranium laetum* Ledeb., к длиннокорневищным – *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch и др. Количество этих видов в сообществах увеличивается от лесного пояса (стержнекорневые – $2,2 \pm 0,33$, короткокорневищные – $3,3 \pm 0,45$, длиннокорневищные – $0,1$) к экотону ($5,5 \pm 0,79$, $8,3$ и $1,1$ соответственно). Но проективное покрытие этих видов невелико и изменяется незначительно. Такое распределение количества видов этих жизненных форм, так же как и выше проанализированных экологических групп, в большинстве случаев подтверждается положительными коэффициентами корреляции этих видов с высотным поясом ($r = 0,43$ – $0,61$) и отчасти абсолютной высотой ($r = 0,46$ – $0,48$), трофностью экотопа ($r = 0,42$ – $0,62$) и отрицательными – с увлажнением экотопа ($r = -0,33$ – $0,51$). Иными словами, эти виды растений предпочитают селиться на участках с более сухими и богатыми почвами, которые преимущественно встречаются в лесотундровом экотоне. Особенно показательна в этом плане группа короткокорневищных трав, в которой разница в количестве видов наибольшая между участками лесного пояса и экотона. Кроме того, в этой группе наблюдается тенденция увеличения количества видов в ряду местообитаний и лесного пояса, и экотона: ненарушенные – лавинные – селевые (рис. 1, II, с).

Анализ состава растительных сообществ в верховьях р. Актру показал, что большинство изученных показателей коррелирует с высотным поясом и абсолютной высотой участка. Общее количество видов, количество, реже суммарное покрытие видов большинства экологических групп и наиболее представленных видов жизненных форм увеличиваются от лесного пояса к лесотундровому экотону, а деревьев и гигрофитов – снижаются. Это, несомненно, связано с изменением экологических условий существования растений. Но если связь факторов среды и растений определенных экологических групп (отношение к увлажнению) очевидна, то в отдельных случаях (психрофиты, наиболее представленные группы жизненных форм) она не столь ясна.

Так, психрофиты, исходя из определения, одновременно индицируют два разных параметра среды: водный (влажные) и температурный (холодные) режимы субстрата. Психрофитные виды березок образуют заросли на лавинном конусе в основном в пределах лесного пояса. Ерники с *B. rotundifolia* расположены в нижней части конуса (2 165–2 185 м, крутизна 10–35°) и с *B. fruticosa* поднимаются полосой по левой части конуса (2 160–2 245 м, крутизна 15–35°). Их экотопы являются наиболее влажными среди изученных (см. рис. 2, I). В экотоне, где количество видов психрофитов возрастает, но снижается их покрытие, увлажнение экотопов еще ниже. В то же время известно [13, 16], что с увеличением абсолютной высоты снижаются температуры, а их колебания увеличиваются. Следовательно, психрофиты

в изученных сообществах в верховьях р. Актру диагностируют в первую очередь не увлажнение экотопов, а их большую холодность. Положительные коэффициенты корреляции количества психрофитов с высотным поясом ($r = 0,44$) и отсутствие связи с увлажнением (см. таблицу) подтверждают это вывод. Зависимость снижения температуры экотопов с переходом из лесного пояса в экотон и холодность отдельных местообитаний на лавинных участках в пределах изученных высот, скорее всего, связаны с перераспределением снега на склонах. На незалесенных участках экотона поверхности оголяются и субстрат промерзает зимой, а под ерниковыми зарослями лавинного конуса, наоборот, снег накапливается и более медленно стает весной. Такое перераспределение снега отмечается во многих горных системах и вызвано сдуванием снега ветром и переносом его лавинами [13, 15, 30].

Три вышеупомянутых группы жизненных форм индицируют другую особенность экотопов. Установлено [31], что стержнекорневые поликарпики являются показателями хорошей аэрации почв и глубокого залегания грунтовых вод, а длиннокорневищные обычно характерны для рыхлой, аэрируемой почвы богатого минерального состава с нормальным режимом увлажнения. Другими словами, виды этих форм, различаясь по отношению к увлажненности субстрата, диагностируют хорошую аэрацию почвы. У трех изученных групп в верховьях р. Актру имеется одинаковая направленность коэффициентов корреляции количества видов с изученными параметрами среды (см. таблицу), следовательно, короткокорневищные растения, как и две другие группы, предпочитают хорошо аэрируемые субстраты. В пределах изученных высот крутизна склона увеличивается с $1-10^\circ$ до $35-40^\circ$, следовательно, улучшается дренаж субстрата, т.е. его аэрируемость. Но, скорее всего, здесь задействованы еще какие-то неучтенные нами факторы.

Параметры местообитаний, для которых по составу растительности получены количественные или качественные оценки, также изменяются от лесного пояса к лесотундровому экотону. Трофность, аэрируемость, холодность экотопов возрастают, а их увлажнение снижается. С увеличением высоты местности (2 150–2 340 м над ур. м.) и переходом от лесного пояса к экотону в верховьях р. Актру температуры снижаются, как и в Швейцарских Альпах на высотах 1 380–2 140 м [13] и Итальянских Альпах на высотах 1 600–2 600 м [16]. Глубина почвы с высотой уменьшается [16], количество питательных веществ и влажность изменяются незначительно [13]. Таким образом, подтверждается снижение температуры местообитаний с высотой на горных склонах в разных горных системах и региональный, и даже локальный, характер изменений увлажнения и трофности.

В изученном лавинном конусе изменилось состояние экосистем, т.е. их растительности и экотопов. Здесь нет древесного яруса, но сохранились отдельные травмированные деревья и подрост, резко снизилось покрытие мохового яруса, сильно разрослись кустарники. Общее количество видов

изменилось мало, но возросла роль психрофитов (количество и покрытие), мезогигрофитов и гигрофитов (покрытие) по сравнению с ненарушенными сообществами. В целом показатели экотопов изменились незначительно, но увеличилась их пространственная вариабельность. В частности, относительно повышенная холодность и влажность субстратов, их пониженная трофность характерны для ерниковых зарослей, и наоборот, пониженная влажность и повышенная трофность экотопов, а также, по-видимому, их хорошая прогреваемость летом – для лугов в экотоне.

Лавины повреждают деревья, древостои и мало – нижние ярусы леса. Они создают открытую среду обитания и способствуют преобладанию светолюбивых видов, а также приводят к усложнению структурного разнообразия (количество и состав видов, мозаичность) растительности [1, 7]. В северных известняковых Альпах (Австрия) [30] и на северо-западе Алтая [14] показано неоднозначное распределение количества видов на лавинных трассах, а в Швейцарских Альпах [13] – их значимое увеличение на участках действующих лавин по сравнению с ненарушенным лесом. Количество видов возрастает с увеличением размеров лавинных трасс и частоты схода лавин, но эта картина часто искажается из-за неоднородности рельефа [7, 13–14, 30]. В ряде лавинных комплексов Алтая наблюдалась тенденция увеличения количества видов многолетних трав (стержнекорневые, коротко- и длиннокорневищные) с возрастанием степени воздействия лавин в ряду: лиственнично-пихтовый лес – периферия лавинной трассы – ее центр [14]. В северных известняковых Альпах (Германия) через 5 лет после схода лавины на конусе возросло участие видов, индицирующих местообитания с оптимальными условиями трофности и влажности по сравнению с ненарушенным дубово-буковым лесом [32]. В Швейцарских Альпах на действующих лавинных трассах по изменениям состава растений установлена тенденция снижения температуры и увеличения изменчивости температуры и влажности по сравнению с ненарушенным лиственнично-еловым лесом [13]. На северо-западе Алтая по изменениям в соотношении экологических групп растений сделан вывод о сильном варьировании увлажнения на лавинных конусах в зависимости от увлажненности хребтов в целом, размеров лавинных трасс и частоты схода лавин [14].

Еще один параметр среды, оценка которого может проводиться по составу и состоянию растительности, – частота схода лавин [1, 6, 12, 33]. Так, отсутствие древесного яруса на обследованном лавинном конусе и хорошо развитый ярус кустарников являются индикаторами частого схода лавин: один и более раз в течение 10 лет. Этот вывод подтверждается дендрохронологическими данными [19]. За последние 10 лет здесь зафиксировано 5 лет со сходами лавин: 2007/2008, 2009/2010, 2010/2011, 2013/2014 и 2014/2015 гг.

В обследованном селевом бассейне также изменилось состояние экосистем. В зоне аккумуляции снизилось проективное покрытие травяного и особенно мохового ярусов, незначительно возросло количество гигрофитов,

короткокорневищных трав, но не их покрытие, по сравнению с ненарушенными сообществами. В конусе выноса длительное время существует древесный ярус. Это свидетельствует о том, что даже относительно крупные сели в этом бассейне, которые доходят до поймы реки, являются маломощными, т.е. переносят относительно небольшой объем материала по сравнению с таковым в других горных системах, например на Кавказе [11]. В изученном бассейне 24 июня 1984 г. сошел крупный сель. Мы предполагаем, что в конусе выноса содрана и / или погребена под отложениями обломочного материала большая часть растительности нижних ярусов, а поверхности нового субстрата начали заселяться растениями практически заново. Здесь за 32 года сформировался разнотравно-зеленомошный покров, близкий по составу к таковому соседнего ненарушенного леса, т.е. напочвенный покров в своем сукцессионном развитии приблизился к фоновому. Те различия, которые мы наблюдаем между отдельными фрагментами этого сообщества по составу видов нижних ярусов, влажности и трофности их экотопов, скорее всего, вызваны различиями в микрорельефе, сомкнутости крон деревьев и т.п. Дендрохронологические данные [19] подтверждают отсутствие здесь в последние десятилетия схода селей. Полученный результат согласуется с исследованиями в других горных системах. На Кавказе через 30–50 лет после схода селя формируются относительно устойчивые фитоценозы [11]. Даже в аридных районах гор Северной Америки (запад США) сроки формирования таких сообществ близкие: 28–55 [9] и 45–65 [34] лет.

Изученная зона транзита селя в настоящее время является руслом временных водотоков, в то же время здесь возможен сход лавин. В пределах этого участка наблюдаются низкие сходство видового состава и покрытие видов, но наибольшее количество видов растений отдельных групп (гигрофитов, психрофитов, петрофитов и короткокорневищных трав) по сравнению со всеми другими сообществами, поэтому их экотопы более холодные, субстрат освоен слабее по сравнению с ненарушенными сообществами. Кроме того, поскольку увлажнение этих экотопов в целом невысокое, но количество гигрофитов повышено при низком их покрытии, то, скорее всего, повышенная влажность субстрата здесь наблюдается ежегодно, но кратковременно. Это может быть периодическое поступление талой (весной) и дождевой (ливни летом) воды, а также воды / снега от селей и лавин, влияние которых на экосистемы нам разделить не удалось. По дендрохронологическим данным [19], их воздействие на деревья осуществляется примерно один раз в 10 лет (в 1984, 1994 и 2005 гг.). В конце мая 2017 г. подрост и напочвенный покров повреждены лавиной, но отсутствуют травмы на стволах деревьев. На Прибрежном [8] и Каскадном [10] хребтах (запад США) сравнительно низкие показатели обилия видов (покрытие, плотность) и их высокая изменчивость на разных участках селевого русла, характерные для первых лет, начинают сглаживаться только к концу первого десятилетия. Следовательно, наибольшие отличия параметров экосистем в транзитной

зоне обследованного селевого бассейна по сравнению с таковыми других экосистем, по-видимому, объясняются более частым и / или более интенсивным воздействием селевых, лавинных и водных потоков на них.

Таким образом, на участках склона, где проявляется воздействие лавин и селей, по сравнению с ненарушенными сообществами происходит локальное изменение показателей экосистем: (1) исчезновение древесного яруса, увеличение покрытия кустарникового и снижение покрытия мохового ярусов (лавинный конус выноса), (2) снижение покрытия всех ярусов (зона транзита селя), (3) увеличение участия (по количеству и / или покрытию) отдельных экологических групп растений в составе сообществ: психрофитов, мезогигрофитов, гигрофитов и отчасти петрофитов, (4) локальные сдвиги в параметрах среды – изменяются увлажнение, трофность, температура, возможно, аэрация субстрата. В зоне аккумуляции лавинного комплекса наблюдается сочетание местообитаний с контрастными условиями: повышенное увлажнение и пониженные трофность и температура одних и пониженное увлажнение и повышенные трофность и температура других. В селевом бассейне повышенная холодность, кратковременное повышение увлажнения субстрата и относительно слабая его освоенность в зоне транзита сочетаются со средними по увлажнению, трофности и холодности местообитаниями в зоне аккумуляции.

Заключение

Анализ состава и структуры (флористический состав, экологические группы, жизненные формы, ярусы леса) ненарушенных и нарушенных селами и лавинами растительных сообществ в верховьях р. Актру (северный макросклон Северо-Чуйского хребта, Центральный Алтай) и полученных по растительности качественных и количественных характеристик местообитаний показал, что аэрируемость, холодность и трофность экотопов возрастают, а их увлажнение снижается с увеличением высоты (2 150–2 260 м) и при переходе от лесного пояса к лесотундровому экотону. Воздействие геоморфологических факторов, т.е. частоты схода лавин / селей и / или их мощности, на изученные участки склона хорошо фиксируется по изменениям состава и структуры сообществ, в меньшей мере – по изученным параметрам среды. По степени увеличения этого воздействия на экосистемы ряд участков в верховьях р. Актру следующий: ненарушенные – селевые (зона аккумуляции) – лавинные (зона аккумуляции) – селевые (зона транзита). Частота схода лавин / селей и отчасти их мощность, оцененные по фитоценотическим признакам, подтверждаются по данным травматической дендроиндикации.

Авторы благодарят канд. биол. наук Н.А. Чернову (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия) за консультации по отдельным методическим вопросам и канд. биол. наук Д.А. Савчука (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия) за ценные советы и замечания по тексту статьи.

Литература

1. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 209 с.
2. Корженевский В.В., Квитницкая А.А. Фитоиндикация рельефообразования и опыт ее применения // Бюллетень Никитского ботанического сада. 2011. Вып. 100. С. 5–28.
3. Huggel C., Clague J.J., Korup O. Is climate change responsible for changing landslide activity in high mountains? // *Earth Surface Processes and Landforms*. 2011. Vol. 37. PP. 77–91.
4. Мальнева И.В., Кононова Н.К. Активность селей на территории России и ближнего зарубежья в XXI в. // *Геориск*. 2012. № 4. С. 48–54.
5. География лавин / под ред. С.М. Мягкова, Л.А. Канаева. М. : МГУ. 1992. 334 с.
6. Simonson S.E., Greene E.M., Fassnacht S.R., Stohlgren T.J., Landry C.C. Practical methods for using vegetation patterns to estimate avalanche frequency and magnitude // *International Snow Science Workshop Proceedings*. Lake Tahoe, CF, 2010. PP. 548–555.
7. Bebi P., Kulakowki D., Rixen Ch. Snow avalanche disturbances in forest ecosystems – State of research and implications for management // *Forest Ecology and Management*. 2009. Vol. 257. PP. 1883–1892.
8. Gecy J.L., Wilson M.V. Initial establishment of riparian vegetation after disturbance by debris flows in Oregon // *American Midland Naturalist*. 1990. Vol. 123. PP. 282–291.
9. Bowers J.E., Webb R.H., Pierson E.A. Succession of desert plants on debris flow terraces, Grand Canyon, Arizona, U.S.A. // *Journal of Arid Environments*. 1997. № 36. PP. 67–86.
10. Pabst R.J., Spies T.A. Ten years of vegetation succession on a debris flow deposit in Oregon // *Journal of the American Water Resources Association*. 2001. Vol. 37, № 6. PP. 1693–1708.
11. Петрушина М.Н. Влияние селевых потоков и снежных лавин на высокогорные ландшафты // *Материалы гляциологических исследований*. 2001. Вып. 91. С. 96–104.
12. Patten R.S., Knight D.H. Snow avalanche and vegetation pattern in Cascade Canyon, Grand Teton National Park, Wyoming, U.S.A. // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 1994. Vol. 26, № 1. PP. 35–41.
13. Rixen Ch., Haag S., Kulakowski D., Bebi P. Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt // *Journal of Vegetation Science*. 2007. Vol. 18. PP. 735–742.
14. Быков Н.И. Растительность лавиносборов Алтая и возможности фитоиндикации лавинных процессов // *География и природопользование Сибири*. Барнаул : Изд-во Алтайск. ун-та, 2013. Вып. 15. С. 23–31.
15. Ревякин В.С., Кравцова В.И. Снежный покров и лавины Алтая. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1977. 215 с.
16. Gentili R., Armiraglio S., Sgorbati S., Baroni C. Geomorphological disturbance affects ecological driving forces and plant turnover along an altitudinal stress gradient on alpine slopes // *Plant Ecology*. 2013. Vol. 214. PP. 571–586.
17. Титова З.А., Петкевич М.В. Наблюдения над конусами аккумуляции в долине реки Актру // *Гляциология Алтая*. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1963. Вып. 3. С. 115–141.
18. Душкин М.А. Лавины в верховьях долины Актру // *Гляциология Алтая*. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1974. Вып. 8. С. 39–59.
19. Николаева С.А., Савчук Д.А., Кузнецов А.С. Особенности датирования селей, лавин и камнепадов в верховьях р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) по травмам деревьев // *Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология*. 2017. № 4. С. 35–47.
20. Полевая геоботаника / под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 531 с.

21. Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов, 1978. 301 с.
22. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
23. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области (происхождение, становление, адаптации). Барнаул : НИИ горного природопользования, 1996. 287 с.
24. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 202 с.
25. Определитель растений Республики Алтай / И.М. Красноборов, А.И. Артемов, А.А. Ачимов и др. ; отв. ред. И.М. Красноборов, И.А. Артемов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 701 с.
26. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М. : КМК, 2003–2004. Т. 1–2. 944 с.
27. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
28. 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. Series: Earth and Environmental Science. 2016. Vol. 48. PP. 1–9.
29. Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., Тимошок Е.Н. Эколого-ценотическая характеристика кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на верхней границе его распространения в Центральном Алтае // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 4 (20). С. 171–184.
30. Erschbamer B. Vegetation on avalanche path in the Alps // Vegetatio. 1989. Vol. 80, № 2. PP. 139–146.
31. Голубев В.Н. Морфологические признаки растений как индикаторы условий среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л. : Наука, 1971. С. 137–142.
32. Fischer A. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. // Vegetatio. 1992. Vol. 103. PP. 93–104.
33. Sinickas A., Jamieson B. Validating the Space-Time model for infrequent snow avalanche events using field observations from the Columbia and Rocky Mountains, Canada // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2016. Vol. 48, № 1. PP. 177–197.
34. Webb R.H., Steiger J.W., Turner R.M. Dynamics of Mojave desert shrub assemblages in the Panamint mountains, California // Ecology. 1987. Vol. 68, № 3. PP. 478–490.

*Поступила в редакцию 14.04.2017 г.; повторно 13.09.2017 г.;
принята 10.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Николаева Светлана Александровна – канд. биол. наук; с.н.с. лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: sanikol1@rambler.ru

Белова (Диркс) Марина Николаевна – канд. биол. наук; м.н.с. лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: marina_dirks@mail.ru

For citation: Nikolaeva S.A., Belova (Dirks) M.N. Phytocoenotic assessment of ecotopes on avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:181–201. doi: 10.17223/19988591/40/11
In Russian, English Summary

Svetlana A. Nikolaeva, Marina N. Belova (Dirks)

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation

Phytocoenotic assessment of ecotopes on avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches

In the Altai Mountains, according to forecasts, there will be an increase in avalanche and debris flow activity in the first quarter of the 21st century, which affects mountain ecosystems. The aim of the study was a phytocoenotic assessment of ecotopes on the avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches (the central Altai Mountains, 50°04'N, 87°45'E).

We collected data in the lower slope of the valley (2150-2340 m a.s.l.) at the treeline. Geobotanical descriptions of vegetation are given according to AA Korchagin in 2015. The area of inventory plots under the forest canopy was 625 m² (25×25), and that of non-forest communities or forest fragments was 100-150 m². On the basis of geobotanical descriptions of communities, we determined humidity and trophicity of ecotopes according to ecological scales (Tsatsenkin IA et al., 1978). At the same time, the description status was calculated using the weighted average considering amplitudes of species tolerance. The mediated ordination of communities was carried out according to phytointication statuses. A comparative analysis of the lists of vascular plant and moss species is presented according to ecological groups using the data of AV Kuminova with additions and groups of growth forms according to IG Serebryakov. The names of vascular plant species are mainly given according to "Identification book....", those of mosses are according to MS Ignatov and EA Ignatova (See Figure 1, Table).

It was revealed that the total number of species, participation (number and/or cover) of the species of most ecological groups (xerophytes, xeromesophytes, mesophytes, hygromesophytes, psychophytes and petrophytes) and the most representative species of growth forms (taproot, short- and long-rhizome perennial herbs) increased from the forest belt to the forest-tundra ecotone, whereas hygrophytes decreased (See Figure 1, Table). The trophicity, aeratibility, and coldness of the ecotopes increased, and humidification decreased. In the zone of avalanche accumulation, the absence of a tree layer and a well-developed shrub layer were indicators of frequent avalanches (more than once in 10 years). Here, the projective cover of the moss layer was lower and the role of psychophytes and hygrophytes was higher in comparison with undisturbed communities (See Figure 1 B). In general, the parameters of ecotopes varied slightly. A relatively increased coldness and humidity and reduced trophicity of substrates were typical of birch (*Betula fruticosa*, *B. rotundifolia*) communities, and a lower humidity and increased trophicity of ecotopes were common for meadows. In the zone of debris flow accumulation, a 170-200-year-old tree stand had survived, the cover of herbaceous-dwarf shrub and mossy layers was lower, and the number of hygrophytes and psychophytes, and short-rhizome herbs was higher, as compared with undisturbed communities. The ground cover composition was similar to that of the undisturbed forest 32 years after the debris flow event. The transit zone of the debris flow is, currently, a channel of temporary streamflow. A low similarity in species composition and cover and the highest number of hygrophytes, psychophytes, petrophytes, and short-rhizome herbs were observed here, in comparison with all other communities (See Figure 1e, f, g). The vegetation parameters indicated colder poorly developed and periodically waterlogged ecotopes, in comparison with undisturbed communities. These ecotopes seem to be influenced by frequent external impacts at present: regular

and short-term flows of melted spring and heavy rainfall water and mudflows or debris flows (once in 10 years) from the higher parts of the slope. A number of sites in terms of the degree of impact of geomorphological factors on vegetation and their ecotopes are as follows: undisturbed - debris flow (accumulation zone) - avalanche (accumulation zone) - debris flow (transit zone).

The article contains 2 Figures, 1 Table and 34 References.

Key words: debris flow torrent; avalanche complex; vegetation; ecological scales; ecological groups; growth forms; ecotope; Altai Mountains.

Acknowledgments: The authors are grateful to NA Chernova, Cand. Sci. (Biol.) (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation) for consultation on certain methodological issues, and DA Savchuk, Cand. Sci. (Biol.) (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation) for valuable comments which improved the quality of the article.

References

1. Gorchakovskiy PL, Shiyatov SG. Fitoindikatsiya usloviy sredy i prirodnykh protsessov v vysokogor'yakh [Phytoindication of environmental conditions and natural processes in high mountains]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. 209 p. In Russian
2. Korzhenevskiy VV, Kvitsnitskaya AA. Fitoindikatsiya rel'efoobrazovaniya i opyt ee primeneniya [Phytoindication of relief forming and the experience of it's use]. *Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada = Bull. of the State Nikita Botan. Gard.* 2011;100:5-28. In Russian
3. Huggel C, Clague JJ, Korup O. Is climate change responsible for changing landslide activity in high mountains? *Earth Surface Processes and Landforms.* 2011;37:77-91. doi: [10.1002/esp.2223](https://doi.org/10.1002/esp.2223)
4. Malneva IV, Kononova NK. Mudflow activity in the territory of Russia and neighboring countries in the 21 century. *Georisk.* 2012;4:48-54. In Russian
5. *Geografiya lavin* [Geography of avalanches]. Myagkov CM, Kanaev LA, editors. Moscow: Moscow State University Publ.; 1992. 334 p. In Russian
6. Simonson SE, Greene EM, Fassnacht SR, Stohlgren TJ, Landry CC. Practical methods for using vegetation patterns to estimate avalanche frequency and magnitude. In: *International Snow Science Workshop Proceedings.* Lake Tahoe, CA, USA. 2010:548-555.
7. Bebi P, Kulakowki D, Rixen Ch. Snow avalanche disturbances in forest ecosystems - State of research and implications for management. *Forest Ecology and Management.* 2009;257:1883-1892. doi: [10.1016/j.foreco.2009.01.050](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.050)
8. Gecy JL, Wilson MV. Initial establishment of riparian vegetation after disturbance by debris flows in Oregon. *American Midland Naturalist.* 1990;123:282-291. doi: [10.2307/2426556](https://doi.org/10.2307/2426556)
9. Bowers JE, Webb RH, Pierson EA. Succession of desert plants on debris flow terraces, Grand Canyon, Arizona, U.S.A. *Journal of Arid Environments.* 1997;36:67-86. doi: [10.1006/jare.1996.0197](https://doi.org/10.1006/jare.1996.0197)
10. Pabst RJ, Spies TA. Ten years of vegetation succession on a debris flow deposit in Oregon. *Journal of the American Water Resources Association.* 2001;37(6):1693-1708. doi: [10.1111/j.1752-1688.2001.tb03670.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2001.tb03670.x)
11. Petrushina MN. Vliyanie selevykh potokov i snezhnykh lavin na vysokogornye landshafty [Influence of debris flows and avalanches on the high mountain landscapes]. *Materialy glyatsiologicheskikh issledovaniy.* 2001;91:96-104. In Russian
12. Patten RS, Knight DH. Snow avalanche and vegetation pattern in Cascade Canyon, Grand Teton National Park, Wyoming, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 1994;26(1):35-41. doi: [10.2307/1551874](https://doi.org/10.2307/1551874)

13. Rixen C, Haag S, Kulakowski D, Bebi P. Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt. *J Vegetation Science*. 2007;18:735-742. doi: [10.1658/1100-9233\(2007\)18\[735:NADSPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[735:NADSPD]2.0.CO;2)
14. Bykov NI. Rastitel'nost' lavinosborov Altaya i vozmozhnosti fitoindikatsii lavinnykh protsessov [Vegetation of Altai avalanche catchments and possibilities of phytoindication of avalanche processes]. *Geografiya i prirodopol'zovanie Sibiri*. 2013;15:23-31. In Russian
15. Revyakin VS, Kravtsova VI. Snezhnyy pokrov i laviny Altaya [Snow cover and avalanches in the Altai Mountains]. Yuzefovich ES, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1977. 215 p. In Russian
16. Gentili R, Armiraglio S, Sgorbati S, Baroni C. Geomorphological disturbance affects ecological driving forces and plant turnover along an altitudinal stress gradient on alpine slopes. *Plant Ecology*. 2013;214:571-586. doi: [10.1007/s11258-013-0190-1](https://doi.org/10.1007/s11258-013-0190-1)
17. Titova ZA, Petkevich MV. Nablyudeniya nad konusami akkumulyatsii v doline reki Aktru [Observation of accumulation cones in the Aktru river valley]. In: *Glyatsiologiya Altaya* [Glaciology of the Altai mountains]. Tronov MV, editor. 1963;3:115-141. In Russian
18. Dushkin MA. Laviny v verkhov'yakh doliny Aktru [Avalanches in the upper reaches of the Aktru river valley]. In: *Glyatsiologiya Altaya* [Glaciology of the Altai mountains]. Tronov MV, editor. 1974;8:39-59. In Russian
19. Nikolaeva SA, Savchuk DA, Kuznetsov AS. Dating of debris flows, avalanches and rockfalls in the Aktru headwater (Severo-Chuisky Range, the Central Altay mountains) by tree injuries. *Geoekologiya. Inzhenernaya geologiya. Hidrogeologiya. Geokriologiya*. 2017;4:35-47. In Russian
20. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Vol. 3. Korchagin AA, Lavrenko EM, Ponyatovskaya VM, editors. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 531 p. In Russian
21. Tsatsenkin IA, Savchenko IV, Dmitrieva SI. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dal'nego Vostoka po rastitel'nomu pokrovu [Methodological recommendations on the ecological evaluation of forage sites in the tundra and forest zones of Siberia and the Far East by their plant cover]. Moscow: VNIi kormov im. VR Vilyamsa; 1978. 301 p. In Russian
22. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk: SO AN SSSR Publ.; 1960. 450 p. In Russian
23. Revyakina NV. *Sovremennaya prilednikovaya flora Altae-Sayanskoy gornoy oblasti (proiskhozhdenie, stanovlenie, adaptatsii)* [Modern periglacial flora of the Altai-Sayan mountain region (origin, formation, adaptation)]. Barnaul; 1996. 287 p. In Russian
24. Pyak AI. Petrofity Russkogo Altaya [Petrophytes of the Russian Altai]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2003. 202 p. In Russian
25. *Opredelitel' rasteniy Respubliki Altay* [Key plants of the Altai Republic]. Krasnoborov IM and Artemov AI, editors. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN Publ.; 2012. 701 p. In Russian
26. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii [Moss flora of the Middle European Russia]. Vol. 1-2. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2003-2004. 944 p. In Russian
27. Zverev AA. Informacionnye tehnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
28. Timoshok EE, Timoshok EN, Nikolaeva SA, Savchuk DA, Filimonova EO, Skorokhodov SN, Bocharov AY. Monitoring of high altitudinal terrestrial ecosystems in the Altai Mountains. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2016;48:012008. doi: [10.1088/1755-1315/48/1/012008](https://doi.org/10.1088/1755-1315/48/1/012008)
29. Timoshok EE, Skorokhodov SN, Timoshok EN. Ecological and coenotic description of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) at the highest line of its distribution in the

- Central Altai. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;4(20):71-184. In Russian, English Summary
30. Erschbamer B. Vegetation on avalanche path in the Alps. *Vegetatio*. 1989;80:139-146.
31. Golubev VN. Morfologicheskie priznaki rasteniy kak indikatory usloviy sredy [Morphological features of plants as indicators of environmental conditions]. In: *Teoreticheskie voprosy fitoindikatsii* [Theoretical aspects of phytoindication]. Leningrad: Nauka Publ.; 1971:137-142. In Russian
32. Fischer A. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. *Vegetatio*. 1992;103:93-104. doi: [10.1007/BF00047695](https://doi.org/10.1007/BF00047695)
33. Sinickas A, Jamieson B. Validating the Space-Time model for infrequent snow avalanche events using field observations from the Columbia and Rocky Mountains, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2016;48(1):177-197. doi: [10.1657/AAAR0014-047](https://doi.org/10.1657/AAAR0014-047)
34. Webb RH, Steiger JW, Turner RM. Dynamics of Mojave desert shrub assemblages in the Panamint mountains, California. *Ecology*. 1987;68(3): 478-490. doi: [10.2307/1938453](https://doi.org/10.2307/1938453)

*Received 14 April 2017; Revised 13 September 2017;
Accepted 10 October 2017; Published 26 December 2017*

Author info:

Nikolaeva Svetlana A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Dynamics and Stability of Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., 634055 Tomsk, Russian Federation.

E-mail: sanikol1@rambler.ru

Belova (Dirks) Marina N, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Dynamics and Stability of Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., 634055 Tomsk, Russian Federation.

E-mail: marina_dirks@mail.ru