

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2013

№ 1 (21)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499
от 27 сентября 2007 г.

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов
и изданий, в которых должны быть опубликованы
основные научные результаты диссертаций
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»
Высшей аттестационной комиссии



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

НАУЧНО-РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Майер Г.В., д-р физ.-мат. наук, проф. (председатель); **Дунаевский Г.Е.**, д-р техн. наук, проф. (зам. председателя); **Ревушкин А.С.**, д-р биол. наук, проф. (зам. председателя); **Катунин Д.А.**, канд. филол. наук, доц. (отв. секретарь); **Берцун В.Н.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Воробьёв С.Н.**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; **Гага В.А.**, д-р экон. наук, проф.; **Галажинский Э.В.**, д-р психол. наук, проф.; **Глазунов А.А.**, д-р техн. наук, проф.; **Голиков В.И.**, канд. ист. наук, доц.; **Горцев А.М.**, д-р техн. наук, проф.; **Гураль С.К.**, д-р пед. наук, проф.; **Демешкина Т.А.**, д-р филол. наук, проф.; **Демин В.В.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Ершов Ю.М.**, канд. филол. наук, доц.; **Зиновьев В.П.**, д-р ист. наук, проф.; **Канов В.И.**, д-р экон. наук, проф.; **Кузнецов В.М.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф.; **Парначёв В.П.**, д-р геол.-минер. наук, проф.; **Портнова Т.С.**, канд. физ.-мат. наук, доц., директор Издательства НТЛ; **Потекаев А.И.**, д-р физ.-мат. наук, проф.; **Прозументов Л.М.**, д-р юрид. наук, проф.; **Прозументова Г.Н.**, д-р пед. наук, проф.; **Пчелинцев О.А.**, зав. редакционно-издательским отделом ТГУ; **Рыкун А.Ю.**, д-р социол. наук, доц.; **Сахарова З.Е.**, канд. экон. наук, доц.; **Слизов Ю.Г.**, канд. хим. наук, доц.; **Сумарокова В.С.**, директор Издательства ТГУ; **Сущенко С.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Тарасенко Ф.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Татьянин Г.М.**, канд. геол.-минер. наук, доц.; **Унгер Ф.Г.**, д-р хим. наук, проф.; **Уткин В.А.**, д-р юрид. наук, проф.; **Черняк Э.И.**, д-р ист. наук, проф.; **Шилько В.Г.**, д-р пед. наук, проф.; **Шрагер Э.Р.**, д-р техн. наук, проф.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ ЖУРНАЛА «ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА. БИОЛОГИЯ»

Кулижский С.П., д-р биол. наук, проф., зав. каф. почвоведения и экологии почв, директор Биологического института (председатель); **Астафурова Т.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. агрономии, директор Сибирского ботанического сада ТГУ (зам. председателя); **Гуреева И.И.**, д-р биол. наук, проф., зав. Гербарием П.Н. Крылова (зам. председателя); **Москвитина Н.С.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. зоологии позвоночных и экологии (зам. председателя); **Акимова Е.Е.**, канд. биол. наук, старший преподаватель кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии ТГУ (отв. секретарь); **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф.; **Бушов Ю.В.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии человека и животных; **Данченко А.М.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. лесоведения и зеленого строительства; **Пяк А.И.**, д-р биол. наук, проф. каф. ботаники; **Свиридова Т.П.**, канд. биол. наук, зам. директора Сибирского ботанического сада ТГУ; **Стегний В.Н.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. цитологии и генетики.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524.323

А.И. Пяк, А.С. Ревушкин

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

РАННИЕ СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В НИВАЦИОННЫХ НИШАХ КУРАЙСКОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

Снежный покров является одним из наиболее значимых экзогенных рельефообразующих факторов в высокогорном поясе. Особенности его распределения, связанные в основном с господствующими в зимний период ветрами, ведут к формированию различных по мощности и длительности существования снежников, которые активно трансформируют морфологию исходной поверхности. В рельефе все более заметными и масштабными становятся яркие морфологические черты, связанные с процессами нивации. В результате достаточно длительного воздействия снежников формируются так называемые нивационные ниши, которые на заключительных стадиях своего развития имеют форму амфитеатра. На примере высокогорий Курайского хребта показаны общие закономерности первых этапов формирования растительного покрова в нивационных нишах. Отмечена особая роль влаголюбивых зеленых мхов и отдельных видов цветковых растений, которые во многом определяют дальнейшую судьбу развития не только растительного сообщества, но и самого экотопа в целом.

Ключевые слова: нивационная ниша; синценогенез; растительность; ранние стадии; высокогорный пояс; Курайский хребет; Юго-Восточный Алтай.

Алтайская горная система, являясь одной из самых высоких в России, имеет обширные площади высокогорий, в том числе наиболее высокие территории нивального пояса. Несмотря на то что растительный покров высокогорий Алтая достаточно хорошо изучен [1–6], проблема формирования растительности в экстремальных местообитаниях рассматривалась достаточно редко. На необходимость изучения процесса сингенеза обращала внимание А.В. Куминова [2], но первое более-менее последовательное и всестороннее описание этого процесса появилось почти 50 лет спустя [7]. Указанное сочинение посвящено изучению формирования растительности на молодых моренах в связи с современной динамикой ледников. Особенности биологии и экологии растений некоторых экстремальных местообитаний Горного Алтая посвящены работы А.И. Пяк [8] и И.В. Волкова [9]. Вместе с тем вне поля зрения исследователей оказались весьма специфичные и широко представленные в высокогорьях Алтая нивальные местообитания, где также происходит процесс формирования растительности совершенно иного типа.

Абсолютные высоты Курайского хребта близки к современному уровню «снеговой линии» в Юго-Восточном Алтае. Это не позволяет в настоящее время формироваться здесь крупным ледникам, зато обуславливает существование огромного разнообразия снежников, сохраняющихся в течение части или всего теплого периода. Образование их связано в основном с преобладающими в зимний период ветрами (метелевым переносом), и, как следствие, можно наблюдать четкие экспозиционные различия в разных местах. С учетом важной роли снежного покрова в функционировании экосистем, которая проявляется через влияние на климат, рельеф, гидрологические и почвообразовательные процессы, жизнь растений и животных, именно особенности распределения снежного покрова являются характерной чертой высокогорного пояса Курайского хребта.

Снежный покров является одним из наиболее значимых экзогенных рельефообразующих факторов, определяющих, наряду с резкими перепадами температур, обильными осадками, скорость физического и химического выветривания горных пород. Наличие многочисленных снежников заметно трансформирует морфологию исходной поверхности и интенсивно меняет ее современный облик, в котором все более заметными становятся яркие морфологические черты проявления нивации.

Эти процессы хорошо известны и описаны в географической литературе. К примеру, П.А. Окишевым дано следующее определение данного явления: «Нивация – снежная эрозия, разрушительное воздействие снежного покрова на горные породы посредством усиленного морозного выветривания в условиях попеременного замерзания и оттаивания. Происходит главным образом вблизи снеговой границы. Продукты выветривания выносятся талой водой, и в результате под снежником образуется некоторое понижение рельефа» [10]. При этом отмечено, что интенсивность физического выветривания горных пород вблизи снежников в 1,5–3,5 раза выше фоновой [11]. Также происходит существенное повышение интенсивности химического выветривания горных пород под воздействием снежника [12].

Таким образом, наряду с криогенными процессами нивация значительно ускоряет разрушение гор и их планацию, сопровождающуюся сортировкой обломочного материала. В результате достаточно длительного воздействия снежника формируется так называемая нивационная ниша, которая на заключительных стадиях своего развития имеет форму амфитеатра. Причем в процессе своего развития, даже при условии сохранения постоянного направления ветров в зимний период (реальная картина намного сложнее), нивационные ниши, разрастаясь, часто перекрываются. Это приводит к усложнению общей картины и началу накопления снега в новых местах, что, в свою очередь, ведет к формированию новых снежников и зарождению новых нивационных ниш. Вследствие этого на отдельных участках высокогорья по соседству можно наблюдать самые разные стадии развития нивационных ниш, с которыми очень тесно связаны разные этапы формирования высоко-

горной растительности, что позволяет нам проследить и охарактеризовать первые стадии становления растительного покрова в целом.

Наши исследования проводились на водораздельной части Курайского хребта в Юго-Восточном Алтае в истоках ручьев Ортолык и Курайка (бассейн Чуи) и ручья Правая Кубадру (бассейн Башкауса) на абсолютных высотах около 2 900–3 000 м (рис. 1).



Рис. 1. Водораздельная часть Курайского хребта в истоках ручья Правая Кубадру (бассейн Башкауса)

Как известно, наличие снежника ведет к интенсивному вымыванию мелких частиц и отложению их в выположенной части ниже по склону. По мере развития (углубления) нивационной ниши масса накапливаемого снега возрастает, а склон становится все более пологим. Это ведет ко все более длительному сохранению самого снежника и соответственно увеличению продолжительности избыточного увлажнения выположенных участков. Как только увлажнение ложа становится относительно постоянным, по краям многочисленных ручьев поселяются различные влаголюбивые зеленые мхи *Cirriphyllum cirrosum* (Schwägr.) Grout, *Brachythecium turgida* (Hartm.) Kindb., *Calliergon trifarium* (F. Weber & D. Mohr) Kindb., *Philonotis tomentella* Mol., *Bryum schleicheri* Schwaegr., которые вначале образуют узенькие береговые полосы. В дальнейшем разрастание моховых дернин ведет к замедлению стока и подъему его уровня на высоту дернины. Подъем уровня воды в свою очередь инициирует разрастание моховой дернины вширь. При этом краевая валикообразная часть нарастающей моховой дернины возвышается над субстратом на 3–5(8) см (рис. 2). По достижении полосой моховой дернины ширины 1,5–2,0 м сред-

няя, наиболее старая ее часть имеет толщину около 10–15(20) см, а местоположение исходного водотока можно определить только ориентировочно. Сам водоток к этому времени или полностью теряется, просачиваясь сквозь толщу моховой дернины, либо разбивается на несколько сильно извилистых потоков, часто текущих поверх нее. К этому времени видовой состав сообщества, формирующегося на основе разрастающейся моховой дернины, представляет собой весьма пеструю смесь из видов растений разной экологии. Для примера ниже приведено описание одного из таких участков.

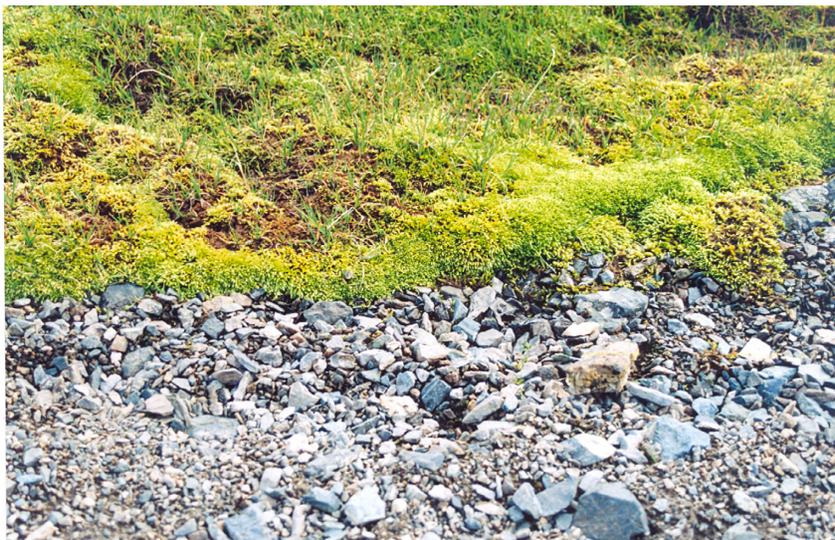


Рис. 2. Краевая валикообразная часть нарастающей моховой дернины, возвышающаяся над субстратом на 3–5(8) см

Участок расположен в водораздельной части в истоках ручья Верхняя Кубадру и представляет собой выположенное ложе снежника (уклон до 3–5°), ориентированного на северо-запад. Многочисленные ручейки образуют почти параллельные водотоки с интервалом 5–10(15) м, по которым развиты полосы моховых дернин шириной до 1,5–2,0 м с достаточно сформированным травяным ярусом. Общее проективное покрытие травяного яруса составляет 20–25%, средняя высота над моховой дерниной около 3–5 см. В моховом покрове доминирует *Cirriphyllum cirrosum*, который составляет до 50% всей дернины. Судя по полному преобладанию этого мха и в краевых частях, именно он определяет скорость разрастания всей дернины. В центральных наиболее увлажненных частях дернины наряду с ним существенную роль играют *Philonotis tomentella* и *Bryum schleicheri*, обилие которых составляет 20–25%. В обсыхающих участках при сильном угнетении *Cirriphyllum cirrosum* поселяются *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., а в наиболее сухих – *Scor-*

pidium turgescens (C. Jens.) Moenk. Среди высших растений полностью преобладают *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel., *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb., *Saxifraga sibirica* L., которые при примерно равном обилии обеспечивают до 95% общего проективного покрытия. Первые два вида очень многочисленны и своими тонкими и длинными побегами сетью пронизывают практически всю моховую дернину, а *Saxifraga sibirica* образует крупные латки из розеток своих прикорневых листьев, лежащие поверх дернины. Участие других видов незначительно: *Cardamine bellidifolia* L. – до 1%, *Draba oreades* Schrenk – до 1%, *Saxifraga melaleuca* Fischer ex Spreng. – до 1%, *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge – до 1%, а такие виды, как *Chorispora bungeana* Fischer et Meyer, *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., *Papaver pseudocanescens* M. Popov, *Draba fladnizensis* Wulf., *Poa litvinoviana* Ovcz., *Smelowskia calycina* (Stephan) C.A. Mey., *Saxifraga macrocalyx* Tolm., представлены единичными экземплярами.

Растительный покров на этой стадии развития нивационной ниши представляет собой сложную мозаику (чересполосицу) из зачаточных маломощных моховых дернин и щебнисто-песчано-глинистых участков (рис. 3), занятых открытыми группировками преимущественно цветковых растений (*Eritrichium villosum*, *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov, *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *Cerastium lithospermifolium* Fischer, *Saxifraga sibirica*, *Cardamine bellidifolia*, *Chorispora bungeana* и многие другие).



Рис. 3. Растительный покров нивационной ниши на стадии развития зачаточных маломощных моховых дернин

Нетрудно заметить, что первые группировки высших сосудистых растений на разрастающейся моховой дернине формируются в основном за счет

сохранения изначально поселившихся пионерных видов. Но позднее появляются и некоторые специфические растения (или, по крайней мере, виды, оптимально чувствующие себя именно в таких изменившихся условиях) – *Paracolpodium altaicum*, *Dichodon cerastoides*, *Saxifraga melaleuca* и др. Такие же виды, как *Chorispora bungeana*, *Potentilla biflora*, *Smelowskia calycina* и др., несомненно, представляют собой своеобразные реликты растительных сообществ, развивавшихся на голом каменистом субстрате. Дальнейшая судьба их однозначно предрешена, и продолжительность произрастания в моховой дернине зависит от видовой специфики и особенностей онтогенеза.

Продолжающиеся выполаживание поверхности и разрастание моховых дернин рано или поздно приведут к их полному смыканию. Подобное упрощение горизонтальной структуры растительного покрова приведет со временем к полному выпадению петрофитных видов растений и обеднению ценофлоры на первых этапах. В свою очередь, создаются все условия для внедрения и заселения территории видами тундрово-мохово-болотного ценокомплекса. Скорость заселения и формирования полночленных сообществ, несомненно, будет зависеть от наличия и степени удаленности потенциальных источников диаспор, а также присутствия или отсутствия каких-либо факторов, способствующих или, наоборот, препятствующих их успешной миграции.

Литература

1. Крылов П.Н. Фитостатистический очерк альпийской области Алтая // Известия Томского отделения Русского ботанического общества. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1931. Т. 3, № 1–2. С. 28–83.
2. Куминава А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во АН СССР, 1960. 450 с.
3. Огурева Г.Н. Ботаническая география Алтая. М. : Наука, 1980. 189 с.
4. Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.
5. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Наука, 1988. 288 с.
6. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул : НИИ горного природопользования, 1996. 310 с.
7. Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н. и др. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск : Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
8. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 202 с.
9. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений : учеб. пособие. Томск : Изд-во ТГПУ, 2005. 416 с.
10. Окишев П.А. Терминологический справочник по геоморфологии и гляциологии гор. Томск : ТГУ, 1999. 120 с.
11. Выркин В.Б. Физическое выветривание пород и микроклимат возле снежников гольцов Прибайкалья и Северного Забайкалья // География и природные ресурсы. 1980. № 4. С. 101–107.
12. Швецов П.Ф., Корейша М.М. Об экзогенном процессе, называемом нивацией // Геоморфология. 1981. № 4. С. 24–31.

Поступила в редакцию 13.01.2013 г.

Andrei I. Pyak, Aleksandr. S. Revushkin

Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

**EARLY STAGES OF VEGETATION COVER FORMATION
IN THE NIVATIONSNICHE OF THE KURAIKIY RIDGE
(SOUTH-EASTERN ALTAI)**

The studies which were carried out on the watershed of the Kuraiskiy Ridge in South-Eastern Altai at the headwaters brooks: the Ortolyk and the Kurayka (the basin of the Chuya), the Right Kubadru (the basin of the Bashkaus). The altitude of the Kuraiskiy ridge are close to the modern level of "snow line". This determines the existence of a large number of snowfields, which persist for a part of or all warm period. As it is known, snow cover is one of the most important factors of exogenic relief forming in a high montane zone. The presence of snowfield leads to intensive washing out of small particles and their deposition down the hill. During the development (deepening) of Nivaitonsniche, the mass of accumulated snow increases and the slope becomes less steep.

As soon as the bed humidification becomes relatively constant, hygrophilous green mosses take up residence on the edges of many brooks. Among them dominates *Cirriphyllum cirrosom* (Schwägr.) Grout which amounts up to 50% of moss turf. This moss, dominating in marginal parts, determines the rate of turf proliferation. *Philonotis tomentella* Mol. and *Bryum schleicheri* Schwaegr., the abundance of which is 20–25%, play an important role. In central most humid parts of turf along with *Cirriphyllum cirrosom* (Schwägr.) Grout. Together with them *Brachythecium turgida* (Hartm.) Kindb. and *Calliergon trifarium* (F. Weber & D. Mohr) Kindb are constantly encountered. In dry off parts, at strong oppression of *Cirriphyllum cirrosom*, take up residence *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., as well as in the most arid places – *Scorpidium turgescens* (C. Jens.) Moenk. Among flowering plants, *aracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel., *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb and *Saxifraga sibirica* L., which provide up to 95% of the projective cover, dominate. The first two species are very numerous and its thin and long shoots permeate practically all mossy turf. The involvement of other species of plants is insignificant.

The continued growth of moss turfs leads to slower water runoff and an increase in its level; this initiates moss turf overgrowth broadwise. At this stage of Nivaitonsniche, the vegetation cover is a complex mosaic of incipient low power moss turfs and gravelly-sandy clay exposed areas, which are occupied by pioneering groups of flowering plants (*Eritrichium villosom*, *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhancikov, *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *Cerastium lithospermifolium* Fischer, *Saxifraga sibirica*, *Cardamine bellidifolia*, *Chorispora bungeana*, etc). The further flattening of the surface and overgrowth of moss turfs leads to the oversimplifying of the horizontal structure of vegetation cover and the strengthening of the role of tundra-moss-marsh coenotic complex plants.

Key words: Nivaitonsniche; sintsenogenez; vegetation; early stages; high-montane zone; Kuraiskiy ridge; South-Eastern Altai.

Received January 13, 2013