

БОТАНИКА

УДК 581.552+58.02+551.435.44(235.222)

doi: 10.17223/19988591/22/5

М.Н. Диркс

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Juniperus sibirica* Burdst. И *Betula rotundifolia* Spach НА МОЛОДЫХ МОРЕНАХ ЛЕДНИКА МАЛЫЙ АКТРУ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ, СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ)

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований СО РАН (проект VII.63.1.4) и Президиума РАН (проект 4.02) при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 02-05-65178 и 13-05-00762.

Исследованы особенности поселения и онтогенетическая структура ценопопуляций двух кустарников *Juniperus sibirica* и *Betula rotundifolia* на разных стадиях развития растительности на молодых моренах ледника Малый Актру (2 200–2 290 м над ур. м., горно-ледниковый бассейн Актру, Северо-Чуйский хребет). Для *J. sibirica* прослежен ряд ценопопуляций от инвазионной на пионерной стадии до молодых нормальных на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии и конечно-моренном валу середины XIX в. Для *B. rotundifolia* выявлен ряд ценопопуляций от молодой нормальной на разнотравно-мохово-ивовой стадии до зрелой нормальной на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии. Характер онтогенетических спектров и демографические показатели ценопопуляций видов зависят от возраста моренных отложений, характера субстрата, особенностей микро- и мезорельефа, защищенности местообитаний от охлаждающего влияния ледника и вытекающей из него реки, наличия достаточного снежного покрова.

Ключевые слова: ценопопуляции; онтогенетическая структура; кустарники; *Juniperus sibirica*; *Betula rotundifolia*; молодые морены.

Введение

Молодые морены (ММ) ледников Центрального Алтая (ЦА), образующиеся в современную регрессивную фазу малого ледникового периода, представляют большой интерес для исследования особенностей поселения и формирования ценопопуляций (ЦП) древесных растений. Древесные растения играют важную роль в сложении флоры и первичной растительности на ММ долинных ледников [1–3]. Наиболее разнообразны среди них кустарники, которые появляются уже на ранних этапах заселения освободившихся ото льда территорий. Их значение в формирующихся растительных сообществах возрастает

с увеличением возраста моренных отложений и развитием на них первичной растительности. В ЦА на примере ММ ледника Малый Актру исследовалась структура ЦП кедров сибирского [4]. Ценопопуляционные исследования кустарников в условиях ММ до настоящего времени не проводились.

Целью настоящей работы было изучение особенностей поселения и онтогенетической структуры ЦП *Juniperus sibirica* Burgsd. (можжевельник сибирский, семейство Cupressaceae) и *Betula rotundifolia* Spach (береза круглолистная, семейство Betulaceae) на ММ ледника Малый Актру.

Материалы и методики исследования

Исследования ЦП кустарников проводились на ММ долинного ледника Малый Актру (2 200–2 290 м над ур. м.), расположенных в горно-ледниковом бассейне Актру на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта. ММ представляют собой отложенные ледником с середины XIX в. до настоящего времени скопления разнообразного по гранулометрическому составу обломочного материала сланцевой породы [5]. В моренном рельефе выражены конечная морена середины XIX в., береговые морены, осцилляционные морены XX в., галечниковые площадки, склоны и выровненные участки. Конечно-моренный вал середины XIX в. сложен преимущественно крупно-обломочным моренным материалом, характеризуется выраженным микро- и мезорельефом. В настоящее время расстояние от конечно-моренного вала до конца языка ледника составляет более 800 м.

Для ледника Малый Актру, являющегося основным гляциологическим репером Алтая, имеется наиболее детальный ряд наблюдений за его отступанием [6, 7], что позволило разделить поверхность ММ от конца языка ледника до конечно-моренного вала XIX в. на разновозрастные фрагменты [2]. В первичной растительности на ММ с учетом абсолютных датировок выделено три стадии формирования: пионерная (2012–1968 гг.), разнотравно-мохово-ивовая (1968–1911 гг.) и разнотравно-мохово-ивово-березковая (1911–1850 гг.) [2, 3]. Разреженная растительность на поверхности конечно-моренного вала середины XIX в., представленная единичными деревьями кедров и лиственниц, редкими кустарниками и травами, пятнами мхов, не входит в общую схему формирования растительности на ММ ледника Малый Актру.

Для выявления особенностей заселения ММ изучаемыми видами в 2003, 2011, 2012 гг. проводились наблюдения за составом их первых особей, появившихся после отступления ледника. Также в разновозрастных фрагментах ММ у наиболее старых особей были взяты спилы в основании стволиков или наибольших по диаметру ветвей и определен их абсолютный возраст путем подсчета годовых колец. Год появления конкретной особи на ММ определялся как разница между годом, в который был сделан спил, и значением ее абсолютного возраста. Временной период, прошедший после освобождения от ледника фрагмента, где появилась эта особь, рассчитывался

как разница между годом появления здесь особи и крайними значениями временного интервала фрагмента.

Формирующиеся ЦП *J. sibirica* и *B. rotundifolia* изучались на трансектах шириной 5 м (3 м) и разной длины (табл. 1), заложенных в 2011 и 2012 гг. на ММ в сообществах, соответствующих разным стадиям развития растительности, на тех участках, где наблюдалась наибольшая плотность их особей.

Таблица 1

Характеристика трансект на молодых моренах ледника Малый Актру

№ трансекты	Стадия формирования растительности	Фрагмент морен	Высота над уровнем моря, м	Расстояние от ледника, м	Экспозиция, крутизна склона, °	Площадь трансекты, м ²	ОПП, %	Доминанты и содоминанты
							КЯ/ТЯ/МЯ	
1	1-я	1973–1968 гг.	2230	370	В, 7–10	185	ед./5–7/ед.	<i>Crepis karelinii</i> , <i>Trisetum mongolicum</i> , <i>Poa glauca</i> , <i>Brium coespiticium</i> , <i>Ditrichum flexicaule</i>
2	2-я	1941–1936 гг.	2205	470	В, 0–5	160	25–30/10–15/15–20	<i>Salix saposhnikovii</i> , <i>Myricaria dahurica</i> , <i>Dryas oxyodontha</i> , <i>Distichium capillaceum</i> , <i>Ditrichum flexicaule</i>
3	2-я	1916–1911 гг.	2210	570	В, 2–3	295	10–15/30–35/10–15	<i>Salix saposhnikovii</i> , <i>S. hastata</i> , <i>S. vestita</i> , <i>S. divaricata</i> , <i>Myricaria dahurica</i> , <i>Dryas oxyodontha</i> , <i>Distichium capillaceum</i> , <i>D. flexicaule</i>
4	3-я	1911–1900 гг.	2200	620	В, 10–15	50	10–15/15–20/7–10	<i>Betula rotundifolia</i> 7–9%, <i>Salix hastata</i> , <i>S. glauca</i> , <i>S. vestita</i> , <i>Dryas oxyodontha</i>
5	3-я	1911–1900 гг.	2200	650	0	20	60–65/1–2/45–50	<i>Betula rotundifolia</i> 55–60%, <i>Salix vestita</i> , <i>S. glauca</i> , <i>Abietinella abietina</i> , <i>Sanionia uncinata</i> , <i>Syntrichia ruralis</i>
6	КМВ	~1850 г.	2200	800	С, 3–5	460	7–10/5–7/1–3	<i>Juniperus sibirica</i> 5–7%, <i>Salix divaricata</i> , <i>S. hastata</i> , <i>S. saposhnikovii</i>

Примечание. КМВ – конечно-моренный вал середины XIX в.; ОПП – общее проективное покрытие ярусов; КЯ – кустарниковый ярус; ТЯ – травяно-кустарничковый ярус; МЯ – мохово-лишайниковый ярус.

Пять трансект были заложены на левом берегу вытекающей из ледника речки на склонах и пологих участках ММ перпендикулярно направлению отступания ледника, одна – на правом берегу на конечно-моренном валу середины XIX в. Левобережье характеризуется более спокойным рельефом и четче выраженным процессом развития растительности по сравнению с правобережьем. Конечно-моренный вал расположен почти полностью на правом берегу.

Трансекта № 1 была заложена перед моренными валами 1960-х гг. высотой 2–3 м, параллельно валам. Трансекта № 2 заложена на участке, занимающем ровную часть и склон, защищенном от охлаждающего влияния ледника и речки моренными валами 1960-х гг. и валом, расположенным вдоль речки. Здесь отмечается значительный снеговой покров зимой. Трансекта № 3 расположена перед моренными валами 1900-х гг. высотой 1,5–2 м параллельно валам. Трансекта № 4 находится на склоне сглаженного моренного вала. Этот участок имеет наибольший по сравнению с другими обследованными участками уклон поверхности. Здесь отмечаются наименьший снеговой покров и его наиболее раннее стаивание. Трансекта № 5 была заложена на выровненном участке ММ, где *B. rotundifolia* образует довольно густые заросли. Трансекта № 6 расположена в межморенном понижении конечно-моренного вала, где *J. sibirica* имеет наибольшее проективное покрытие и представлен наиболее крупными особями.

Онтогенетическая структура ЦП *J. sibirica* изучалась на трансектах № 1–4 и 6, *B. rotundifolia* – на трансектах № 2, 3 и 5. При исследовании онтогенетической структуры ЦП кустарников использовались классические ценопопуляционные методы [8–10]. Онтогенетические состояния особей выделяли на основе качественных и количественных морфологических признаков, в том числе специфичных для кустарников [11]. Счетными единицами у *J. sibirica* являлись особи, у *B. rotundifolia* – особи и парциальные образования. Типы онтогенетических спектров ЦП кустарников определяли по классификации А.А. Уранова, О.В. Смирновой [12] и классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [13].

Результаты исследования и обсуждение

J. sibirica относится к стелющимся кустарникам [14]. Вид имеет евразийский ареал и встречается в высокогорьях на скалах, каменистых склонах и россыпях, в лиственничных редколесьях [15]. В верховьях долины р. Актру *J. sibirica* довольно часто встречается в составе кустарникового яруса лиственнично-кедровых и лиственничных закустаренных разнотравных, разнотравно-осоково-злаковых и разнотравно-злаковых лесов, произрастающих на юго-восточном склоне долины в верхней части горно-лесного пояса [16]. Нами этот вид отмечен также в кустарниковых, разнотравно-можжевеловых тундрах выше границы леса. С небольшим обилием встречается на лесных лугах, единично – на зарастающих селях.

B. rotundifolia является прямостоячим геоксильным кустарником [14]. Для вида характерен монголо-алтае-саянский ареал, в пределах которого он растет в субальпийских редколесьях, кустарниковых зарослях, высокогорных тундрах [17]. В верховьях долины р. Актру этот вид входит в состав или доминирует в кустарниковом ярусе кедрово-лиственничных ерниково-зеленомошно-лишайниковых лесов, расположенных фрагментами на северо-западном склоне долины, кедрового кустарниково-зеленомошного леса между моренами ледников Малый Актру и Большой Актру. *B. rotundifolia* встречается в разреженном кустарниковом ярусе молодых лиственничных лесов на флювиогляциальных отложениях. На верхнем пределе произрастания лесов она начинает доминировать в кустарниковом ярусе, а в горно-тундровом поясе образует ерниковые мохово-лишайниковые тундры [16, 18].

J. sibirica и *B. rotundifolia* отмечены почти на всех обследованных нами ранее молодых моренах долинных ледников Центрального Алтая [1, 3]. *J. sibirica* растет на щебнистом и каменистом субстрате, флювиогляциальных отложениях, на моренах мертвого льда. *B. rotundifolia* встречается на щебнистых, каменистых, задернованных и омоховелых участках.

По своему значению в формировании растительности на молодых моренах ледника Малый Актру и моренах некоторых других ледников оба вида относятся к группе видов, которые появляются на более или менее ранних этапах поселения растений и значение которых по мере развития первичных сообществ возрастает [3]. *J. sibirica* и *B. rotundifolia* на этих моренах входят в состав первичных растительных микрогруппировок начиная со второй стадии формирования растительности. На третьей стадии *B. rotundifolia* становится доминантом кустарникового яруса.

Исследование особенностей поселения *J. sibirica* на ММ ледника Малый Актру показало, что в 2003 г. его первые особи (пять имматурных и одна виргинильная) были найдены во фрагменте 1978–1973 гг. в пионерном сообществе. В течение 2006–2007 гг. во фрагменте 2003–2007 гг. отмечалась ювенильная особь. В 2011 и 2012 гг., как и в 2003 г., первые особи *J. sibirica* были отмечены во фрагменте 1978–1973 гг. Здесь остались три имматурные особи, растущие на щебне в окружении более крупных камней. Поселение и приживание особей этого вида на участках морен, отложенных после 1978 г., нами не отмечено.

Определение абсолютного возраста наиболее старых особей *J. sibirica* в разных фрагментах ММ (табл. 2) показало, что в отдельных фрагментах, соответствующих разным стадиям развития растительности, они появились уже в первые годы или первое десятилетие после отступления ледника. Эти особи, скорее всего, являются первыми или одними из первых в соответствующих фрагментах и сохранились до настоящего времени. В остальных фрагментах, в которых наиболее старые особи появились через 25–85 лет после освобождения ММ ото льда, самые первые особи, вероятно, не сохранились, отмерев в молодом возрасте в связи с менее благоприятными

условиями для существования. Конечно-моренный вал мог в целом начать заселяться *J. sibirica* позже по сравнению с другими фрагментами в связи с более холодным в те годы климатом, значительным охлаждающим влиянием более крупного в то время ледника, преобладанием на поверхности вала грубообломочного материала. В настоящее время здесь имеются местообитания с достаточно благоприятными условиями для существования вида.

Первое появление *B. rotundifolia* на ММ ледника Малый Актру, как в 2003 г., так и в 2011 и 2012 гг., отмечено во фрагменте 1958–1952 гг. В верхней части этого фрагмента растет единственная угнетенная средневозрастная генеративная особь под защитой моренных валов.

Судя по абсолютному возрасту наиболее старых особей *B. rotundifolia* в разных фрагментах (табл. 3), они появились через 40–75 лет после отступления ледника на второй стадии развития растительности. Вероятно, большинство из них является первыми поселившимися в соответствующих фрагментах особями. На всех обследованных участках молодые особи *B. rotundifolia* приурочены к довольно ровным участкам или понижениям с мелкоземистым и щебнистым субстратом, защищенным от охлаждающего влияния ледника, часто рядом с моренными валами, где накапливается значительное количество снега в зимнее время.

Т а б л и ц а 2

Время появления наиболее старых особей *Juniperus sibirica* на разных участках молодых морен ледника Малый Актру

Показатель	Год наблюдения									
	2003	2003	2011	2012	2003	2011	2003	2011	2003	2012
Фрагмент морен	1978–1973 гг.	1978–1973 гг.	1973–1968 гг.	1941–1936 гг.	1936–1931 гг.	1916–1911 гг.	1911–1900 гг.	1911–1900 гг.	Конечно-моренный вал (~1850 г.)	Конечно-моренный вал (~1850 г.)
Онтогенетическое состояние	im	im	v	g ₁	g ₁	g ₂	g ₂	g ₃	g ₂	g ₂
Абсолютный возраст, годы	25	30	34	31	59	43	90	76	75	76
Год появления	1978	1973	1977	1981	1944	1968	1913	1935	1928	1936
Период, прошедший после отступления ледника, годы	0–5	0	4–9	40–45	8–13	52–57	2–13	24–35	~78	~86

Примечание. Онтогенетические состояния: р – проростки; j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; g₁ – молодое генеративное; g₂ – средневозрастное генеративное; g₃ – старое генеративное (обозначения для табл. 2–6).

Таблица 3

Время появления наиболее старых особей *Betula rotundifolia* на разных участках молодых морен ледника Малый Актру

Показатель	Год наблюдений			
	2012	2012	2011	2011
Фрагмент морен	1958– 1952 гг.	1941– 1936 гг.	1916– 1911 гг.	1911– 1900 гг.
Онтогенетическое состояние	g ₂	g ₂	g ₂	g ₂
Абсолютный возраст, годы	15	18	26	63
Год появления	1997	1994	1985	1948
Период, прошедший после отступления ледника, годы	39–45	53–58	69–74	37–48

Для описания стадий онтогенеза *J. sibirica* и *B. rotundifolia* пока еще недостаточно данных. Получены лишь некоторые количественные характеристики для разных онтогенетических состояний (табл. 4).

Таблица 4

Количественные характеристики онтогенетических состояний *Juniperus sibirica* и *Betula rotundifolia* на молодых моренах ледника Малый Актру

Онтогенетическое состояние	Количество измеренных особей	Высота, см	Максимальный диаметр куста, см	Порядок ветвления побегов	Количество скелетных осей	Максимальная длина скелетных осей, см	Максимальный диаметр скелетных осей в основании, мм
<i>Juniperus sibirica</i>							
j	1	2	–	–	1	2,5	1
im	20	5,5–22	14–56	2–4	1–7	4–40	2–9
v	15	5–30	46–135	4–5	3–10	30–84	6–13
g ₁	9	7–49	30–202	4–6	3–8	30–113	6–20
g ₂	10	15–40	233–450	5–9	4–10	158–260	23–70
g ₃	2	24–38	161–175	4–5	1–5	96–125	19–19,5
<i>Betula rotundifolia</i>							
p	3	0,1–0,4	–	–	1	0,3–0,4	0,3–0,4
j	10	0,4–0,5	–	–	1	0,4–0,5	0,5–0,8
im	15	1,5–25	–	1–3	1–3	1,5–28	1–6
v	10	15–55	28–54	3–5	1–6	29–63	6–11
g ₁	10	36–80	30–119	4–5	4–10	46–104	6–14,5
g ₂	20	50–150	43–420	6–9	8–14	58–250	9–40
g ₃	2	70–80	184–219	5–6	5–6	143–153	21–43

У *J. sibirica* в годы наблюдений на всех обследованных участках морен не были обнаружены проростки, ювенильные особи были единичны. Это,

видимо, связано с тем, что условия для прорастания семян и существования самых молодых особей этого вида благоприятны не каждый вегетационный сезон, а также, вероятно, и с низкой всхожестью семян. Проростки и ювенильные растения *B. rotundifolia* отсутствуют только в зарослях этого кустарника в связи со сложностью их прорастания в плотном моховом покрове и слое опада. Самые старые особи *J. sibirica* имеют возраст 70–90 лет и *B. rotundifolia* – 60–65 лет и относятся к средневозрастному генеративному состоянию. Особи старого генеративного состояния, отмеченные у этих видов, являются угнетенными и проходят сокращенный онтогенез, поэтому их абсолютный возраст не выше такового средневозрастных генеративных особей. Особи постгенеративного периода у обоих видов нами не были обнаружены. Временной период с середины XIX в. до наших дней, в течение которого освобождались ото льда и становились пригодными для поселения кустарников моренные отложения, по-видимому, не является достаточным для прохождения всех стадий онтогенеза этими видами.

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Juniperus sibirica*. Онтогенетические спектры исследованных ЦП *J. sibirica* на разных стадиях развития растительности на ММ ледника Малый Актру являются неполночленными (табл. 5), что связано с отсутствием во всех ЦП проростков и особей постгенеративного периода, в большинстве ЦП – ювенильных растений, в некоторых ЦП – особей отдельных онтогенетических состояний генеративного периода. Спектры всех ЦП *J. sibirica*, за исключением таковой на конечно-моренном валу середины XIX в., являются левосторонними с преобладанием в ЦП на первой и второй стадиях иматурных растений. Преобладание виргинильных особей, отсутствие молодых генеративных и заметная доля старых генеративных особей в ЦП на третьей стадии (фрагмент 1911–1850 гг.) связано с неблагоприятными внешними условиями участка (открытое положение на поверхности моренного вала, сдувание здесь снега зимой, более раннее таяние снега). Онтогенетический спектр ЦП *J. sibirica* на поверхности конечно-моренного вала середины XIX в. характеризуется двумя максимумами – на иматурном и средневозрастном генеративном состояниях. Условия для существования ЦП на этом участке являются, по-видимому, достаточно благоприятными в связи с более ранним освобождением ото льда, наибольшим удалением от ледника, положением в межморенном понижении, что подтверждается еще и наличием только здесь единичных ювенильных растений, наиболее крупных средневозрастных генеративных особей, отсутствием особей старого генеративного состояния. Поэтому преобладание в этой ЦП иматурных и средневозрастных генеративных особей можно объяснить способностью особей длительно находиться в данных онтогенетических состояниях.

Наибольшая плотность особей отмечена для ЦП фрагмента 1941–1936 гг., соответствующего середине второй стадии, что связано с преобладанием на этом участке выровненных мелкоземистых и щебнистых участков, защитой моренными валами от охлаждающего влияния ледника и накоплением здесь снега

в зимний период. Плотность особей в ЦП на конечно-моренном валу, несмотря на сравнительно благоприятные условия, заметно ниже, что обусловлено тем, что поверхность вала сложена преимущественно крупным обломочным материалом. В самой молодой ЦП на первой стадии (фрагмент 1973–1968 гг.), состоящей из единичных молодых особей, отмечена наименьшая плотность особей.

Т а б л и ц а 5

**Онтогенетические спектры и демографические показатели
Juniperus sibirica на молодых моренах ледника Малый Актру**

Фрагмент морен	Онтогенетическое состояние особей, % от общего числа						Демографические показатели		
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	Плотность особей, шт./100 м ²	Δ	ω
1973–1968 гг.	–	75	25	–	–	–	2,2	0,07	0,24
1941–1936 гг.	–	54	31	9	6	–	21,9	0,12	0,36
1916–1911 гг.	–	50	19	12,5	12,5	6	5,4	0,19	0,44
1911–1850 гг.	–	20	40	–	20	20	10,0	0,30	0,56
Конечно-мо- ренный вал се- редины XIX в. (~1850 г.)	2	44	9	9	36	–	9,8	0,24	0,55

Примечание. Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности.

С увеличением возраста морен в целом увеличиваются демографические показатели и усложняется онтогенетическая структура ЦП *J. sibirica*. По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [12] ЦП этого вида на пионерной стадии (фрагмент 1973–1968 гг.) является инвазионной, остальные ЦП – молодыми и нормальными. Все ЦП *J. sibirica* по классификации Л.А. Животовского [13] относятся к молодым ($\Delta = 0,07–0,3$; $\omega = 0,24–0,56$).

ЦП на пионерной стадии в связи с отсутствием в ее составе генеративных особей еще не способна к самоподдержанию и полностью зависит от заноса семян извне. Такой занос возможен с участков морен начиная с фрагмента 1936–1931 гг., где появляются первые генеративные особи, и/или из кедрового леса между моренами ледников Малый и Большой Актру. Самоподдержание всех остальных ЦП уже может осуществляться за счет собственных семян, так как имеются генеративные особи.

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Betula rotundifolia*. Онтогенетические спектры изученных ЦП *B. rotundifolia* неполночленные (табл. 6), что обусловлено отсутствием во всех ЦП особей постгенеративного периода, в обеих ЦП на второй стадии – старых генеративных растений, в ЦП на третьей стадии – проростков и ювенильных особей. Онтогенетические спектры обеих ЦП *B. rotundifolia* на второй стадии являются левосторонними, причем ЦП на более молодом участке (фрагмент 1941–1936 гг.) содержит уже особи генеративных состояний и ее спектр сдвинут правее по сравнению с ЦП во фрагменте 1916–1911 гг.

Таблица 6

**Онтогенетические спектры и демографические показатели
Betula rotundifolia на молодых моренах ледника Малый Актру**

Фрагмент морен	Онтогенетическое состояние особей или парциальных образований, %								Демографические показатели		
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	g _{вег.}	Плотность особей (парциальных образований), экз./100 м ²	Δ	ω
1941–1936 гг.	1,3	14,4	74,4	16,9	14,4	1,3	–	–	122,5	0,08	0,28
1916–1911 гг.	2,2	54,3	39,1	2,2	0,7	1,4	–	–	46,8	0,04	0,14
1911–1850 гг.	–	–	23,8	2,4 (4,8)	7,1 (4,8)	23,8 (26,2)	4,8	2,4	225,0 (125,0)	0,35	0,73

Примечание. g_{вег.} – генеративное вегетирующее состояние.

Кроме того, все демографические показатели ЦП во фрагменте 1941–1936 гг. заметно выше, что можно объяснить более благоприятными условиями здесь для произрастания кустарника (преобладание выровненных участков, сложенная мелкоземом и щебнем поверхность, защищенность от охлаждающего влияния ледника, значительный снежный покров зимой). Благоприятные локальные условия для существования *B. rotundifolia*, видимо, могут оказывать большее влияние на характер онтогенетических спектров и значения демографических параметров ее ЦП, чем возраст моренных отложений. В ЦП *B. rotundifolia* на третьей стадии (фрагмент 1911–1850 гг.) преобладают особи средневозрастного генеративного состояния, второй локальный максимум приходится на имматурные особи. Отмеченные здесь старые генеративные особи проходят сокращенный онтогенез в связи с угнетением, которое обусловлено конкуренцией между особями вида. Это подтверждает и наличие в этой ЦП генеративных ве-

гетирующих особей. В этой ЦП встречаются не только особи семенного происхождения, но и парциальные образования (укоренившиеся ветви), отмеченные в основном у средневозрастных генеративных особей. Парциальные образования начинают появляться с виргинильного онтогенетического состояния. Для этой ЦП *B. rotundifolia*, где ее особи образуют довольно густые заросли, зарегистрированы наибольшие плотность особей и значения индексов возрастности и эффективности.

В соответствии с классификацией А.А. Уранова и О.В. Смирновой [12] ЦП *B. rotundifolia* на второй стадии (фрагменты 1941–1936 и 1916–1911 гг.) являются молодыми нормальными, а ЦП на третьей стадии (фрагмент 1911–1850 гг.) – зрелыми нормальными. По классификации Л.А. Животовского [13] ЦП второй стадии молодые ($\Delta = 0,04\text{--}0,08$; $\omega = 0,14\text{--}0,28$), ЦП третьей – зрелые ($\Delta = 0,35$; $\omega = 0,73$).

Все исследованные ЦП *B. rotundifolia* благодаря наличию в их составе генеративных особей способны к самоподдержанию семенным способом, а на третьей стадии также и с помощью парциальных образований.

Заключение

Поселение *J. sibirica* на ММ ледника Малый Актру может происходить в первые годы после отступления ледника. Первые поселившиеся особи на отдельных участках ММ, вероятно, не сохраняются, отмирая в молодом возрасте из-за неблагоприятных внешних условий. *B. rotundifolia* поселяется на ММ не ранее, чем через 40 лет после отступления ледника на разнотравно-мохово-ивовой стадии развития растительности и зависит от наличия выровненных, сложенных мелким обломочным материалом участков, защищенных от охлаждающего влияния ледника, со значительным снежным покровом зимой.

Время, прошедшее с начала образования ММ, пока еще недостаточно для прохождения особями этих видов полного онтогенеза. Отсутствие наиболее молодых особей *J. sibirica* связано, по-видимому, с неблагоприятными погодными условиями в годы исследований и/или с низкой всхожестью семян. Появлению самых молодых растений *B. rotundifolia* на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии препятствуют плотный моховый покров и слой опада. Этими причинами объясняется неполночленность онтогенетических спектров всех исследованных ЦП этих видов.

Для *J. sibirica* прослежен ряд ЦП от инвазионной на пионерной стадии до молодых нормальных на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии и конечно-моренном валу середины XIX в. Для *B. rotundifolia* выявлен ряд ЦП от молодой нормальной на разнотравно-мохово-ивовой стадии до зрелой нормальной на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии.

Характер онтогенетических спектров и демографические показатели (плотность особей, индекс возрастности, индекс эффективности) ЦП видов зависят от возраста моренных отложений, характера субстрата, осо-

бенностей микро- и мезорельефа, защищенности местообитаний от охлаждающего влияния ледника, наличия достаточного снежного покрова.

Литература

1. Диркс М.Н. Флора молодых морен ледников Центрального Алтая : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2006. 19 с.
2. Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н., Березов А.А. Опыт совместных гляциологических и ботанических исследований первичных сукцессий растительности на молодых моренах в Центральном Алтае // Экология. 2003. № 2. С. 101–107.
3. 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.
4. Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Савчук Д.А., Лазарев А.В. Структура ценопопуляций кедра сибирского на моренном комплексе малой ледниковой эпохи ледника Малый Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Проблемы кедра. 2003. № 7. С. 182–188.
5. Душкин М.А. Многолетние колебания ледников Актру и условия развития молодых морен // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 83–101.
6. Ревакин В.С., Мухаметов Р.М. Сокращение ледниковой системы Купол – Малый Актру на Алтае за период 1952–1979 гг. // Материалы гляциологических исследований. 1981. Вып. 41. С. 187–190.
7. Нарожный Ю.К., Окишев П.А. Динамика ледников Алтая в регрессивную фазу малого ледникового периода // Материалы гляциологических исследований. 1999. Вып. 87. С. 119–123.
8. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204.
9. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
10. Ценопопуляции растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
11. Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтивкина И.В. и др. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники : методические разработки для студентов биологических специальностей. М., 1989. 105 с.
12. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
13. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
14. Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
15. Ханминчун В.М. *Juniperus sibirica* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. С. 84.
16. Тимошок Е.Е. Растительность горноледникового бассейна Актру // Гляциология Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. Вып. 5 (20). С. 74–85.
17. Шемберг М.А. *Betula nana* subsp. *rotundifolia* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1992. Т. 5. С. 69.
18. Бочаров А.Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 352. С. 203–206.

Поступила в редакцию 10.04.2013 г.

Marina N. Dirks

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

**ONTOGENETIC STRUCTURE OF COENOPOPOPULATIONS OF
Juniperus sibirica Burdst. AND *Betula rotundifolia* Spach ON NEW MORAINES
OF THE MALY AKTRU GLACIER
(CENTRAL ALTAI, SEVERO-CHUISKIY RANGE)**

Colonization peculiarities and ontogenetic structure of coenopopulations of two shrubs *Juniperus sibirica* and *Betula rotundifolia* were investigated at different stages of vegetation development on new moraines of the Maly Aktru glacier (2200–2290 m a.s.l., Aktru headwater basin, Severo-Chuiskiy range). Colonization of *J. sibirica* can occur in early years after glacier retreating. The first individuals on some sites probably don't survive dying when they are young because of unfavorable conditions. *B. rotundifolia* colonizes new moraines not until 40 years after glacier retreating at the herb-moss-willow stage of vegetation development and depends on the presence of plane sites of fine fragments of rocks protected from cooling by the glacier and with a considerable snow cover. The time period of new moraine forming is not enough for passing overall ontogenesis by individuals of this species. Seemingly, the absence of the youngest individuals of *J. sibirica* is connected with unfavorable weather conditions in the years of investigations and/or low germinating ability. A settlement of the youngest individuals of *B. rotundifolia* at the herb-moss-willow-birch stage is hampered by dense moss cover and leaf litter. These are reasons why the ontogenetic spectra of all investigated coenopopulations of this species are incomplete.

The series of *J. sibirica* cenopopulations from invasional cenopopulation at the pioneer stage to the young and normal ones at the herb-moss-willow-birch stage and on the end moraine of the middle of the 19th century were observed. The series of *B. rotundifolia* cenopopulations from the young and normal cenopopulation at the herb-moss-willow stage to the mature and normal one at the herb-moss-willow-birch stage were revealed. Coenopopulation of *J. sibirica* at the pioneer stage isn't capable yet of self-sustaining and completely depends on seed influx from without because of the absence of generative individuals in its structure. Self-sustaining of its other coenopopulations can occur by their own seeds as there are generative individuals. All coenopopulations of *B. rotundifolia* are capable of self-sustaining by seed reproduction due to the presence of generative individuals and also by partial formations at the herb-moss-willow-birch stage. The character of ontogenetic spectra and demographic characteristics of species cenopopulations depend on the age of moraine deposits, substrate features, micro- and mesorelief peculiarities, ecotopes protected from cooling by the glacier and a sufficient snow cover.

Key words: coenopopulations; ontogenetic structure; shrubs; *Juniperus sibirica*; *Betula rotundifolia*; young moraines.

Received April 10, 2013