

УДК 582.477:630(235.222)
doi: 10.17223/19988591/31/8

М.Н. Диркс, Е.Е. Тимошок

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

Структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* Burgsd. в коренных лесах Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай)

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 13-05-00762).

*Исследованы экологические и биоморфологические особенности, онтогенетическая, половая и виталитетная структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* в сомкнутых и разреженных коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах в верховьях р. Актру (2 150–2 350 м над ур. м., Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай). Выявлено, что наибольшая плотность особей вида отмечена в ценопопуляциях, находящихся в сообществах с оптимальными экологическими условиями. Установлено, что все онтогенетические спектры ценопопуляций неполноценные, с преобладанием особей генеративного периода и отсутствием в основном наиболее молодых особей. Максимальное число взрослых вегетирующих (несеменосящих) особей отмечено в одной из пяти исследованных ценопопуляций в сообществе с более высокой сомкнутостью крон и густым лишайниково-моховым покровом. Все изученные ценопопуляции являются зрелыми и нормальными. Ценопопуляции в кедровых лесах характеризуются большим участием женских особей, в лиственнично-кедровых – равным значением полов или преобладанием мужских особей. Большая часть ценопопуляций состоит преимущественно из особей пониженной жизнеспособности. Самоподдержание ценопопуляций происходит только семенным путем, их устойчивое существование обеспечивается за счет значительной продолжительности генеративного периода и присутствия взрослых вегетирующих, не участвующих в репродукции особей.*

Ключевые слова: *Juniperus sibirica*; структура ценопопуляции; коренные леса; Северо-Чуйский хребет; Центральный Алтай.

Введение

Среди лесов Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) наибольший научный интерес представляют уникальные коренные кедровые и лиственнично-кедровые леса, сохранившиеся здесь после периода похолодания в XIV–XIX вв. (малый ледниковый период), не пройденные пожарами и не подвергавшиеся значительным антропогенным воздействиям.

Верховья долины р. Актру с 1999 г. являются модельным полигоном Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). Высокогорные леса здесь являются объектом мониторинговых эколого-биологических исследований динамики границы леса, необходимых для выявления региональных особенностей изменения климата и экосистем [1].

К настоящему времени изучены флора высокогорных лесов [2], структура и динамика древостоев, онтогенетическая структура ценопопуляций кедра сибирского и лиственницы сибирской в высокогорных лесах верховьев р. Актру [3–5]. Исследования ценопопуляций (ЦП) видов кустарникового яруса в этих лесах не проводились.

Juniperus sibirica Burgsd. (можжевельник сибирский, сем. Cupressaceae) в горах Южной Сибири растет в верхней части горно-лесного пояса и в горных тундрах у верхней границы леса [6]. В верховьях р. Актру в верхней части горно-лесного пояса этот вид довольно часто встречается и доминирует в составе кустарникового яруса коренных сомкнутых и разреженных кедровых и лиственнично-кедровых лесов на северном, восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах долины на высотах 2150–2350 м над ур. м. [7].

Целью настоящего исследования было изучение экологических и биоморфологических особенностей, онтогенетической, половой и виталитетной структуры ценопопуляций *Juniperus sibirica* в сомкнутых и разреженных коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах верховий р. Актру.

Материалы и методики исследования

Исследования проводились в верхней части горно-лесного пояса Северо-Чуйского хребта на его северном макросклоне в долине р. Актру (50°04' с.ш., 87°45' в.д., абсолютные высоты 2 100–2 350 м).

По данным метеостанции Актру (2 150 м над ур. м.) и многолетним метеорологическим наблюдениям в других частях долины, среднегодовая температура воздуха равна $-5,2^{\circ}\text{C}$ [8–10]. Средняя многолетняя температура июня составляет $+8,4^{\circ}\text{C}$, июля $+9,7^{\circ}\text{C}$, августа $+7,9^{\circ}\text{C}$, января $-21,6^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период короткий, с резкими колебаниями суточных и среднесуточных температур. Переход среднесуточной температуры через 0°C отмечается в середине мая и начале сентября. Число дней со среднесуточной температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ в среднем составляет около 50 дней, выше $+10^{\circ}\text{C}$ – около 30 дней. Выше $+15^{\circ}\text{C}$ температура поднимается не каждый год. В ночное время в нижней части склонов формируются инверсии температуры. В течение всего летнего периода отмечаются заморозки, особенно частые в июне и августе, а также летние снегопады. Среднегодовое количество осадков для бассейна Актру в целом оценивается в 1 000 мм [11]. Около 75% осадков выпадает в теплый период года, число дней с осадками в летние месяцы – в среднем около 60. Толщина снежного покрова на высоте 2 200 м

колеблется от 40 до 70 см. В горно-лесном поясе снег залегает относительно равномерно, так как не подвержен значительному влиянию метелевого и лавинного переноса. Под кронами, вследствие их задерживающей способности, снеготпасы меньше, чем в окнах древостоя.

Коренными лесными сообществами в верхней части горно-лесного пояса являются сомкнутые и разреженные кедровые и лиственнично-кедровые леса. Под их пологом на дренированных и прогреваемых местоположениях развиты подбуры, на местоположениях с избыточным увлажнением и густым моховым покровом – криоземы [1, 12].

ЦП *J. sibirica* исследовались на постоянных пробных площадях, заложенных сотрудниками лаборатории динамики и устойчивости экосистем ИМКЭС СО РАН в 1999–2011 гг. в верховьях р. Актру в коренных ступенчато-разновозрастных лесах V–Vб классов бонитета со средним возрастом первого поколения деревьев *Pinus sibirica* Du Tour 409–527, основного поколения – 270–350 лет [4]. Размеры пробных площадей составляют от 0,09 до 0,47 га. Для выявления состава и участия видов, слагающих лесные сообщества, были сделаны геоботанические описания по общепринятым методикам [13]. Названия сосудистых растений даны по «Флоре Сибири» [14], мхов – по «Флоре мхов средней части европейской России» [15, 16]. Экологическая оценка местообитаний проводилась на основе геоботанических описаний пробных площадей с использованием стандартных экологических шкал [17, 18]. При исследовании структуры ЦП *J. sibirica* применялись классические популяционно-онтогенетические методы [19–22]. Изучение плотности особей, онтогенетической, половой и виталитетной структуры ЦП проводилось на параллельных трансектах шириной 5 м, пересекающих пробные площади. Онтогенетические состояния особей были выделены на основе общепринятых диагностических признаков с учетом признаков, специфичных для кустарников [19]. Для количественных характеристик онтогенетических состояний определялись средние значения с доверительным интервалом и пределы изменения признака с использованием программы Excel. В качестве фитоценотической счетной единицы использовалась морфологически целостная особь. Для построения виталитетного спектра ЦП в каждом онтогенетическом состоянии были выделены три балла жизненности (3 балла – наибольшая жизненность, 2 – средняя и 1 балл – пониженная). Основными признаками, по которым определяли балл жизненности, были степень развития и отмирания побегов, диаметр особи, степень развития генеративных органов у взрослых растений. Всего было проанализировано 713 особей. Оценка типов онтогенетических спектров ЦП была проведена по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [21].

Результаты исследования и обсуждение

Ниже приведена характеристика лесных сообществ, в которых исследовались ЦП *J. sibirica*.

ЦП 1 находится в разреженном баданово-зеленомошно-ерниковом кедровом лесу (ПП-02, 10К) на участке между береговой мореной ледника Малый Актру и конечной мореной исторической стадии ледника Большой Актру. Участок имеет северную экспозицию, крутизну 3–5° и абсолютную высоту 2 350 м. Густота древостоя – 214 экз./га. Сомкнутость крон – 0,3. Довольно сомкнутый кустарниковый ярус (общее проективное покрытие 35%) сложен *Betula rotundifolia* Spach (25–30%), *Juniperus sibirica* (1–2%), *Salix saposhnikovii* A. Skvorts. (1–2%), *Lonicera altaica* Pall. ex DC. (1%) и др. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие 20%) наибольшую роль играют *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch (10%), *Vaccinium vitis-idaea* L. (5–7%), *Carex sabyensis* Less. ex Kunth (3–4%). В моховом ярусе преобладают зеленые мхи (10%, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.).

ЦП 2 находится в осоково-можжевельном кедровом лесу (ПП-11В, 10К) на восточно-юго-восточном склоне (левый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15–20° на абсолютной высоте 2 350 м. Густота древостоя – 129 экз./га. Сомкнутость крон – 0,3–0,4. Абсолютным доминантом сомкнутого кустарникового яруса (общее проективное покрытие 65%) является *Juniperus sibirica* (45–50%). Значительно меньшее проективное покрытие здесь отмечено для *Lonicera altaica*, *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Spiraea chamaedrifolia* L. и др. Травяно-кустарничковый ярус (общее проективное покрытие 25%) образован *Carex pediformis* С.А. Мей. (5–7%), *Bergenia crassifolia* (3–5%), *Poa sibirica* Roshev. (2–3%), *Festuca altaica* Trin. (2–3%), *Vaccinium vitis-idaea* (2–3%) и др. Моховый покров очень разрежен и представлен в основном *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.

ЦП 3 расположена в бруснично-вейниково-зеленомошном кедровом лесу (ПП-05, 10К) на восточно-юго-восточном склоне крутизной 15–20° на абсолютной высоте 2 180 м. Густота древостоя – 406 экз./га. Сомкнутость крон – 0,5–0,6. В сложении кустарникового яруса (общее проективное покрытие 10%) наибольшую роль играют *Lonicera altaica* (3–5%) и *Juniperus sibirica* (1%), незначительное проективное покрытие имеют *Spiraea flexuosa* Fisch. ex Cambess., *Ribes nigrum* L., *Betula rotundifolia* и др. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие 65%) преобладают *Calamagrostis pavlovii* Roshev. (3–5%), *Vaccinium vitis-idaea* (3–5%), *Poa sibirica* (1–2%). В довольно сомкнутом моховом покрове (35%) преобладают *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Politrichum juniperinum* Hedw.

ЦП 4 расположена в разреженном бруснично-лишайниково-зеленомошном лиственнично-кедровом лесу (ПП-10, 7КЗЛц) на западно-северо-западном склоне (правый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15–20° на высоте 2 150 м над ур. м. Густота древостоя – 149 экз./га. Сомкнутость крон составляет 0,3. Из кустарников преобладают *Lonicera altaica* (3–5%) и *Juniperus sibirica* (2–3%). Травяно-кустарничковый ярус (общее проективное

покрытие 35%) сформирован *Vaccinium vitis-idaea* (5%), *Bergenia crassifolia* (4–5%), *Empetrum nigrum* L. (3–4%) и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи (15%, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Politrichum juniperinum*), реже встречаются лишайники (5%, *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda).

ЦП 5 находится в баданово-зеленомошно-лишайниковом лиственнично-кедровом лесу (ПП-8, 9К1Л) на западно-северо-западном склоне крутизной 15–20° на высоте 2 150 м над ур. м. Густота древостоя – 500 экз./га. Сомкнутость крон – 0,3–0,4. В кустарниковом ярусе (общее проективное покрытие 10%) доминируют *Lonicera altaica* (3–5%) и *Juniperus sibirica* (2–3%), незначительно обилие *Ribes graveolens* Bunge, *R. spicatum* Robson, *Spiraea alpina* Pall. и др. Преобладающими видами травяно-кустарничкового яруса (общее проективное покрытие 35%) являются *Bergenia crassifolia* (10–15%), *Vaccinium vitis-idaea* (7–10%), с проективным покрытием 1–2% встречаются *Empetrum nigrum*, *Festuca altaica*, *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb) C. Hartm., *Poa sibirica*. Густой мохово-лишайниковый ярус сформирован кустистыми лишайниками (30%, *Cladonia stellaris*, *Cladonia rangiferina* (L.) Web.) и зелеными мхами (25%, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhizidium rugosum*).

Расчет по экологическим шкалам показал, что коренные кедровые и лиственнично-кедровые леса характеризуются довольно близкими значениями увлажнения (ступени 63,5–65,3) и трофности почв (ступени 8,0–9,1), которые соответствуют свежелесному и влажнолесному увлажнению и небогатым почвам. Условия увлажнения наиболее близки к оптимальным (ступень 62,5) для *J. sibirica* в осоково-можжевелевом кедровом лесу (ПП-11б) на более сухом восточно-юго-восточном склоне долины. Однако по трофности в точке оптимума (ступень 8) находится баданово-зеленомошно-лишайниковый лиственнично-кедровый лес (ПП-8) на западно-северо-западном склоне.

Juniperus sibirica – стелющийся аэроксильный вечнозеленый густоветвистый кустарник высотой 35–100 см до 5–6 м в диаметре [6, 23].

Кора старых ветвей серо-бурая, коричневатая-серая, шелушащаяся, волокнистая, продольно отслаивающаяся; на молодых побегах – зеленовато-коричневая, позже светло-бурая, глянцева, голая, с продолговатыми эфирно-масличными вместилищами в междоузлиях. Междоузлия укороченные, до 1–5(10) мм длиной. Хвоя 4–9 мм длиной, линейно-ланцетная, саблевидно изогнутая, заканчивается шиповидным острием, сверху желобчатая, с сизоватобелой устьичной полосой; снизу зеленая, выпуклая, с тупым килем. Хвоинки расположены в мутовках по три, прижаты или отставлены от веточек.

J. sibirica – двудомное анемофильное растение. Микростробилы сидячие, в 1,5 раза короче хвои. Шишкоягоды 6–9 мм в диаметре, на коротких ножках, шаровидные, гладкие, блестящие, черные с сизым налетом. Мякоть шишкоягод содержит эфирно-масличные вместилища.

В годы исследований ни в одной из ЦП *J. sibirica* в коренных лесах верховий р. Актру нами не были обнаружены особи самых ранних стадий он-

тогенеза (проростки, ювенильные), встречены единичные сенильные особи. Единичные ювенильные особи были найдены и описаны только в ценопопуляциях на молодых моренах ледника Малый Актру [24]. Поэтому дать полное описание онтогенеза *J. sibirica* в ЦП на Северо-Чуйском хребте пока не представляется возможным. Приводим лишь наиболее важные количественные характеристики онтогенетических состояний (таблица).

Количественные характеристики онтогенетических состояний *Juniperus sibirica*
[Quantitative characteristics of ontogenetic conditions of *Juniperus sibirica*]

Онтогенетическое состояние [Ontogenetic condition]	Высота, см [Height, cm]	Максимальный диаметр куста, см [Maximal diameter of bush, cm]	Порядок ветвления побегов [Order of branching]	Количество скелетных осей [Number of skeletal axes]	Максимальная длина скелетной оси, см [Maximal length of skeletal axis, cm]	Максимальный диаметр скелетной оси в основании, см [Maximal diameter of skeletal axis in the basis, cm]	Годичный прирост, см [Annual growth, cm]
j*	2	–	–	1	2	0,1	0,4
im	$\frac{9,4 \pm 3,3}{3-22}$	$\frac{31,1 \pm 8}{14-56}$	$\frac{3,4 \pm 0,4}{2-4}$	$\frac{2,7 \pm 0,9}{1-7}$	$\frac{17,2 \pm 4,5}{4-40}$	$\frac{0,5 \pm 0,1}{0,2-0,9}$	$\frac{2,8 \pm 0,8}{1-7}$
v	$\frac{17,5 \pm 4,6}{5-29}$	$\frac{72,3 \pm 18,8}{46-135}$	$\frac{4,6 \pm 0,4}{4-5}$	$\frac{5,8 \pm 1,2}{3-8}$	$\frac{50 \pm 9,6}{30-84}$	$\frac{1 \pm 0,1}{0,6-1,3}$	$\frac{4 \pm 0,9}{2,5-5,5}$
g ₁	$\frac{17,4 \pm 8,3}{7,5-50}$	$\frac{116 \pm 43}{30-202}$	$\frac{5,3 \pm 0,7}{4-6}$	$\frac{4,4 \pm 1,8}{3-10}$	$\frac{70,3 \pm 17,9}{30-113}$	$\frac{1,1 \pm 0,4}{0,6-2}$	$\frac{3,9 \pm 1,2}{2-5,5}$
g ₂	$\frac{27,2 \pm 3,5}{20-39}$	$\frac{290,8 \pm 40,9}{160-450}$	$\frac{7,7 \pm 0,5}{6-9}$	$\frac{5,6 \pm 1,9}{3-15}$	$\frac{173 \pm 25,2}{158-260}$	$\frac{3,7 \pm 0,8}{2,3-7}$	$\frac{5 \pm 0,9}{3,1-6,8}$
g ₃	$\frac{38 \pm 12,6}{24-55}$	$\frac{330,7 \pm 108,2}{170-550}$	$\frac{7,4 \pm 0,5}{7-8}$	$\frac{5,2 \pm 4}{1-15}$	$\frac{161,4 \pm 34,9}{95-230}$	$\frac{4,1 \pm 2,1}{1,9-10}$	$\frac{5,8 \pm 1,3}{5-6}$
s*	5–20	30–210	4–6	1–5	40–110	1,0–2,0	1–5

Примечание. Онтогенетические состояния: im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, s – сенильное (обозначения для рис. 1 и 3). Прочерк – отсутствие признака у особей в данном онтогенетическом состоянии. В числителе приведено среднее значение с доверительным интервалом, в знаменателе – пределы изменения признака. * – измерения сделаны для единичных особей.

[*Note.* Ontogenetic conditions: im - immature, v - virginal, g₁ - young generative, g₂ - middle-aged generative, g₃ - old generative, s - senile (for fig. 1 and 3). A dash means that characteristic is not available. Mean value with confidence interval is given in the numerator, limits - in the denominator. * - measurements were made for some individuals].

Плотность особей *J. sibirica* в обследованных лесах различна и зависит от ориентации и крутизны склонов долины, от освещенности и наличия малозадернованных каменистых участков. Наибольшая плотность особей отмечена в ЦП 2 и 5 (1 550 и 1 350 ос./га соответственно), находящихся в сообществах с наиболее оптимальными для вида экологическими условиями. ЦП 1 и 4 характеризуются средними показателями 820 и 890 ос./га соот-

ветственно. Наименьшей плотностью особей (240 ос./га) отличается ЦП 3, расположенная в лесу с наиболее сомкнутым древесным ярусом и густым моховым покровом.

Пространственное распределение особей *J. sibirica* в лесах неравномерное. Особи сконцентрированы в основном в окнах древостоя и по окраинам фрагментов лесов на контакте с курумниками. Реже они встречаются на задернованных злаками и осоками участках, под кронами деревьев кедра, во влажных понижениях мезорельефа с развитым моховым покровом. На таких участках подавляющее большинство особей *J. sibirica* находится в угнетенном состоянии, взрослые особи являются в основном условно стерильными. Такие особи были отмечены нами во всех ЦП. Мы рассматриваем их как группу взрослых вегетирующих особей, которые способны перейти к семеношению при наступлении благоприятных эколого-ценотических условий (например, улучшение освещенности в связи с вывалом рядом растущего дерева). По своим основным морфологическим характеристикам (размер куста, степень отмирания частей особи, абсолютный возраст) условно стерильные особи близки к генеративным, за исключением отсутствия генеративных органов и выраженного в разной степени угнетения, что позволяет довольно четко отличать их от виргинильных и сенильных особей. Особей, имеющих крайнюю степень угнетения (квасисенильные), не обнаружено. Для корректного выявления типов онтогенетических спектров ЦП условно стерильные особи *J. sibirica* с определенной долей условности были отнесены нами к генеративному онтогенетическому периоду и отдельному онтогенетическому состоянию – взрослому вегетирующему (g_{veg}). Присутствие условно стерильных особей в ЦП можно отнести к проявлению размерной и временной поливариантности онтогенеза, что является механизмом адаптации ЦП, определяющим ее гетерогенность, а следовательно, и устойчивость в экосистеме [25].

Во всех исследованных ЦП *J. sibirica* преобладают особи генеративного периода (рис. 1), для которого характерна значительная продолжительность (по нашим данным, более 60 лет). Максимум спектра в большинстве ЦП приходится на средневозрастные генеративные особи, что обусловлено, по-видимому, наиболее длительным нахождением особей в данном онтогенетическом состоянии. ЦП имеют неполночленный онтогенетический спектр, что связано с отсутствием во всех ЦП проростков и ювенильных особей, в ЦП 2 и 5 – иматурных особей, в ЦП 2 и 4 – виргинильных, в ЦП 3 – молодых генеративных, в ЦП 1 и 2 – сенильных особей. Отсутствие наиболее молодых особей *J. sibirica* можно объяснить невысокой урожайностью и низкой всхожестью его семян [26], трудностью прорастания семян и выживания проростков среди густого лишайниково-зеленомошного и травяного покрова, значительного слоя опада кедра и лиственницы, под сомкнутым пологом кустарников.

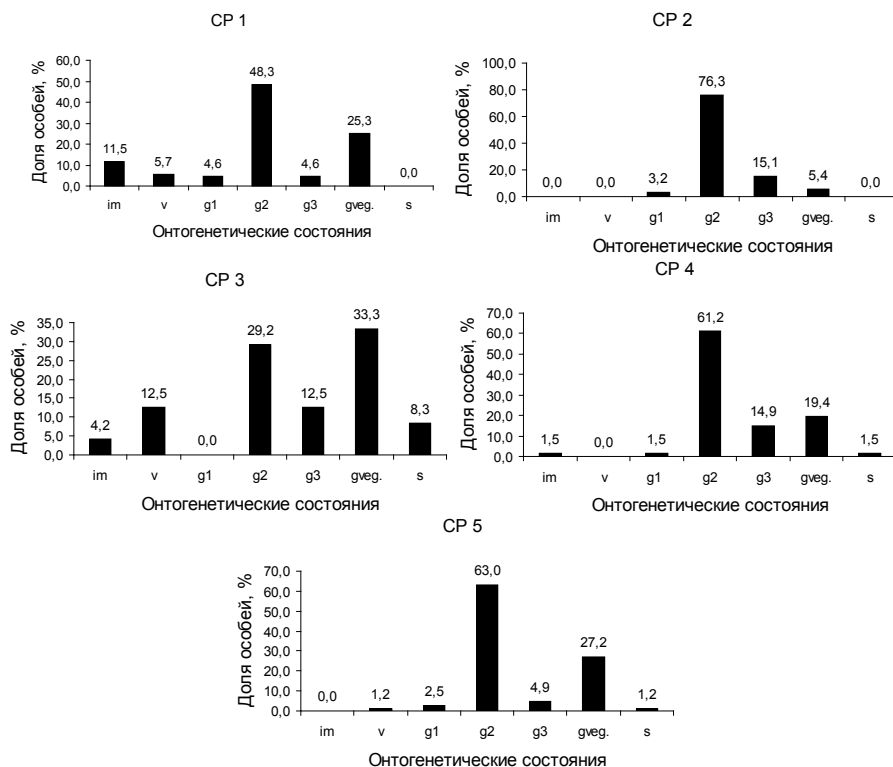


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Juniperus sibirica*: CP 1 – баданово-зеленомошно-ерниковый кедровый лес; CP 2 – осоково-можжевельовый кедровый лес; CP 3 – бруснично-вейниково-зеленомошный кедровый лес; CP 4 – бруснично-лишайниково-зеленомошный лиственнично-кедровый лес; CP 5 – баданово-зеленомошно-лишайниковый лиственнично-кедровый лес (обозначения для рис. 2 и 3)

[Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Juniperus sibirica* coenopopulations: CP 1 - Siberian stone pine forest with *Betula rotundifolia*, green mosses, *Bergenia crassifolia*; CP 2 - Siberian stone pine forest with *Juniperus sibirica*, sedges; CP 3 - Siberian stone pine forest with green mosses, *Calamagrostis pavlovii*, *Vaccinium vitis-idaea*; CP 4 - Siberian stone pine-Siberian larch forest with green mosses, lichens, *Vaccinium vitis-idaea*; CP 5 - Siberian stone pine-Siberian larch forest with lichens, green mosses, *Bergenia crassifolia* (for fig. 2 and 3). On the ordinate axis - Percentage of individuals; on the abscissa axis - Ontogenetic conditions]

В коренных лесах в долине р. Актру с более высокой сомкнутостью крон и густым лишайниково-моховым покровом доля взрослых вегетирующих (несеменящих) особей выше. В ЦП 1 на значительное участие взрослых вегетирующих особей оказывает влияние, видимо, и близость ледника.

Согласно классификации типов онтогенетических спектров А.А. Уранова и О.В. Смирновой [18] все исследованные ЦП *J. sibirica* в коренных лесах Северо-Чуйского хребта являются зрелыми и нормальными.

Оценка половой структуры ЦП *J. sibirica* (рис. 2) показала, что ЦП в кедровых лесах на северном и восточно-юго-восточном склонах характеризуются преобладанием женских особей (57–60% от общего числа генеративных особей) над мужскими. В ЦП кедрово-лиственничных лесов на западно-северо-западном склоне значение полов равное или преобладают мужские особи.

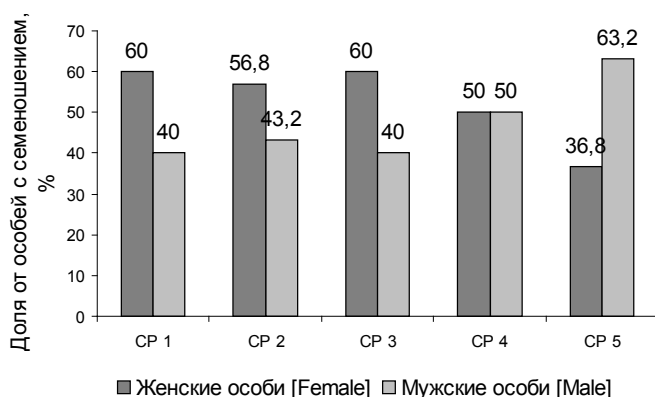


Рис. 2. Половая структура ценопопуляций *Juniperus sibirica*
 [Fig. 2. Sexual structure of *Juniperus sibirica* coenopopulations.
 On the ordinate axis - Percentage of cone producing individuals;
 on the abscissa axis - Coenopopulations]

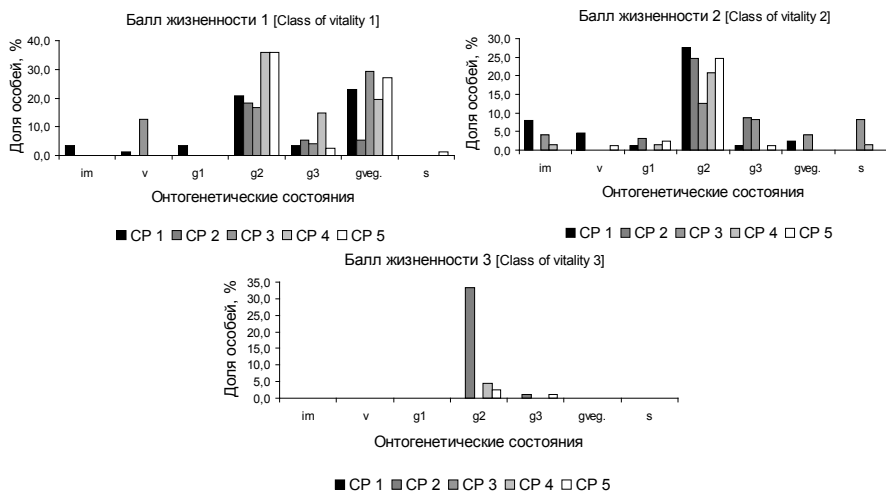


Рис. 3. Виталитетные спектры ценопопуляций *Juniperus sibirica*.
 Баллы жизнненности: 1 – пониженная, 2 – средняя, 3 – наибольшая
 [Fig. 3. Vitality spectra of *Juniperus sibirica* coenopopulations.
 Classes of vitality: 1 - Lower, 2 - Average, 3 - Highest]

На основе анализа виталитетных спектров (рис. 3) было выявлено, что все ЦП *J. sibirica* в исследованных лесных сообществах, за исключением ЦП 2, состоят преимущественно из особей пониженной жизненности. Особи повышенной жизненности относятся в большинстве к средневозрастному генеративному онтогенетическому состоянию, характеризующемуся наибольшей продолжительностью, и единично – к старому генеративному онтогенетическому состоянию. Для большинства взрослых вегетирующих особей характерна пониженная жизненность, но имеется небольшой процент особей средней жизненности. Молодые особи имеют в основном среднее значение жизненности.

Самоподдержание обследованных ЦП *J. sibirica* осуществляется только семенным путем; вегетативное размножение у особей вида нами не отмечено.

Анализ структуры ЦП *J. sibirica* в коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах позволяет сделать заключение о том, что состояние ЦП на данном этапе развития коренных лесных сообществ в целом устойчивое; это обеспечивается, главным образом, за счет значительной продолжительности генеративного периода и присутствия взрослых вегетирующих (условно стерильных) особей, способных при улучшении эколого-ценотических условий перейти к семеношению.

Заключение

Исследования ценопопуляций *Juniperus sibirica*, проведенные в разреженных и сомкнутых коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах Северо-Чуйского хребта, показали, что все ценопопуляции являются зрелыми и нормальными. Наибольшая плотность особей вида отмечена в ценопопуляциях, находящихся в условиях оптимального увлажнения, меньшей густоты древостоя и лучшего питания. Пространственное распределение особей *Juniperus sibirica* на обследованных участках неравномерное, они сконцентрированы в основном в окнах древостоя и по окраинам фрагментов лесов на контакте с курумниками. Реже особи встречаются на задернованных злаками и осоками участках, в условиях более высокой сомкнутости крон, под кронами деревьев кедра, во влажных понижениях мезорельефа с развитым мохово-лишайниковым покровом. На таких участках подавляющее большинство особей вида находится в угнетенном состоянии, взрослые особи являются несеменосящими.

Все онтогенетические спектры ценопопуляций неполночленные, преобладают особи генеративного периода и отсутствуют наиболее молодые особи. Большинство изученных ценопопуляций относится преимущественно к особям пониженной жизненности. Особи повышенной жизненности относятся, главным образом, к средневозрастному генеративному онтогенетическому состоянию. Ценопопуляции *Juniperus sibirica* в кедровых лесах

характеризуются бóльшим участием женских особей, в лиственнично-кедровых – равным значением полов или преобладанием мужских особей. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным путем.

Несмотря на то, что большинство ценопопуляций *Juniperus sibirica* в исследованных местообитаниях состоит из особей пониженной жизнечности, анализ их структуры позволяет сделать заключение о том, что их состояние на данном этапе развития коренных лесных сообществ в целом устойчивое, что обеспечивается за счет значительной продолжительности генеративного периода и присутствия взрослых вегетирующих (несеменоносящих) особей, которые способны перейти к семеношению при наступлении благоприятных эколого-ценотических условий.

Литература

1. Воробьев В.Н., Нарожный Ю.К., Тимошок Е.Е., Росновский И.Н., Давыдов В.В., Бочаров А.Ю., Пац Е.Н., Хуторной О.В., Бокиа С.В., Кособуцкая Е.Н. Эколого-биологические исследования в верховьях р. Актру в Горном Алтае // Вестник Томского государственного университета. 2001. № 274. С. 58–62.
2. Тимошок Е.Е., Тимошок Е.Н., Скороходов С.Н. Флора высокогорных лесов верховий р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2010. № 3 (4). P. 351–371.
3. Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Скороходов С.Н., Савчук Д.Н., Бочаров А.Ю. Биологические особенности возрастных состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесах Центрального Алтая // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 3–12.
4. Бочаров А.Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменения климата // Вестник Томского государственного университета. 2011. № 352. С. 203–206.
5. Николаева С.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций кедра и лиственницы в верхней части лесного пояса горно-ледникового бассейна Актру (Центральный Алтай) // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов : настоящее, прошлое, будущее : материалы III Международной конференции. 1–5 октября 2013 г., Горно-Алтайск. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2013. С. 279–283.
6. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. 707 с.
7. Тимошок Е.Е. Растительность горноледникового бассейна Актру (Северо-Чуйский хребет) // Вестник Томского государственного университета. 2001. № 274. С. 78–81.
8. Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И. Основные черты климата горно-ледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 3–49.
9. Галахов В.П., Нарожнев Ю.К., Никитин С.А., Окишев П.А., Севастьянов С.С., Севастьянова Л.М., Шантыкова Л.Н., Шуруп В.И. Ледники Актру (Алтай). Л. : Гидрометеоздат, 1987. 117 с.
10. Севастьянов В.В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
11. Тронов М.В., Олейник И.Я., Шантыкова Л.Н. Опыт комплексного исследования водного баланса в горноледниковом репрезентативном бассейне (бассейн Актру на Алтае) // Гляциогидроклиматология горных стран. 1973. № 25. С. 66–73.
12. Давыдов В.В., Тимошок Е.Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Сибирский экологический журнал. 2010. № 3. С. 505–514.

13. Полевая геоботаника. М. ; Л., 1964. Т. 3. 493 с.
14. Флора Сибири / Малышев Л.И. и др. Новосибирск : Наука, 2003. Т. 14. 188 с.
15. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1 : Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М. : КМК, 2003. 608 с.
16. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2 : Fontinalaceae – Amblistegiaceae. М. : КМК, 2004. 352 с.
17. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
18. Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе : Дониш, 1967. 223 с.
19. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Методические разработки для студентов биологических специальностей / А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтивкина и др. М. : Прометей, 1989. 105 с.
20. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. Сер. 3. Вып. 6. 1950. С. 7–204.
21. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
22. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
23. Ханминчун В.М. *Juniperus sibirica* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. С. 84.
24. Диркс М.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* Burd. и *Betula rotundifolia* Spach на молодых моренах ледника Малый Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2(22). С. 57–69.
25. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
26. Мухамедшин К.Д., Таланцев Н.К. Можжевельниковые леса. М. : Лесная промышленность, 1982. 184 с.

Поступила в редакцию 15.01.2015 г.; повторно 21.05.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Диркс Марина Николаевна – канд. биол. наук, м. н. с. лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: marina_dirks@mail.ru

Тимошок Елена Евгеньевна – д-р биол. наук, зав. лабораторией динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: timoshokee@mail.ru

Dirks MN, Timoshok EE. Coenopopulation structure of *Juniperus sibirica* Burd. in primary forests of the Severo-Chuisky Range (the Central Altai Mountains). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):99-113. doi: 10.17223/19988591/31/8. In Russian, English summary

Marina N. Dirks, Elena E. Timoshok

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

Coenopopulation structure of *Juniperus sibirica* Burd. in primary forests of the Severo-Chuisky Range (the Central Altai Mountains)

We studied biomorphological and ecological peculiarities, ontogenetic and sexual structure and vitality of coenopopulations of *Juniperus sibirica* Burd. (Siberian

juniper, Cupressaceae) in primary Siberian stone pine and Siberian stone pine-Siberian larch forests in the Upper Aktru River (2150-2350 m a.s.l., Severo-Chuisky Range, Central Altai Mountains).

We registered the highest density of individuals of the species in coenopopulations situated under conditions of optimal moisture, less stand density and better nutrient requirement. Individuals concentrate mainly in the glades and on the edge of forests contacting with boulder streams. More rarely, they grow in sites matted by grasses and sedges, under conditions of closer canopy, under crowns of Siberian stone pine trees, in depressions of mesorelief with dense lichen and moss cover. In such sites, the overwhelming majority of species individuals are depauperated, mature individuals are mostly without cones.

In the most *J. sibirica* ontogenetic spectra the individuals of generative ontogenetic period and middle-aged generative ontogenetic condition among them prevail absolutely. All ontogenetic spectra are incomplete mostly because of the absence of young individuals. All studied coenopopulations were mature and normal. Coenopopulations of *J. sibirica* in the Siberian stone pine forests are characterized by predominance of female individuals; in Siberian stone pine-Siberian larch forests - by equal value of sexes or prevalence of male individuals. Most of coenopopulations consist of individuals of lower vitality. The individuals of higher vitality belong mainly to middle-aged generative ontogenetic condition. Young individuals have middle value of vitality. Self-maintaining of *J. sibirica* coenopopulations occurs only by seeds. Sustainable existence of coenopopulations in the structure of the modern primary forests is provided by long duration of generative ontogenetic period and the presence of mature vegetating (without cones) individuals who can start seed production under improving environmental and coenotic conditions.

Acknowledgments: The work was partly supported by RFBR (project № 13-05-00762).

The article contains 3 Figures, 1 Table, 26 References.

Key words: *Juniperus sibirica*; coenopopulation structure; mature forests; Severo-Chuisky Range; Central Altai.

References

1. Vorob'ev VN, Narozhnyy YuK, Timoshok EE, Rosnovskiy IN, Davydov VV, Bocharov AYu, Pats EN, Khutornoy OV, Boksha SV, Kosobutskaya EN. Ekologo-biologicheskie issledovaniya v verkhov'yakh r. Aktru v Gornom Altae [Ecological and biological researches in the head of Aktru river in Altai Mountains]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2001;274:58-62. In Russian
2. Timoshok EE, Timoshok EN, Skorokhodov SN. Flora of High-Mountain Forests of Actru River Sources (Severo-Chuisky Range, Centralny Altay). *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2010;3(4):351-371. In Russian
3. Timoshok EE, Nikolaeva SA, Skorokhodov SN, Savchuk DN, Bocharov AYu. Peculiarities of ontogenetic states within generative period of *Pinus sibirica* (Pinaceae) in forests of the Central Altai. *Rastitel'nye resursy*. 2009;45(1):3-12. In Russian
4. Bocharov AYu. Structure and dynamics of high-elevation mountain forest of Severo-Chuisky range (Altai Mountains) in conditions of climate change. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2011;352:203-206. In Russian
5. Nikolaeva SA. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsiy kedra i listvennitsy v verkhney chasti lesnogo poyasa gorno-lednikovogo basseyna Aktru (Tsentral'nyy Altay) [Ontogenic structure of coenopopulations of Siberian stone pine and Siberian larch in the upper forest

- belt in the Aktru glacier basin (the Central Altai Mountains)]. In: *Bioraznoobrazie, problemy ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee*. Materialy III Mezhd. konf. [Biodiversity, environmental problems of the Altai Mountains and adjacent regions: present, past and future. Proc. of the 3d Int. conf.]. Gorno-Altaysk: GASU Press; 2013. pp. 279-283. In Russian
6. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Arboreal plants of Asian Russia]. Novosibirsk: Siberian Branch Publ., Geo; 2002. 707 p. In Russian
 7. Timoshok EE. Rastitel'nost' gornolednikovogo basseyna Aktru (Severo-Chuyskiy Khrebet) [Vegetation of mountain glacier Aktru basin (the Severo-Chuisky Range)]. *Tomsk State University Journal*. 2001;274:78-81. In Russian
 8. Tronov MV, Tronova LB, Belova NI. Osnovnye cherty klimata gorno-lednikovogo basseyna Aktru [Main features of climate of the Aktru mountain glacier basin]. *Glyatsiologiya Altaya*. 1965;4:3-49. In Russian
 9. Galakhov VP, Narozhnev YuK, Nikitin SA, Okishev PA, Sevast'yanov VV, Sevast'yanova LM, Shantykhova LN, Shurov VI. Ledniki Aktru (Altay) [The Aktru glaciers (the Altai Mountains)]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1987. 117 p. In Russian
 10. Sevast'yanov VV. Klimat vysokogornyykh rayonov Altaya i Sayan [Climate of high mountain areas of the Altai and Sayan Mountains]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1998. 201 p. In Russian
 11. Tronov MV, Oleynik IYA, Shantykhova LN. Opyt kompleksnogo issledovaniya vodnogo balansa v gornolednikovom reprezentativnom basseyne (basseyn Aktru na Altaye) [Experience of integrated research in water balance in a mountain glacier representative basin (the Aktru basin in the Altai Mountains)]. *Glyatsiologidroklimatologiya gornyykh stran*. 1973;25:66-73. In Russian
 12. Davydov VV, Timoshok EE. Soil formation on young moraines in the Aktru basin (Central Altay, Severo-Chuyskiy Ridge). *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal – Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3:505-514. In Russian
 13. Polevaya geobotanika. Metodicheskoe rukovodstvo [Field geobotany]. Lavrenko EM, Korchagin AA, editors. Vol. 3. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 493 p. In Russian
 14. Flora Sibiri [Flora of Siberia]. Vol. 14. Malyshev LI, Peshkova GA, Baykov KS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2003. 188 p. In Russian
 15. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii [Moss flora of the Middle European Russia]. Vol. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2003. 608 p. In Russian
 16. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii [Moss flora of the Middle European Russia]. Vol. 2: Fontinalaceae – Amblistegiaceae. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2004. 352 p. In Russian
 17. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological estimation of forage lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
 18. Tsatsenkin IA. Ekologicheskie shkaly dlya rasteniy pastbishch i senokosov gornyykh i ravninnykh rayonov Sredney Azii, Altaya i Urala [Ecological scales for plants of pastures and hayfields of mountain and plain territories of Central Asia, the Altai and the Urals]. Dushanbe: Donish Publ.; 1967. 223 p. In Russian
 19. Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki: Metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey [Diagnoses and keys to age conditions of forest plants. Trees and shrubs: guide for students of biological specialties]. Chistyakova AA, Zaugol'nova LB, Poltivkina IV. et al., editors. Moscow: Prometey Publ.; 1989. 105 p. In Russian
 20. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herb plants in meadow coenosis]/ In: *Geobotanika* [Geobotany]. 1950;6(3):7-204. In Russian

21. Uranov AA, Smirnova OV. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy [Classification and main features of development of perennial plants populations]. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1969;74(1):119-134. In Russian
22. Tsenopopulyatsii rasteniy [Coenopopulations of plants]. Zaugol'nova LB, Zhukova LA, Komarov AS, Smirnova OV, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
23. Khanminchun VM. *Juniperus sibirica*. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. pp. 84. In Russian
24. Dirks MN. Ontogenetic structure of coenopopulations of *Juniperus sibirica* Burdst. and *Betula rotundifolia* Spach on new moraines of the Maly Aktru glacier (Central Altai, Severo-Chuiskiy range). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2013;22(2):57-69. In Russian, English summary
25. Zhukova LA. Mnogoobrazie putey ontogeneza v populyatsiyakh rasteniy [Diversity of ways of ontogenesis in plant populations]. *Ekologiya.* 2001;3:169-176. In Russian
26. Mukhamedshin KD, Talantsev NK. Mozhzhevelovye lesa [Juniper forests]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1982. 184 p. In Russian

Received 15 January 2015;

Revised 21 May 2015;

Accepted 15 July 2015

Authors info:

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 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: marina_dirks@mail.ru

Timoshok Elena E, Dr. Sci. (Biol.), Head of the 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 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: timoshokee@mail.ru