

УДК 630*18:583.47(235.222)

Е.Е. Тимошок, С.Н. Скороходов, Е.Н. Тимошок

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

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЕДРА СИБИРСКОГО (*Pinus sibirica* Du Tour) НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЕГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ЦЕНТРАЛЬНОМ АЛТАЕ

Работа выполнена при поддержке СО РАН (программа УИ.63.1.)
и проекта Президиума РАН № 4.

Показаны эколого-ценотические особенности кедра сибирского на верхней границе его распространения в Центральном Алтае – горно-ледниковом бассейне Актру. Методом ординации на основе стандартных экологических шкал выявлен фрагмент его экологического ареала по факторам увлажнения и активного богатства почв. Установлено, что здесь, при крайнем дефиците тепла, весь спектр условий существования по этим факторам находится в пределах зоны оптимума, выявленной для всего ареала этого вида. Кедр сибирский занимает в этих условиях серию местообитаний с влажнолесным увлажнением, бедными и небогатыми почвами и проявляет себя как мезотроф и эумезофит.

Ключевые слова: кедр сибирский; экологические факторы; Центральный Алтай.

Введение

Кедр сибирский – один из основных эдификаторов равнинных и горных темнохвойных лесов Сибири [1, 2] имеет обширный ареал, охватывающий в основном Западную, Среднюю Сибирь и горы Южной Сибири. Н.К. Таланцев с соавт. [3] и Г.В. Крылов с соавт. [1] отмечали, что по экологической природе и происхождению кедр сибирский – дерево горное и относится к горным лесообразующим породам, однако в настоящее время он занимает как горные, так и обширные равнинные территории. Ареал кедра в центре таежной зоны северной части Евразии свидетельствует о нем как о морозоустойчивой континентальной относительно влаголюбивой лесной породе. По мнению этих авторов, кедр отличается теневыносливостью в молодости и светолюбием в зрелом возрасте, значительной холодоустойчивостью, способностью произрастать на многолетних мерзлых почвах, а также требовательностью к относительной влажности воздуха.

В Горном Алтае кедр сибирский является одной из основных лесообразующих пород [4]. Наибольшее распространение лесов с его преобладанием в древесном ярусе отмечено для Северо-Восточного (Прителецкого) Алтая, низко- и среднегорья которого большинство сибирских исследователей [1, 3,

5] считали оптимальными для роста кедр. Кратко описывая кедровые леса верхней части лесного пояса (1 800–2 000 м над ур. м.) на восточных и северных хребтах Алтая, приуроченные к «поясу конденсации», А.В. Куминова [4] отмечала, что они характеризуются довольно редким пологом деревьев, развитым кустарниковым ярусом из *Betula rotundifolia* Spach., под которым иногда развивается несомкнутый ярус из *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* или редкий травяной покров из *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra* и некоторых других немногочисленных видов. В Центральном Алтае «чистые насаждения он образует и в верхней части лесного пояса, где кедровые леса и “перелески” комплексируются с субальпийскими лугами или образуют своеобразный ландшафт высокогорной лесотундры» [4. С. 267].

Кедр сибирский на Алтае, как правило, поднимается в горы выше других древесных пород [4, 6]. Граница леса, сформированная авангардными насаждениями кедр, в Северном и Северо-Восточном Алтае проходит на высоте 1 800–2 000 м; по направлению к югу и юго-востоку она поднимается до 2 300–2 400 м над ур. м. В Монгольском Алтае [7] по северным склонам в верхней части лесного пояса и в подгольцовых лиственничниках кедр сибирский отмечен на высотах 2 200–2 500 м над ур. м.

Система Чуйских белков (Северо-Чуйский и Южно-Чуйский хребты) по лесорастительному районированию А.Г. Крылова и С.П. Речан [8, 9] отнесена к Чуйско-Курайскому округу, подпровинции Юго-Восточный Алтай, где лесной пояс, в котором абсолютно доминирует лиственница сибирская, занимает полосу 1 200–2 400 м над ур. м. Выделенный в округе лесной лиственничный район охарактеризован авторами достаточно кратко по данным, полученным на сглаженных неоднократными оледенениями склонах Южно-Чуйских белков в бассейне р. Джасатер. Встречающиеся в этом районе кедрово-лиственничные леса авторами не описаны. В последующем В.Н. Смагиным с соавт. [10] Чуйские хребты отнесены к Алтае-Тувинско-Хангайской котловинно-горной провинции. Однако характеристика высотных поясных комплексов этой провинции дана на основе сведений, приведенных в монографиях А.Г. Крылова и С.П. Речан [8, 9].

В связи с вышеизложенным очевидно, что роль кедр сибирского в формировании верхней границы леса, в широком понимании [11, 12] включающей в себя авангардные леса верхней части горно-лесного пояса и сообщества лесотундрового экотона, в наиболее возвышенной части Центрального Алтая до настоящего времени остается почти не исследованной.

Поскольку кедр сибирский по своей толерантности к дефициту тепла среди всех сибирских лесообразующих пород находится на третьем месте после лиственниц даурской и сибирской [2], представляется интересным выяснить его требования к условиям увлажнения и активного богатства почв в условиях крайнего дефицита тепла на верхней границе его распространения.

Целью данной работы являлось изучение эколого-ценотических особенностей кедр сибирского в высотном диапазоне 2 100–2 500 м над ур. м. –

на верхнем пределе его распространения в Центральном Алтае, на примере наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта.

Материалы и методики исследований

Исследования проводились в 1988, 1999–2010 гг. в наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта (горный узел Биш-Иирду), в модельном горно-ледниковом бассейне Актру, который представляет собой весьма замкнутый водосбор истоков горно-ледниковой речки с общей площадью 40 кв. км; окружен гребнями гор с отметками в 3 600–4 050 м. Бассейн представляет типичный результат крупномасштабной ледниковой разработки рельефа с характерной тенденцией к общей циркообразной форме, крутыми склонами и выположенным дном на сниженных уровнях около 2 200–2 400 м [13].

Климат бассейна Актру, по данным столь редких для высокогорий Алтайя многолетних метеорологических наблюдений, с точки зрения «общей климатической характеристики характеризует типичную зону перехода от зоны леса к альпийской зоне» [14. С. 45]. Климатическая репрезентативность этого бассейна обоснована данными М.В. Тронова с соавт. [15, 16] и В.В. Севастьянова [14].

Изучение эколого-ценотических особенностей кедра сибирского проводилось на высотных профилях, заложенных от днища долины р. Актру (2 100 м над ур. м., верхняя часть лесного пояса) до верхней границы его распространения (2 500 м над ур. м., верхняя часть лесотундрового экотона). По ходу профилей исследованиями охвачен значительный по разнообразию диапазон растительных сообществ с участием кедра. На этой основе установлены его приуроченность и значение в сложении высокогорных сообществ. В растительных сообществах с участием кедра сибирского выполнено около 90 геоботанических описаний. Полученный массив данных обработан с помощью стандартных экологических шкал Раменского – Цаценкина с использованием системы ИБИС [17], на основе которых проведена оценка диапазона экологических условий произрастания кедра по факторам увлажнения и активного богатства почвы. Оценка экологических характеристик кедра сибирского (расчетные диапазон и точка оптимума, а также его принадлежность к экологическим группам) проведена по методу Е.П. Прокопьева [18] на основе формул, приведенных в работах И.А. Цаценкина [19]. Согласно этому методу зона оптимума ограничивается крайними ступенями формулы массового обилия; диапазон толерантности – границами единичного обилия с обеих сторон. Экологическую категорию вида устанавливали по точке оптимума, которая рассчитывалась как средняя величина в зоне оптимума. Фрагмент экологического ареала кедра сибирского в горно-ледниковом бассейне Актру построен методом ординации.

Латинские названия сосудистых растений приведены в основном по С.К. Черепанову [20].

Результаты исследований и обсуждение

Как показали проведенные исследования, кедр сибирский на верхней границе распространения в Центральном Алтае – в наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта (горно-ледниковый бассейн Актру), на высотах 2100–2500 м над ур. м., участвует в формировании древесного яруса старовозрастных и послепожарных кедрово-лиственничных, лиственничных и кедровых лесов, молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях, а также сообществ лесотундрового экотона.

Кедр сибирский абсолютно преобладает здесь в древесном ярусе *старовозрастных приледниковых кедровых лесов*, приуроченных к достаточно пологим участкам в нижней части бортов долины р. Актру на высотах 2 100–2 300 м над ур. м. Эти леса сохранились в горно-ледниковом бассейне Актру в виде отдельных фрагментов, разделенных обширными полосами каменистых россыпей. Здесь отмечен сложный микрорельеф с мезоповышениями и понижениями разной величины, возвышающимися валунами, валежинами старых деревьев кедра, как упавших недавно и еще неомоховевших, так и отмерших давно и уже полуразрушенных, заселенных мхами и сосудистыми растениями (брусника, линнея и др.).

В старовозрастных лесах кедру сибирскому сопутствуют 104 вида сосудистых растений [21], 33 вида листостебельных мхов и 11 видов напочвенных лишайников.

Древесный ярус старовозрастных кедровников достаточно мозаичен. Кедр представлен в основном двумя возрастными поколениями, основное поколение имеет возраст 370–450 лет, второе – 220–310 лет [22].

Кустарниковый ярус с преобладанием *Betula rotundifolia* Spach., *Lonicera altaica* Pall., *Salix glauca* L., низким участием *Salix sajanensis* Nasarow, *S. poshnikovii* A. Skvorts. развит, главным образом, в окнах древостоя. Во фрагментах кедровников, приуроченных к нижней части западно-северо-западного склона, преобладает *Betula rotundifolia*, в меньшем обилии отмечены *Salix glauca*, *Lonicera altaica*, во фрагментах на восточно-юго-восточном склоне – *Lonicera altaica*, а менее обильна – *Betula rotundifolia*.

В травяно-кустарничковом ярусе отмечено значительное число (около 90) видов цветковых растений, среди которых преобладают высокогорные и горные виды: *Anthoxanthum alpinum* A. & D. Love, *Callianthemum sajanense* (Regel.) Witas., *Carex sabyensis* Less. ex Kuth, *Carex sempervirens* Vill., *Festuca kryloviana* Reverd., *Gastrolychnis tristis* (Bunge) Czer., *Gentiana grandiflora* Laxm., *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori, *Minuartia biflora* (L.) Schinz & Thell., *Pedicularis brachystachys* Bunge, *P. compacta* Steph., *Potentilla gelida* C.A. Mey., *Stellaria peduncularis* Bunge, *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv., *L. sibirica* V. Krecz., *Aconitum decipiens* Worosch. & Anfalov, *A. altaicum* Steinb., *A. leucostomum* Worosch., *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch., *Swertia marginata* Schrenk.; участвуют и горно-равнинные виды: *Ae-*

gopodium alpestre Ledeb., *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Grey, *Calamagrostis pavlovii* Roshev., *Cerastium pauciflorum* Stev. ex Ser., *Equisetum pratense* Ehrh., *Erigeron politus* Fries., *Linnaea borealis* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Poa sibirica* Roshev. и др. Из кустарничков в значительном обилии присутствуют *Vaccinium vitis-idaea* L. и *Empetrum nigrum* L.

В этих лесах высокое фитоценотическое значение имеют мхи и лишайники. Здесь отмечено значительное видовое разнообразие листостебельных мхов, среди которых 8 представителей рода *Dicranum*, 3 вида рода *Polytrichum* и др. Однако основную роль в сложении мохово-лишайникового яруса играют немногие лесные виды мхов *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Pleurozium schreberi* (Britt.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Polytrichum juniperinum* Hedw. Напочвенные лишайники представлены видами из родов *Cladonia* (6 видов), *Peltigera* (2 вида), *Hypogimnia*, *Nephroma*, *Physcia* (по 1 виду). Значительна же роль лишь *Cladonia stellaris* (Opiz.) Pouzar et Vezda и *C. arbuscula* (Wallr.) Flot.

Под старовозрастными кедровниками [23] на выровненных участках (гидроморфные условия) развиты криоземы типичные, весь почвенный профиль которых оглеен вследствие избыточного увлажнения. Вечная мерзлота в середине лета (июль) залегает начиная с глубины 35–40 см и к осени не опускается ниже 60 см. На более дренированных участках восточного склона под ними развиты подбуры.

Кедр сибирский в старовозрастных приледниковых лесах на высотах 2 100–2 300 м над ур. м. является эдификатором, составляя 90–100% древесного яруса. Здесь он устойчиво существует в диапазонах увлажнения от 66,5 до 70,7 ступени (4 ступени) и активного богатства почв от 6,9 до 8,2 ступени (1,5 ступени) (рис. 1).

В строении древесного яруса **лесов послепожарного происхождения** (2 100–2 250 м над ур. м.) кедр сибирский принимает различное участие в зависимости от крутизны и экспозиции склонов, характеризующихся сложным микрорельефом: повышениями и понижениями (временные водотоки) в сочетании с малозаросшими каменистыми участками.

В долине Актру такие леса восстановились на месте гарей, охарактеризованных профессором Томского Императорского университета В.В. Сапожниковым: «Насаждения в долине почти чисто лиственничные и притом испытавшие действие огня, местами полузаваленные обуглившимися стволами, между которыми засела весьма однообразная травяная растительность – один злак и одно желтое бобовое, и больше – на значительных пространствах ничего иного. Густо стоящие лиственницы обгорели внизу до половины и даже на $\frac{3}{4}$ ствола ...» [6. С. 142].

В настоящее время в древесном ярусе лесов, сформировавшихся на месте былых пожаров, кедр сибирский представлен почти исключительно одним поколением возраста 90–130 лет [22].

Высокое участие кедровника в древесном ярусе (до 90%) отмечено только для небольших по площади фрагментов молодых кедровников на участках с не-

большой крутизной склонов. В древесном ярусе кедрово-лиственничных лесов участие кедр не превышает 10–20%, а в лиственничниках его участие единично.

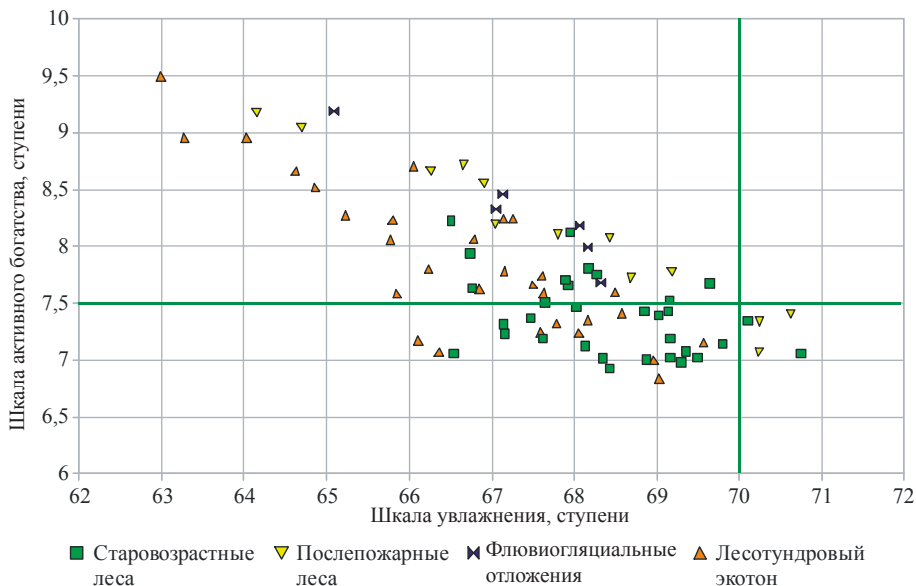


Рис. 1. Фрагмент экологического ареала *Pinus sibirica* на верхней границе его распространения в Центральном Алтае. Зеленые линии – проекции точек оптимума на фрагмент

В послепожарных лесах сообщества с кедром сибирским включают в себя 96 видов сосудистых растений [21] и 18 видов листостебельных мхов.

На более сухом и крутом восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру распространены закустаренные разнотравно-осоковые и разнотравно-злаковые кедрово-лиственничные и лиственничные леса. Кустарниковый ярус под пологом леса разреженный, а в окнах древостоя довольно густой из *Spiraea chamaedrifolia* L., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Juniperus sibirica* Burgad. В травяном покрове разнотравно-осоковых лесов преобладает *Carex macroura* Meynsch.; разнотравно-злаковых – *Calamagrostis pavlovii*. С низким проективным покрытием и в тех и в других участвуют *Aegopodium alpestre*, *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link., *Crepis sibirica* L., *Dianthus superbus* L., *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Misch., *Poa altaica* Trin., *Polemonium caeruleum* L., *Saussurea controversa* DC, *Solidago dahurica* Kitag., *Trifolium lupinaster* L.

На более влажном западно-северо-западном склоне распространены ерничково-кустарничково-зеленомошные лиственничники, в кустарниковом ярусе которых значительное участие имеют *Betula rotundifolia*; в травяно-

кустарничковом – *Vaccinium vitis-idaea*, *Aegopodium alpestre*; с низким участием отмечены *Cerastium pauciflorum*, *Galium boreale* L. и др.

В отличие от старовозрастных кедровников, в лесах послепожарного происхождения преобладают горно-равнинные виды: *Achillea millefolium* L., *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm., *Calamagrostis pavlovii*, *Carex macroura*, *Crepis sibirica*, *Galium boreale*, *Dracocephalum nutans* L., *Lilium pilosiusculum*, *Paeonia anomala* L., *Polemonium caeruleum*, *Primula pallasii* Lehm., *Scorzonera radiata* L., *Thalictrum minus* L., *Trollius asiaticus* L. и др.; участие высокогорных видов *Draba subamplexicaulis* C.A. Mey., *Carex sempervirens*, *Gentiana uniflora*, *Gypsophila cephalotes* (Schrenk) Com., *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori, *Minuartia biflora* (L.) Schinz & Thell. и др. в их составе заметно ниже. В этих лесах моховой ярус развит в основном на западно-северо-западном склоне, в меньшей степени – на восточно-юго-восточном (только на пологих участках); тогда как на крутых участках этого склона, где высока задернованность почвы злаками и (или) *Carex macroura*, мхи значимой фитоценотической роли не имеют. В целом же видовое разнообразие листостебельных мхов в послепожарных лесах в два раза ниже, чем в старовозрастных кедровниках. Наибольшее участие в моховом ярусе отмечено для тех же лесных мхов, что и в старовозрастных кедровниках: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*.

Под лесами послепожарного происхождения развиты подбуры, профиль которых менее развит, чем в старовозрастных кедровниках, поскольку часть поверхности перекрыта делювиальными оползневыми крупно-щебнистыми отложениями, на которых сформированы примитивные щебнистые мало-мощные почвы [24].

В этих лесах кедр сибирский произрастает в диапазонах увлажнения от 64,2 до 70,6 степени (6,4 степени), активного богатства почв – от 7,0 до 9,2 степени (см. рис. 1). Интересно отметить, что на более пологих участках склонов, где формируются фрагменты молодых кедровников, увлажнение несколько выше (67–70,6 степени), чем на более крутых участках, где восстановились лиственничники (64,2–69,1 степени).

В древесном ярусе **молодых лиственничников**, формирующихся на водно-ледниковых отложениях на днище долины р. Актру, имеющих большую мощность и относительно ровную поверхность [25], молодые особи кедровника присутствуют единичными экземплярами.

В сложении напочвенного покрова участвуют сосудистые растения и мхи, крайне редко, на каменистых участках, – лишайники. В обедненном (по сравнению со старовозрастными и послепожарными лесами) видовом составе отмечено немногим более 70 видов сосудистых растений [21].

Кустарниковый ярус довольно густой, сформирован в основном ивами, среди которых преобладают *Salix coesia* Vill., *S. saposhnikovii*. Из прочих ви-

дов этого яруса обычны *Betula rotundifolia*, *Lonicera altaica*, *Myricaria dahurica* (Willd.) Ehrenb., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) Schwarz.

В разреженном травяном ярусе с невысоким обилием участвуют высокогорные виды: *Leontopodium ochroleucum* Beauverd., *Carex orbicularis* Boott, *Chamaenerion latifolium* (L.) Th. Fries & Lange, *Elymus schrenkianus* (Fisch. & C.A. Mey.) Tzvel., *Poa alpina* L., *Primula nivalis* Pall., *Hedysarum neglectum*, *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. & C.A. Mey.) Ledeb. и др.; горные *Aster sibiricus* L., *Carex coriophora* Fisch. & C.A. Mey., *Crepis multicaulis* Ledeb., *Castilleja pallida* (L.) Spreng. и др.; и горно-равнинные виды: *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Carex capillaris* L., *Festuca rubra* L., *Poa sibirica* и др. Кустарнички, в основном виды ив (*Salix arctica* Pall., *S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv., *S. reticulata* L.) и *Dryas oxyodonta* Juz., встречаются с низким обилием, пятнами.

Моховой ярус, в составе которого отмечено 18 видов листостебельных мхов, довольно мозаичен; сформирован в основном *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, которой в примеси сопутствуют *Polytrichum strictum* Brid., *Ditrichum flexicaule* (Schwaeger.) Hampe, *Syntrichia ruralis* Brid., виды рода *Bryum*. На молодом субстрате флювиогляциальных отложений немногочисленные напочвенные лишайники (*Stereocaulon alpinum* Laur., виды рода *Cladonia*) встречаются в основном на каменистых микроповышениях.

Под молодыми листовничниками развиты аллювиальные глееватые серогумусовые слоистые почвы [24].

В древесном ярусе этих молодых лесов (2 150–2 170 м над ур. м.) кедр сибирский присутствует единично, главным образом во втором ярусе, существуя в диапазонах увлажнения от 65 до 68,3 степени (3 степени), активного богатства почв от 7,6 до 9,2 степени (1,5 степени, см. рис. 1). Некоторое небольшое снижение увлажнения (на 2–3 единицы), по сравнению со старовозрастными и послепожарными лесами, по-видимому, связано с молодостью почв и промывным режимом во время весенних (таяние снега) и летних (активное таяние ледников) подъемов воды, когда происходит вымывание частиц мелкозема, в основном удерживающих влагу.

Кедр сибирский в верховьях р. Актру формирует современную верхнюю границу леса в составе сообществ *лесотундрового экотона* на высотах 2 240–2 475 м над ур. м. В верхней части экотона встречаются единичные далеко отстоящие друг от друга особи кедра различных жизненных форм: невысокие деревца с флаговой формой кроны, кустовидные, стелющиеся особи [26]. Единичные низкорослые особи кедра сибирского встречаются на высоте около 2 475 м над ур. м. [27].

В лесотундровом экотоне кедр сибирскому сопутствуют 139 видов сосудистых растений, 40 видов мхов и 12 видов лишайников.

Участие кедра сибирского в древесном ярусе сообществ нижней половины экотона составляет 60–80% [27]. На сухом и крутом восточно-юго-восточном склоне кедр образует в основном плотные группы из нескольких

десятков разновозрастных (55–140 лет) деревьев, разделенные обширными остепненными участками. В кустарниковом ярусе преобладает *Juniperus sibirica*, которому сопутствуют *Spiraea flexuosa* Fisch. ex Cambess., *Cotoneaster uniflorus*, *Berberis sibirica* Pall. Здесь формируется только травяной ярус, почва задернована *Carex macroura*, *Calamagrostis pavlovii*, *Festuca altaica* Trin.; из кустарничков с низким обилием отмечена *Vaccinium vitis-idaea*. На более влажном западно-северо-западном склоне дерева (возраст 60–195 лет) в группах распределены более или менее равномерно и отделены друг от друга довольно широкими языками ерничково-лишайниковых и ерничково-дриадовых тундр. В кустарниковом ярусе преобладают *Betula rotundifolia* и *Juniperus sibirica*. В этих условиях формируется травяно-кустарничковый ярус с преобладанием *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryas oxyodonta*, *Festuca sphagnicola* B. Keller, *Bergenia crassifolia* и низким обилием *Swertia obtusa* Ledeb., *Bistorta vivipara*, *Hedysarum neglectum*, *Viola altaica* Ker-Gavl., *Schulzia crinita* (Pall.) Spreng. На пологом, наиболее увлажненном северном склоне водораздела Актру-Ян-Карасу малочисленные группы низкорослых деревьев кедра сибирского поднимаются наиболее высоко (до 2390 м над ур. м.). В кустарниковом ярусе здесь господствует *Betula rotundifolia*, с низким обилием присутствует *Salix glauca*. В травяно-кустарничковом ярусе абсолютно преобладает высокогорный вид *Dryas oxyodonta*, с более низким обилием участвуют *Festuca sphagnicola*, *Viola altaica*, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu., *Bergenia crassifolia*.

Травяно-кустарничковый ярус в экотоне на склонах разной ориентации и крутизны сформирован в первую очередь высокогорными и горными видами: *Dryas oxyodonta*, *Festuca sphagnicola*, *Anthoxanthum alpinum*, *Callianthemum sajanense*, *Carex sempervirens*, *Gastrolychnis tristis*, *Gentiana grandiflora* Laxm., *Hedysarum neglectum*, *Potentilla gelida*, *Aconitum leucostomum*, *Dracocephalum imberbe*, *Bergenia crassifolia*, *Swertia obtusa*, *Schulzia crinita* и др. В его составе участвуют и горно-равнинные виды: *Aegopodium alpestre*, *Bistorta vivipara*, *Calamagrostis pavlovii*, *Poa sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum* и др.

В сообществах лесотундрового экотона мохово-лишайниковый покров развит в основном под группами деревьев и полосами (группами) кустарников. Наибольшее участие в его сложении на том и на другом склоне принимают *Abietinella abietina* (Hedw.) C. Muell. и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., на восточно-юго-восточном также *Sanionia uncinata*. Из напочвенных лишайников высокое фитоценотическое значение имеют *Cladonia stellaris* и *C. arbuscula* только на западно-северо-западном склоне.

В этих условиях под группами деревьев на грубообломочном субстрате сформированы подбуры слаборазвитые [24].

В условиях лесотундрового экотона на высотах 2 220–2 475 м над ур. м. для кедра сибирского диапазон увлажнения составляет от 63 до 69,6 ступени (6,6 ступени), активного богатства почв – от 6,8 до 9,5 ступени (2,7 ступени) (см. рис. 1).

Как показывает анализ данных, полученных в горно-ледниковом бассейне Актру, на верхней границе распространения кедра сибирского, где значительно разнообразие местообитаний и растительных сообществ с его участием, диапазон экологической толерантности по фактору увлажнения составляет 8 ступеней (от 63 до 70,7) (рис. 1, 2). Большая часть местообитаний кедра сибирского характеризуется влажнолесным увлажнением, и только в верхней части лесотундрового экотона на сухом восточно-юго-восточном склоне, где этот вид встречается единично, очень редкие его местообитания – остепеннолесным увлажнением. Наиболее широкий диапазон по этому фактору выявлен в лесотундровом экотоне (6,6 ступени) и послепожарных лесах (6,4 ступени). Это связано, прежде всего, с более широким набором местообитаний, приуроченных и к сухому крутому восточно-юго-восточному склону, и к более увлажненному, менее крутому западно-северо-западному. Однако в послепожарных лесах, в сравнении с лесотундровым экотонном, пределы толерантности сдвинуты на одну ступень в сторону большего увлажнения. Диапазон экологической толерантности кедра сибирского по фактору активного богатства почв составляет 3 ступени (6,8–9,5). В старовозрастных кедровниках активное богатство почв ниже, чем во всех обследованных в бассейне Актру сообществах: послепожарных лесах, молодых лиственничниках на флювиогляциальных отложениях и сообществах лесотундрового экотона.

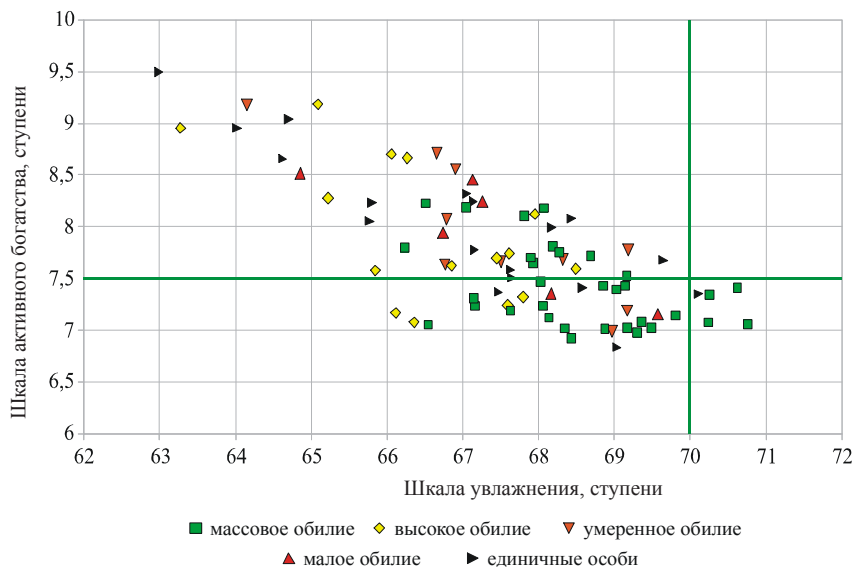


Рис. 2. Ординация обилия *Pinus sibirica* во фрагменте экологического ареала на верхней границе его распространения в Центральном Алтае. Зеленые линии – проекции точек оптимума на фрагмент

Значительный интерес представляет сравнение наших данных и расчетных данных, полученных И.А. Цаценкиным [19] для кедров сибирского в пределах его ареала. Этим автором было установлено, что диапазон его толерантности по фактору увлажнения охватывает 35 ступеней (с 60-й по 94-ю) и соответствует широкому спектру местообитаний с увлажнением от сухолесного до болотного. Зона оптимума кедров сибирского по этому фактору также широка и охватывает 18 ступеней (от 62-й до 79-й) – от свежеселесных до сыролесных местообитаний. Диапазон его толерантности по фактору активного богатства почв в пределах ареала охватывает 7 ступеней (с 4-й по 11-ю) – весь спектр условий от бедных до довольно богатых почв. Зона оптимума кедров несколько уже диапазона толерантности и охватывает 5 ступеней (с 5-й по 9-ю), лежащих в спектре условий от бедных до небогатых почв. На основе анализа формул обилия [19] установлено, что согласно положению расчетной точки оптимума (70-я ступень по шкале увлажнения) кедр является эумезофитом. В отношении активного богатства почв этот вид относится к мезотрофам (расчетная точка оптимума 7).

Как показывает анализ полученных нами данных, на верхней границе распространения кедров в Центральном Алтае диапазоны экологической толерантности и по фактору увлажнения (63-я – 71-я ступени), и по фактору активного богатства почв (6,8–9,5 ступени) полностью входят в зону оптимума этого вида, рассчитанную И.А. Цаценкиным [19] для его ареала. В обследованном районе местообитания с массовым обилием кедров по шкале увлажнения охватывают диапазон с 66,2 по 70,8 ступени и сдвинуты от расчетной точки оптимума (70-я ступень) в сторону более низкого увлажнения (рис. 2). По шкале активного богатства почв они занимают диапазон 6,9–8,2 ступени и расположены почти симметрично от расчетной точки оптимума (7,5 ступень) по этому фактору. Серии местообитаний с более низким обилием кедров располагаются по увлажнению в диапазоне 63–70,8 ступени, активному богатству почв – 6,8–9,5 ступени и характеризуются влажнолесным увлажнением и небогатыми почвами (рис. 2).

Здесь, на верхней границе распространения кедров сибирского в Центральном Алтае, зона оптимальных условий лежит по увлажнению в диапазоне 66–71 и занимает 6 ступеней – влажнолесные и сыроватолесные почвы, по активному богатству почв – 6,8–8,3 (1,5) ступени – бедные и небогатые почвы.

Таким образом, в высокогорном бассейне Актру, на верхней границе распространения кедров сибирского, почти весь спектр условий (диапазон толерантности) по рассмотренным выше экологическим факторам находится в пределах зоны оптимума, выявленной И.А. Цаценкиным [19] для его ареала. В связи с этим можно сделать заключение о том, что в современный период распространение этого вида по территории бассейна, и прежде всего его продвижение вверх по склонам долины в горно-тундровый пояс, ограничи-

вается температурой – фактором, который находится на этих абсолютных высотах в минимуме. В настоящее время на верхнем пределе современного распространения кедра сибирского в высокогорьях Северо-Чуйского хребта (2475 м над ур. м.) средние многолетние температуры лета в июне составляют около $+7^{\circ}\text{C}$, в июле – $+8^{\circ}\text{C}$, в августе – $+7^{\circ}\text{C}$, что и определяет современную температурную границу его произрастания в высокогорных сообществах [27].

Заключение

Исследования эколого-ценотических особенностей кедра сибирского на верхней границе распространения в Центральном Алтае, на абсолютных высотах 2100–2500 м, в условиях дефицита тепла показали, что здесь он занимает значительный набор местообитаний (выположенное днище долины, склоны разной ориентации и крутизны) и участвует в составе древесного яруса разных по происхождению и возрасту лесов и сообществ лесотундрового экотона. В этих условиях кедр сибирский абсолютно преобладает в составе древесного яруса старовозрастных лесов. Его роль значительно снижается в лесах послепожарного происхождения, а также в молодых лиственничниках на флювиогляциальных отложениях. В сообществах лесотундрового экотона участие кедра сибирского значительно только в его нижней части, где этот вид преобладает в составе групп деревьев. Весь спектр условий (диапазон толерантности) по факторам увлажнения и активного богатства почв находится в пределах зоны оптимума, выявленной для ареала этого вида. На верхней границе своего распространения в Центральном Алтае кедр сибирский занимает серии местообитаний с влажнолесным увлажнением, на бедных и небогатых почвах и проявляет себя как мезотроф и эумезофит.

Литература

1. Крылов Г.В., Таланцев Н.К., Козакова Н.Ф. Кедр. М. : Лес. пром., 1983. 218 с.
2. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отдел., 1986. 225 с.
3. Таланцев Н.К., Пряжников А.Н., Мишуков Н.П. Кедровые леса. М. : Лес. пром., 1978. 175 с.
4. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
5. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск : Наука, 1972. 274 с.
6. Сапожников В.В. Катунь и ее истоки. Путешествия 1897–1899 гг. Томск : Паровая типо-литография П.И. Макушина, 1901. 271 с.
7. Леса Монгольской народной Республики (география и типология). М. : Наука, 1978. С. 22–35.
8. Крылов А.Г., Речан С.П. Лесорастительное районирование и типы леса // Леса Горного Алтая. М. : Наука, 1965. С. 28–144.

9. Крылов А.Г., Речан С.П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М. : Наука, 1967. 222 с.
10. Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И. и др. Типы лесов гор южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. 336 с.
11. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Верхняя граница леса в горах бореальной зоны СССР и ее динамика // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 11. С. 1560–1571.
12. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 208 с.
13. Тронов М.В. Очерки оледенения Алтая. М. : Географгиз, 1949. 375 с.
14. Севастьянов В.В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
15. Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И. Основные черты климата горно-ледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1965. Вып. 4. С. 3–48.
16. Тронов М.В., Лупина Н.Х., Тронова Л.Б. К вопросу о климатической репрезентативности горно-ледникового бассейна Актру // Материалы гляциологических исследований. М., 1971. № 18. С. 28–42.
17. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
18. Прокопьев Е.П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 340 с.
19. Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.
20. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья, 1995. 990 с.
21. Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., Тимошок Е.Н. Флора высокогорных лесов верховий р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2010. № 4. С. 351–371.
22. 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.
23. Давыдов В.В., Тимошок Е.Е. Формирование почв в постгляциальных условиях Северо-Чуйского хребта // Сибирский экологический журнал. 2010. № 3. С. 505–514.
24. Давыдов В.В. Почвы высокогорных лесов Алтая // Вестник Томского государственного университета. Приложение. Материалы международных, всероссийских и региональных научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ. 2005. № 15. С. 223–224.
25. Галахов В.П., Нарожный Ю.К., Никитин С.А. и др. Ледники Актру (Алтай). Л. : Гидрометеиздат, 1987. 117 с.
26. Смелянцева Е.О., Тимошок Е.Е. Возрастные особенности и онтогенетическая структура насаждений кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Измерения, моделирование и информационные системы для изучения окружающей среды. Томск : Изд-во Том. ЦНТИ, 2006. С. 131–135.
27. Тимошок Е.Е., Филлимонова Е.О., Пропастилова О.Ю. Структура и формирование древостоев в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта // Экология. 2009. № 2. С. 187–194.

Elena E. Timoshok, Sergey N. Skorokhodov, Evgeny N. Timoshok

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

**ECOLOGICAL AND COENOTIC DESCRIPTION OF SIBERIAN
STONE PINE (*Pinus sibirica* Du Tour) AT THE HIGHEST LINE
OF ITS DISTRIBUTION IN THE CENTRAL ALTAI**

*A part of high boundary of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour.) distribution in the Central Altai is situated at the most high-altitude part of Severo-Chuisky range (glacier basin Actru), at the altitudes 2 100–2 500 m a.s.l. Siberian stone pines are involved in forming tree storey of old-age forests, postfire Pinus-Larix forests, Larix and Pinus forests, young Larix forests on fluvioglacial deposits and in the forest-tundra ecotone of this area. *Pinus sibirica* absolutely predominates in the tree storey of old-age periglacial forests. These forests are situated at altitudes 2 100–2 300 m a.s.l. Siberian stone pine is an edificator of these forests, it constitutes 90–100% of tree storey and exists between 65.1 and 70.7 stage of I.A. Tsatsenkin moistening scale and between 6.6 and 8.6 stage of active soil richness of I.A. Tsatsenkin.*

*Siberian stone pine plays also a different role in the postfire Pinus-Larix forests. Its constitution depends on angle and exposition of slopes. It predominates in small fragments of young *Pinus sibirica* forests here. In the tree-storey it constitutes 10–20% of trees and in the Larix forests there are only single trees of this species. In these forests Siberian stone pine grows between 64 and 68.3 stages of moistening scale and between 7 and 9.4 stages of active soil richness scale. Young individuals of Siberian stone pine are present in tree-storey of young Larix forests on fluvioglacial deposits at the bottom of Aktru river as single trees. Here, *Pinus sibirica* survives between 65 and 68.3 stages of moistening scale and between 7.6 and 9.1 stages of active soil richness. At the head of Aktru river *Pinus sibirica* forms a modern high forest line in the forest-tundra ecotone communities. In the highest part of the ecotone there can be encountered only singular individuals of Siberian stone pine. At a lower line of the ecotone Siberian stone pine constitutes 60–80% of all trees. Moistening in the ecotone lies between 62.8 and 69.6 stages and active soil richness between 6.8 and 9.5 stages.*

*By means of ordination on the basis of standard ecological scales, it was determined that with a significant diversity of habitats and plant communities with *Pinus* constitution, the range of tolerance for the species are 8 stages (from 62.8 to 70.7) according to the moistening scale and 3 stages (6.6 to 9.5) according to the soil richness scale. It was established that Siberian stone pine at the highest boundary of its proliferation occupies habitat series with moist-forest moistening and poor soils and proves to be mesotroph and eumesophyt.*

Key words: *Pinus sibirica*; environmental factors; Central Altai.

Received May 15, 2012