DOI 10.31029/vestdnc95/3
УДК 574.3(470.67)

ВЫСОТНО-ЭКТОПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *JUNIPERUS OBLONGA* M. BIEB. ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

Г. А. Садыкова, ORCID: 0000-0001-8604-1572
Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

ALTITUDINAL-ECTOPIC FEATURES OF GROWTH OF *JUNIPERUS OBLONGA* M. BIEB. CENOPOPULATIONS IN INNER MOUNTAIN DAGHESTAN

G. A. Sadykova, ORCID: 0000-0001-8604-1572
Mountain Botanical Garden of the Daghestan Federal Research Centre of RAS, Makhachkala, Russia

Аннотация. На орографически ограниченной территории Внутреннегорного Дагестана между хребтами Аракмеэр и Гимринский описаны три пространственно удаленные ценопопуляции можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* M. Bieb.). Условия мест произрастания этих ценопопуляций различаются высотами над уровнем моря, экспозицией макро- и микросклонов и типами сообществ (арчовник сухостепной, арчовник палиурусово-шалфейный, арчовник разнокустраниковый). Установлено, что в условиях юго-западного макросклона Гимринского хребта благоприятные для произрастания *J. oblonga* условия складываются на послелесных высотах (более 1200 м н.у.м.). С понижением высоты над уровнем моря здесь благоприятные для произрастания можжевельника условия складываются только на северных микросклонах ниже лесного пояса, создавая совместно с *Paliurus spina-cristii* Mill. непроходимые заросли. На макросклоне Гимринского хребта ниже 670 м н.у.м. можжевельник продолговатый не встречается. На более низких высотах (610 м н.у.м.) растения *J. oblonga* находят благоприятные для произрастания условия уже на склоне восточной экспозиции хребта Аракмеер в составе зарослей ксерофильных кустарников. В условиях Внутреннегорного Дагестана смена экспозиций склонов биотопов и высотные уровни произрастания отражаются на характере растительности, биометрических показателях особей, возрастной структуре ценопопуляций и приводит к смене типов сообществ с участием *J. oblonga*.

Abstract. Three spatially distant cenopopulations of *Juniperus oblonga* M. Bieb. are described on the orographically limited territory of Inner-Mountain Daghestan between the Arakmeer and the Gimri ridges. The conditions of habitats of these cenopopulations differ in altitudes above sea level, exposure of macro- and microslopes and types of communities (dry-steppe juniper, paliurus-sage juniper, mixed-shrub juniper). It has been established that in the conditions of the southwestern macroslope of the Gimry Ridge, favorable conditions for the growth of *J. oblonga* are formed at post-forest altitudes (more than 1200 m above sea level). With a decrease in altitude above sea level, favorable conditions for growth of juniper are formed only on the northern microslopes below the forest belt, creating impassable thickets together with *Paliurus spina-cristii* Mill. *Juniperus oblonga* is not found on the macroslope of the Gimry Ridge below 670 m above sea level. At lower altitudes (610 m above sea level), *J. oblonga* plants find favorable conditions for growth already on the slope of the eastern exposure of the Arakmeer Ridge as part of thickets of xerophilous shrubs. In the conditions of Inner Mountain Daghestan, the change in exposure of biotope slopes and the altitude levels of growth are reflected in the nature of vegetation, biometric indicators of individuals, the age structure of cenopopulations and lead to a change in the types of communities involving *J. oblonga*.

Ключевые слова: Ирганайская аридная котловина, арчовники, биометрические показатели, структура популяций, Дагестан.

Keywords: Irganai arid basin, juniper forests, biometric indicators, population structure, Daghestan.

Введение

Популяция как элементарная эволюционирующая единица, в которой проявляются все микроэволюционные адаптации, реализует межвидовые и внутривидовые взаимодействия и определяет основу биоразнообразия конкретных территорий. Понимание закономерностей организации и функционирования популяций дает возможность прогнозировать изменение фитоценозов [1].

J. oblonga, как один из эдификаторных видов аридных редколесий и шибляков, занимает большие площади во Внутреннегорном Дагестане. Важная биоценотическая роль в растительных сообществах Дагестана популяций этого вида определяется его биологическими и экологическими особенностями [2].

Разнообразие экологических факторов в пересеченных условиях рельефа Внутреннегорного Дагестана создает мозаичность мезо- и микроусловий, определяющих состав и структуру природных популяций *J. oblonga,* изучение и анализ которых важно для оценки устойчивости растительного покрова территорий.

Условия, материал и методы исследований

Можжевельник продолговатый распространен от нижних предгорий (северо-восточное подножие Нарат-тюбинского хребта у селения Ленинкент) – 100 м н.у.м. до вершин отрогов Нукатлинского, Шалибского, Богосского хребтов по южным склонам единично или массово до 2350 м н.у.м., в средней и северной части Дагестана по ущельям рек Андийского, Аварского, Казикумухского Койсу и Кара-Койсу и их многочисленных притоков.

Описанные нами ценопопуляции произрастают во Внутреннегорном Дагестане на склонах Гимринского и Аракмеэр хребтов, в так называемой Ирганайской аридной котловине.

Хребты Гимринский и Салатау, наряду с Андийским, хребтами Лес и Карасырт, ограничивают Внутреннегорный Дагестан от Внешнегорного Дагестана, что препятствует потоку воздушных масс с севера. Орографически ограниченная территория (между хребтами Гимринским, Аракмеэр, Салатау) накладывает отпечаток на температурный режим и количество осадков. Климат характеризуется здесь более высокими значениями годовых температур (летний максимум температуры 34–40°С) при незначительном количестве осадков (среднегодовое количество осадков 400–600 мм рт. ст.). На южных склонах испаряемость превышает количество поступающих осадков, что приводит к дефициту влаги и формированию ксерофитных ценозов (горные степи, фриганы и щибляки) [3, 4].

Несмотря на довольно обширные площади склонов хребтов, ценопопуляции *J. oblonga* занимают здесь небольшие участки на значительном удалении друг от друга. У основания склонов хребтов растительный покров в основном представлен шибляками с доминированием *Paliurus spina-christi*. Палиурус является здесь своего рода индикатором ландшафтно-экологических условий, тонко улавливает особенности водного режима экотопов и образует массивы различной сомкнутости; на северных склонах более сомкнутые, а при снижении высоты над уровнем моря и на склонах южных экспозиций формирует разреженные палиурусники. Широко представлена здесь и *Spiraea hypericifolia* L., формируя в смешанных ксерофильных кустарниковых сообществах нижний ярус.

Можжевельник продолговатый в аридных условиях Ирганайской котловины не распространен повсеместно, характеризуется невысокой численностью, занимает экотопы различной экспозиции и высотного уровня. Нами для оценки влияния условий мест произрастания на биометрические показатели и возрастной состав были выбраны три ценопопуляции (табл. 1).

Первая ценопопуляция произрастает на южном макросклоне Гимринского хребта на высоте 1230 м над уровнем моря (около тоннеля). Вторая ценопопуляция расположена на высоте 670 м над уровнем моря у основания северного микросклона южного макросклона отрога Гимринского хребта. Третья ценопопуляция произрастает на высоте 610 м н.у.м. на восточном макросклоне хребта Аракмеэр западнее с. Майданское по левую сторону Аварского Койсу.

Названия ценопопуляциям даны по высотному уровню и экспозиции склона места произрастания и в дальнейшем будут нами именоваться как «верхняя (южная)», «средняя (северная)» и «нижняя (восточная)» соответственно.

Исследование структуры ценопопуляций можжевельника продолговатого проводили в 2023 г. У особей *J. oblonga* оценены биометрические показатели, проведен анализ возрастной и половой структуры.

Таблица 1. Координаты и условия места произрастания ценопопуляций *J. oblonga*

Факторы среды	Ценопопуляции		
	верхняя (южная)	средняя (северная)	нижняя (восточная)
Координаты	42°44′19″ 46°54′38″	42°44′38″ 46°53′00″	42°34'25" 46°57'21"
Высота над уровнем моря	1230	670	610
Экспозиция склона	Ю	С	В

Возрастные группы и состояние кустов *J. oblonga* даны по Т.А. Работнову [5]: im, v, g1, g2, g3 (имматурные, виргинильные, молодые, зрелые и поздние генеративные соответственно).

Проростки и ювенильные особи нами не обнаружены, что, возможно, связано с периодичностью семенного возобновления или гибелью проростков в неблагоприятных условиях среды.

Идентификацию особей разного пола проводили в мае, когда на мужских кустах хорошо заметны созревающие микростробилы, отмечается их пыление либо еще заметны их остатки.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Statistica v. 10.

Результаты и обсуждение

Верхняя (южная) ценопопуляция насчитывает около 150 кустов *J. oblonga*. Жизненная форма растений полушаровидная. Выше по хребту на экотопах западной экспозиции на обрывистых известняковых обнажениях и на осыпях произрастает *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch. Почва горно-луговая, сформирована здесь на мелкообломочном известняке. Несколько ниже на западном микросклоне наряду с *J. oblonga* встречаются единичные полностойные деревья *Betula pubescens* Ehrh.

Травянистая растительность представлена сухостепными видами: *Teucrium chamaedrys* L., *Teucrium polium* L., *Elytrigia gracillima* (Nevski) Nevski, *Potentilla crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch, *Ranunculus acris* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Scabiosa gumbetica* Boiss., *Thalictrum foetidum* L., *Psephellus* sp., *Astragalus* sp., *Veronica chamaedrys* L., *Polygala anatolica* Boiss. & Heldr., *Alchemilla sericata* Rchb., *Plantago media* L., *Stachys atherocalyx* K.Koch, *Echium rossicum* J.F.Gmel., *Asperula* и крупный массив *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Из кустарников единично встречаются *Cotoneaster integerrimus* Medik., *Rosa* sp., *Berberis vulgaris* L. Сообщество – арчовник сухостепной.

Средняя (северная) ценопуляция можжевельника продолговатого, расположенная у основания северного микросклона южного макросклона отрогов Гимринского хребта, также немногочисленная и насчитывает всего около 100 особей. Здесь на наносном мелко-среднеобломочном известняке можжевельник произрастает совместно с палиурусом.

В травяном ярусе представлены *Salvia canescens* C.A. Mey., *Carex humilis* Leyss., *Filipendula vulgaris, Satureja subdentata* Boiss., *Campanula hohenackeri* (Fisch. & C.A. Mey., *Seseli alexeenkoi* Lipsky., *Thalictrum foetidum, Teucrium polium, Galium brachyphyllum* Schult. & Schult.f., *Phlomis tuberosa* L., *Veronica propinqua* Boriss. и др. Кустарниковый ярус представлен *Paliurus spina-christi* Mill., Cotoneaster meyeri, *Spiraea hypericifolia, Rhamnus tortuosa* Sommier & Levier, *Cotinus coggygria* Scop. Сообщество – арчовник палиурусово-шалфейный.

Ниже высоты 670 м над селением Гимры можжевельник отсутствует.

Нижняя (восточная) ценопопуляция, расположенная на восточном микросклона северного макросклона хребта Аракмеэр, по численности несколько больше предыдущих. Грунт здесь глинистый сланец.

На южных микросклонах здесь можжевельник отсутствует, а произрастает редкостойный палиурусник. На северных микросклонах встречаются смешанные заросли ксерофильных кустарников: *Spiraea hypericifolia, Paliurus spina-christi, Cotoneaster integerrimus, Rhamnus pallasii* Fisch.et C. A. Mey. и *J. oblonga*.

Травяной ярус слагают следующие сухостепные виды: *Salvia canescens* C.A. Mey., *Sempervivum caucasicum* Rupr. ex Boiss., *Potentilla crantzii, Teucrium chamaedrys, Teucrium polium, Elytrigia gracillima, Onobrychis bobrovii* Grossh., *Polygala anatolica, Dianthus sp., Anthemis fruticulosa M.Bieb., Thalictrum foetidum, Filipendula vulgaris, Plantago media* L., *Carex* sp., *Thymus* sp., *Fragaria viridis* Weston, *Asparagus officinalis* L. Сообшество – арчовник разнокустраниковый.

По результатам дисперсионного анализа и используя t-критерий выявлены достоверные различия по биометрическим показателям между кустами *J. oblonga* в различных условиях произрастания (табл. 2).

Таблица 2. Оценка достоверности различий между ценопопуляциями по биометрическим показателям кустов *J. oblonga*

Признаки	Показатели достоверности различий			
	F-критерий	t- критерий ВЮ/СС	t- критерий ВЮ/НВ	t- критерий СС/НВ
Высота куста	50,06***	–2,16*	–7,87***	–5,99***
Диаметр куста	26,47***	–2,16*	–6,94***	–2,70**

Примечание: ВЮ – верхняя (южная), СС – средняя (северная), НВ – нижняя (восточная).

Значение t-критерия демонстрирует тренд увеличения биометрических показателей кустов от верхней южной к восточной нижней ценопопуляции. То есть высота и диаметр кустов в арчовнике сухостепном на южном склоне Гимринского хребта ниже – 0,89 м и 1,16 м соответственно. Наибольшие значения

показателей кустов (высота 2,0 м, диаметр – 2,1 м) отмечены в арчовнике разнокустарниковом на восточном склоне хребта Аракмеэр (табл. 3).

Таблица 3. Биометрические показатели кустов и структурные особенности популяций *J. oblonga* Внутреннегорного Дагестана в зависимости от условий произрастания

Признаки	Статистические показатели	Верхняя (южная) (N = 61)	Средняя (северная) (N = 25)	Нижняя (восточная) (N = 36)
		1230 м н. у. м.	670 м н. у. м.	610 м н. у. м.
Высота куста	X±Sx	0,89±0,05	1,09±0,08	2,0±0,13
	CV, %	43,0	35,1	39,7
	min – max	0,3–1,8	0,5–2,3	0,8–3,5
Диаметр куста	X±Sx	1,16±0,05	1,5±0,17	2,1±0,13
	CV, %	31,7	54,5	36,4
	min – max	0,3–2,0	0,4–3,0	0,5–3,5
Численное соотношение кустов	м /ж	26/17	13/12	19/17

Примечание: м – мужские особи, ж – женские особи.

Биометрические показатели отражают возрастную структуру популяции *J. oblonga* в различных типах сообществ (табл. 4). Так, в арчовнике сухостепном преобладают особи предгенеративного и молодого генеративного состояний. В арчовнике палиурусово-шалфейном представлены особи всех генеративных состояний с доминированием молодых генеративных. В арчовнике разнокустарниковом преобладают зрелые генеративные особи.

Таблица 4. Распределение кустов *J. oblonga* по возрастным состояниям

Ценопопуляции	Возрастные состояния				
	im	v	g1	g2	g3
Арчовник сухостепной	1	16	36	8	0
Арчовник палиурусово-шалфейный	0	0	18	3	4
Арчовник разнокустарниковый	0	0	10	26	0

В то же время биометрические показатели кустов и возрастная структура популяций являются показателями влияния комплекса экологических факторов в зависимости от условий произрастания.

Условия южного склона на высоте 1230 м являются благоприятными для существования вида и находятся в пределах его экологического оптимума, тогда как с понижением высоты над уровнем моря до 670 м растения *J. oblonga* перемещается на северный склон и произрастают совместно с более термофильным видом *Paliurus spina-cristii* Mill. При дальнейшем снижении высоты над уровнем моря *J. oblonga* на Гимринском хребте не встречается. В то же время условия восточного склона на высоте 610 м хребта Аракмеер оказались благоприятными для произрастания *J. oblonga* в составе зарослей ксерофильных кустарников. При изменении экспозиции склонов с южного на восточный и северный уменьшается испарение, нагревание почвы и накапливается влага, что отражается на характере растительности. Закономерности влияния склонов разной экспозиции на растительный покров отражены в «правиле предварения» В.В. Алехина.

В изученных ценопопуляциях отмечается преобладание мужских кустов. Здесь обнаружена только одна полидиойкистная (многобрачно-двудомная) особь – с микро- и макростробилами на одном дереве [6], что является результатом внутренних факторов (возраст, баланс фитогормонов и др.) и внешних условий, влияющих на гормональный баланс растения [7].

Преобладание мужских особей в ценопопуляциях многие исследователи при изучении видов рода *Juniperus* L. связывают как с неблагоприятными условиями произрастания [8–10], так и с возрастным составом особей в популяции [11–13], а также с отсутствием биотического влияния полупаразита *Arceuthobium oxycedri* M. Bieb. [14].

Таким образом, оптимальные условия для существования ценопопуляций *J. oblonga* в условиях Ирганайской аридной котловины складываются не повсеместно. О этом свидетельствует несплошное заселение вида, низкая численность особей в ценопопуляциях, смещение полового состава и низкие биометрические показатели кустов *J. oblonga.*

Косвенным показателем неблагоприятности условий среды может служить также отсутствие полупаразита *A. oxycedri*, поселяющегося на здоровых кустах *J. oblonga* высокой жизненности. При этом, несмотря на совпадение ареалов полупаразита и растения-хозяина, по результатам предварительного моделирования и определения оптимальных мест для массового распространения на территории Дагестана полупаразит *A. oxycedri* до высоты 2000 м не отмечен.

Выводы

1. В ценопопуляциях на склонах разных экспозиций хребтов Аракмеэр и Гимринскими и в различных типах сообществ особи *J. oblonga* достоверно отличаются по биометрическим показателям и возрастной структуре.

2. О критичности условий существования для *J. oblonga* обширной Ирганайской аридной котловины свидетельствует мозаичное распространение особей, их невысокая численность, смещенный половой состав и относительно низкие биометрические показатели кустов. Косвенным показателем неблагоприятности условий среды является и отсутствие полупаразита *A. oxycedri*.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Злобин Ю.А.* Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.

2. *Асадулаев З.М., Маллалиев М.М., Садыкова Г.А.* Распространение и вредоносность полупаразита арцеутобиума можжевельникового (*Arceuthobium oxycedri* (DC.) Bieb.) на можжевельнике продолговатом (*Juniperus oblonga* Bieb.) в Дагестане // Вестник Дагестанского научного центра. 2016. № 62. С. 9–14.

3. *Братков В.В., Абдулаев К.А., Атаев З.В.* Ландшафты Горного Дагестана // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2007. С. 78–82.

4. *Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. и др.* Физическая география Дагестана. М.: Школа, 1996. 384 с.

5. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

6. *Батыгина Т.Б.* Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб: Мир и семья, 2000. 640 с.

7. *Демьянова Е.И.* Антэкология. Пермь, 2010. 116 с.

8. *Ortiz P.L., Arista M., Talavera M.* Sex ratio and reproductive effort in the Dioecious Jiniperus communis subsp. alpine (Suter) Celak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient // Annals of botany. 2002. Vol. 89. P. 205–211.

9. *Демьянова Е.И.* Половая структура природных популяций некоторых двудомных и гинодиэцичных растений окского заповедника // Вестник Пермского университета. 2013. Вып. 2. С. 19–21.

10. *Douaihy Ch.B., Gwendal R., Machon Nathalie, Bou Dagher-Kharrat Magda.* Ecological characterization of the Juniperus excelsa stands in Lebanon // Ecologia mediterranea. 2013. Vol. 39. N 1. P. 169–180.

11. *Falinski J.B.* Vegetation dynamics and sex structure of the population of pioneer dioecious woody plants // Vegetation. 1980. Vol. 43. P. 23–38.

12. *Ward L.K.* The conservation of juniper: longevity and old age // Journal of Applied Ecology. 1982. Vol. 19. P. 917–928.

13. *Gauquelin Th., Bertaudière-Montès V., Badri W. and Montès N.* Sex ratio and sexual dimorphism in mountain dioecious thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L., Cupressaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2002. Vol. 138. P. 237–244.

14. *Асадулаев З.М., Садыкова Г.А.* Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Bieb.) в Дагестане. Махачкала: Наука ДНЦ, 2011. 216 с.

Поступила в редакцию 06.11.2024 г.
Принята к печати 23.12.2024 г.

* * *

***Садыкова Гульнара Алиловна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; e-mail: sadykova_gula@mail.ru*

***Gulnara A. Sadykova**, Candidate of Biology, senior researcher, Mountain Botanical Garden of the Daghestan Federal Research Centre of RAS; e-mail: sadykova_gula@mail.ru*