

УДК 574.3(470.67)

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА МНОГОПЛОДНОГО В ТАЛГИНСКОМ УЩЕЛЬЕ ПРЕДГОРНОГО ДАГЕСТАНА

© 2022 г. Г. А. Садыкова*

Горный ботанический сад — обособленное подразделение Дагестанского федерального
исследовательского центра РАН, ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия

*E-mail: sadykova_gula@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.

После доработки 23.07.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

В Предгорном Дагестане в Талгинском ущелье изучена возрастная и онтогенетическая структура ценопопуляции редкого древесного вида можжевельника многоплодного (*Juniperus polycarpus* С. Koch). Календарный возраст определен по индексу, полученному как отношение числа годовичных колец к радиальному приросту ствола, возрастные состояния оценены комплексно по размерам и их биоморфологии, уровню продуктивности генеративных особей и пораженности. Установлена площадь, занимаемая ценопопуляцией, и ее численность. Определены биометрические показатели, абсолютный возраст растений различных возрастных состояний, их количественное соотношение, а также половая и виталитетная структура. В целом ценопопуляция оценена как полночленная, молодая, с преобладанием особей предгенеративного и молодого генеративного состояний.

Ключевые слова: ценопопуляции, *Juniperus polycarpus* С. Koch, возрастная структура, онтогенетическая структура, половая структура, Предгорный Дагестан, Талгинское ущелье.

DOI: 10.31857/S0024114822050059

Сохранение биологического разнообразия является в настоящее время центральной проблемой для всего мирового сообщества как основы устойчивого развития и невозможно без исследования популяций редких видов. С одной стороны, изучение структуры популяций видов позволяет оценить их состояние в разных сообществах, способы самоподдержания и устойчивого существования вида, с другой — знание биологии вида и структуры его популяций является основой прогнозирования развития популяций и оценки реакции растений на неблагоприятные условия среды.

В основе исследований структуры и динамики популяций признается возрастная дифференциация особей (Ценопопуляции ..., 1988).

При оценке возрастного состава популяций различают их возрастную и онтогенетическую структуру. Возрастная структура определяется по календарным возрастам входящих в нее особей. Однако календарный возраст является скрытым от внешнего взгляда составляющей возрастного состава популяций, тогда как онтогенетическое состояние отождествляется с комплексным фенотипическим проявлением признаков особей. Популяции с одинаковым возрастным спектром могут иметь разный состав по абсолютным воз-

растам, а популяции с разным возрастным спектром — одинаковую возрастную структуру.

Одним из редких охраняемых древесных видов во флоре Дагестана, возрастной состав популяций которого не изучен, является можжевельник многоплодный (*Juniperus polycarpus* С. Koch) (Красная книга ..., 2020). Изучение возрастной структуры его популяций важно в связи с тем, что популяции этого вида являются краевыми — на территории Дагестана он произрастает на северных пределах своего распространения, а уникальный тип фитоценозов, образованный остатками древней восточно-средиземноморской растительности, подвергается активной антропогенной нагрузке (разработка месторождений известняка, щебня и камня для строительных целей (Талгинское ущелье), сплошная рубка, пастбищная нагрузка).

Исследования можжевельника многоплодного в мировой литературе в большей степени сведены к изучению таксономического статуса и экологии вида (Fisher, Gardner, 1995; Adams et al., 2016; Hojjati et al., 2018), в отдельных работах представлены сведения о фитоценотической приуроченности, семенной продуктивности и составе сообществ с участием вида (Kartoolinejad,

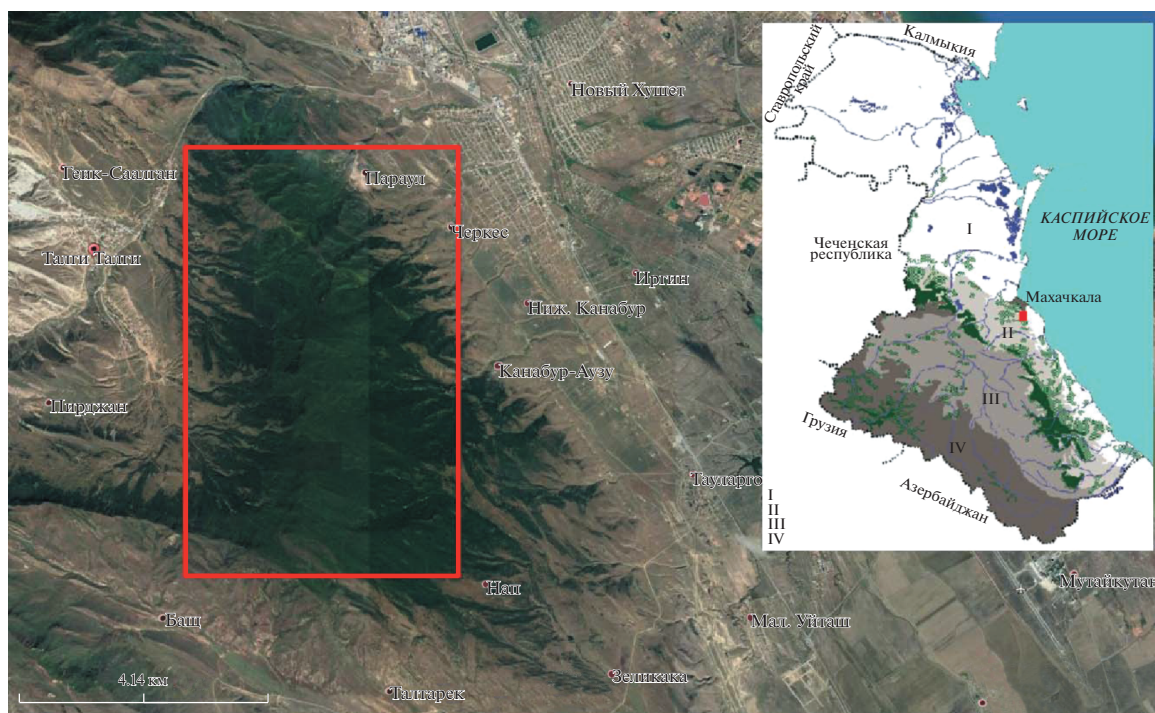


Рис. 1. Талгинское ущелье.

Moshki, 2014; Mojtaba Mohammadi Zade et al., 2018). При этом популяционные вопросы как основополагающие при формировании научных основ устойчивого существования вида и разработки фитосоциологических принципов и технологий сохранения редких видов *ex situ* и *in situ* освещены недостаточно широко (Сингх, Самант, 2020) и в условиях Дагестана в данной работе будут рассмотрены впервые.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Можжевельник многоплодный (*Juniperus polycarpus* C. Koch) — вид древесных чешуйчатых можжевельников секции *Sabina* семейства Cupressaceae, двудомное дерево высотой 10–12 м, с густой конусовидной или широкопирамидальной кроной. Побеги короткие, толстоватые, с плотно прижатыми, слегка килеватыми притупленными листьями (2–3 в мутовке), с овальной вздутой железкой; шишки одиночные или группами, черносиние с сизым налетом, 8–10 мм в диаметре, чешуек 4–6, на верхушке у незрелых плодов с более или менее выдающимися бородавчато-гребневидными выростами. (Деревья и кустарники СССР ..., 1949). Произрастает на сухих каменистых склонах, преимущественно южной экспозиции, от нижнего до верхнего горного пояса, верхний предел его распространения отмечен на высоте 1800 м.

Родиной можжевельника многоплодного является Кавказ — Дагестан, Восточное и южное Закавказье, Турция, Западный Иран, Ливан (Деревья и кустарники СССР ..., 1949; Adams et al., 2016).

В Дагестане можжевельник многоплодный имеет дизъюнктивный ареал и представлен двумя изолированными популяциями: предгорной и высокогорной (Садыкова и др., 2013).

В предгорьях встречается в Талгинском ущелье, в Казбековском районе, на западном склоне хр. Надырбег, прилегающем к р. Сулак вдоль Митатлинского водохранилища, в Карабудахкентском районе — на южных отрогах хребта Чонкатау и северных отрогах хребта Шамхалдаг близ с. Губден.

Талгинское ущелье, или ущелье Истису-Кака (памятник природы), расположено на юго-западе, в 20 км от г. Махачкалы, у основания г. Куркуртбаш. Протяженность ущелья составляет около 4 км, оно частично изолировано от морских воздушных потоков хребтом Каратебе (рис. 1).

Географическое местоположение, геологическая история и особенности микроклиматических условий Талгинского ущелья способствовали формированию эндемичной флоры и сохранению реликтов, что позволяет считать его естественным рефугиумом для данных элементов. Всего здесь представлено 525 видов сосудистых растений из 299 родов и 74 семейств, что составляет 16.3% от всей флоры Дагестана (Магомедова, Гасанова, 2014).

Доминирующими сообществами являются дубняки (*Quercus petraea* L. ex Liebl., *Q. pubescens* Willd.) и арчовники с участием можжевельника многоплодного и можжевельника длиннохвойного (*J. oblonga* Bieb.). Сообщества с участием можжевельника многоплодного представляют особую ценность как сообщества третичного периода, а сам можжевельник многоплодный — как эдификатор, определяющий специфику фиторазнообразия.

Можжевельниковые редколесья занимают площадь 80 га и приурочены к склонам южных и северных экспозиций с крутизной от 5 до 50°С на высотах от 400 до 650 м над ур. м. Почвы от светло-каштановых до коричневых, в зависимости от высотного уровня, сформированы на мелко- и среднеобломочных известняках со скалистыми выходами до 30%.

Основной тип сообществ — арчовник кустарниково-разнотравный на склонах северной экспозиции и арчовник разнотравно-злаковый на склонах южной экспозиции (Садыкова, Нешатаева, 2020).

В ассоциации *Juniperetum polycarpi fruticulosovariorbosum* (арчовник кустарниково-разнотравный) в древесном ярусе с доминированием можжевельника многоплодного единично встречается сумах дубильный (*Rhus coriaria* L.). Сомкнутость крон древесного яруса 0.22–0.30, кустарникового — 0.20–0.30. В кустарниковом ярусе доминирует спирея зверобоелистная (*Spiraea hypericifolia* L.), содоминирует можжевельник длиннохвойный. Травяно-кустарниковый ярус развит слабо, проективное покрытие не превышает 30–42%. В условиях большей мезофитности северных склонов хорошо развит моховой ярус (проективное покрытие до 50%).

В можжевельниковых редколесьях южных склонов, в ассоциации *Juniperetum polycarpi variorbosograminosum* (арчовник разнотравно-злаковый) в разреженном древостое (0.15–0.35) участвует сумах дубильный (сомкнутость 0.025–0.06), единично отмечены каркас кавказский (*Celtis caucasica* Willd.) и груша иволжистая (*Pyrus salicifolia* Pall.). Кустарниковый ярус развит слабо (покрытие от 0.03 до 0.15). Покрытие травяно-кустарникового яруса составляет 30–85%. Моховой ярус отсутствует.

Всего в ценопопуляции проанализировано 326 деревьев, для которых определена высота кроны, высота нижней границы кроны, диаметр ствола у основания и на высоте груди, диаметр кроны, уровень жизненности (категория витальности), календарный возраст, их онтогенетическое состояние, уровень семеношения у женских особей, пораженность. Возраст учтенных растений можжевельника многоплодного определяли через индекс, полученный путем подсчета годич-

ных колец на 20 кервах, взятых при помощи бурава “Haglof” у различных по диаметру особей, и вычисленного как отношение количества годичных колец к диаметру ствола (Асадулаев, Садыкова, 2011).

Среднее значение возрастного индекса ствола растений данной популяции составило $I = 16.2$ при точности опыта в 7%.

Группирование особей по календарному возрасту проведено путем вычисления классового интервала по формуле:

$$R = \frac{X_{\max} - X_{\min}}{K},$$

который составил 50 лет, где $K = 5 \lg N$. Такой интервал имеет и физиологический смысл, связанный с вступлением деревьев можжевельника многоплодного в фазу семеношения в 40–50 лет (Григорян, 1976).

Категория жизненного состояния деревьев определялась на основе комплекса количественных и качественных признаков: доли сухих ветвей, плотности кроны, цвета хвои, степени повреждения паразитами, степени семеношения и т.д. Выделены 5 категорий жизненного состояния по шкале В.А. Алексеева (1989): I — усохшие деревья, II — усыхающие деревья с сильным повреждением, III — ослабленные деревья с усыханием отдельных ветвей и незначительным хлорозом, IV — особи хорошего состояния, V — неугнетенные (здоровые) особи.

Для оценки семеношения применена глазомерная пятибалльная шкала В.Г. Каппера, использованная для оценки отдельных особей: 0 — шишкоягоды отсутствуют; 1 — низкий уровень семеношения, шишкоягоды встречаются единично; 2 — слабое; 3 — среднее; 4 — хорошее; 5 — обильное семеношение.

Согласно общепринятой классификации жизненный цикл многолетних семенных растений делится на 4 периода: латентный, предгенеративный, генеративный и сенильный.

При определении стадий онтогенеза за основу была принята классификация Т.А. Работнова (1950) с дополнениями и уточнениями А.А. Уранова.

В выделении онтогенетических состояний особей можжевельника многоплодного идентифицирующими показателями являются биоморфологическая конструкция кроны, индекс биометрических показателей кроны, общее жизненное состояние, пораженность, семеношение и качественные характеристики самих побегов и листьев (игельчатость, или чешуйчатость хвои, цвет хвои, ажурность, или изреженность кроны).

Латентный период длится с момента созревания семян до начала их прорастания. Зрелые семена можжевельника многоплодного коричне-

вые (от светло- до темно-бурых), матовые, яйцевидно-овальные, ребристые, однобоко вогнутые. Размеры и масса семян сильно варьируют в разных ценопопуляциях: длина составляет 4.0–5.5 мм, ширина — 2.1–2.6 мм, масса семени достигает 4.0–5.5 мг (Садыкова, Асадулаев, 2016).

К предгенеративной группе отнесены здоровые особи высокого и хорошего уровня жизнеспособности, находящиеся в стадии активного роста и не вступившие в фазу семеношения. Внутри группы молодые растения разделены по биоморфологическим параметрам: высоте, степени разветвленности, сформированности габитуса и игольчатости. В первые годы жизни хвоя у особей можжевельника многоплодного игольчатая. Установлено, что игольчатые листья сохраняются на растении до 10–12-летнего возраста (Иванова, 1946).

Стадия проростка предгенеративного периода не оценивалась нами в связи с тем, что при большом числе неблагоприятных факторов возможна их гибель до перехода в следующую стадию, а также с общей непродолжительностью этой стадии.

Ювенильные особи — одноосные неветвящиеся растения, с началом ветвления особи переходят в имматурное состояние.

Переход из стадии проростка в ювенильную стадию также может быть упущен в связи с тем, что в пазухах хвои проростков, начиная со второй и третьей мутовки, закладываются и развиваются боковые почки. То есть в связи с ускоренным прохождением ювенильного возрастного состояния и быстрым переходом проростков в имматурное состояние, ювенильные и имматурные особи объединены в одну группу.

В имматурном состоянии растения активно развиваются и ветвятся. Продолжительность этого периода зависит как от функциональных особенностей организма, так и от ценотических условий произрастания.

В виргинильном состоянии особи приобретают габитус взрослого растения, но еще не переходят в фазу семеношения. Крона правильной конусовидной формы, хвоя в основном или полностью чешуевидная.

Растения генеративного периода идентифицируются по уровню семеношения и биоморфологической конструкции кроны, ее индексных показателей. Особи с обилием микро- и макростробилов и высоким уровнем жизнеспособности, без поражений отнесены к зрелому генеративному состоянию. Молодые и поздние генеративные особи с незначительным семеношением различались биоморфологической конструкцией кроны, ее качественными характеристиками — изреженностью кроны. В молодом генеративном состоянии формируется островершинная конусовидная крона, а в позднем генеративном состоянии форма

становится туповершинной ширококонусной за счет снижения ростовой активности верхушечных побегов. Наблюдается отмирание отдельных побегов в верхней и средней частях кроны, увеличивается число отмерших нижних скелетных ветвей.

К субсенильным особям постгенеративного периода отнесены особи без генеративных органов, низкого уровня виталитета, пораженные, с рыхлой конструкцией кроны, формирующейся за счет увеличения доли оголенных ветвей во внутренней части кроны.

Статистическая обработка полученных данных проведена с использованием программы Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки возрастного состава ценопопуляции можжевельника многоплодного все учетные особи прежде всего сгруппированы по возрастным состояниям с определением их численного соотношения.

Установлено, что в целом в популяции преобладают молодые особи. Количество растений предгенеративного периода в 1.5 раза превышает количество особей генеративного и постгенеративного состояний. До 59.5% от общего числа особей отнесены к предгенеративной группе. Особей генеративного состояния несколько меньше — 39.3%, из которых более половины (87 из 128) отнесены к группе молодых генеративных особей (g1), количество особей зрелых (g2) и поздних (g3) генеративных состояний почти равное (22 и 19 соответственно). Число растений субсенильного состояния составляет 1.2%. Сенильные особи в популяции отсутствуют.

Каждому возрастному состоянию соответствуют определенные статистические параметры учетных признаков (табл. 1).

В популяции отмечается максимальное число ювенильных и имматурных особей, при этом в виргинильном состоянии их число сокращается почти на треть.

Отмирание ювенильных и имматурных растений, возможно, связано с их большей уязвимостью в условиях сухости воздуха в летний период (300–400 мм) и прямого солнечного излучения при низкой сомкнутости крон (0.15) древесного яруса на отдельных участках. Продолжительность жизни ювенильных и имматурных особей в среднем составляет 7.7 лет (CV 101.8%).

Максимальный календарный возраст виргинильных особей достигает 105 лет (CV 60.8%). Средняя высота деревьев составляет 1.2 м (CV 39.2%), диаметр — 0.9 м (CV 43.2%). Значительный разброс минимальных и максимальных значений параметров деревьев связан как с микроусловиями среды, так и с календарной неоднородностью

Таблица 1. Биометрические показатели особей различных онтогенетических состояний в предгорной ценопопуляции можжевельника многоплодного в Дагестане

Возрастное состояние	Статистический показатель	Высота куста, м	Диаметр основания ствола, м	Диаметр кроны, м	Возраст, лет	N
j-im	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0.3 ± 0.01	1.0 ± 0.09	0.28 ± 0.01	7.7 ± 0.74	113
	CV,%	49.2	101.8	40.8	101.8	
	min-max	0.07-0.58	0.1-8	0.01-0.55	1-65	
v	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	1.2 ± 0.05	4.1 ± 0.29	0.9 ± 0.04	33.3 ± 2.3	81
	CV,%	39.2	60.8	43.2	60.8	
	min-max	0.5-2.5	0.2-13.0	0.1-2.0	2-105	
g1	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2.89 ± 0.16	12.9 ± 1.17	2.15 ± 0.13	104.7 ± 9.4	87
	CV,%	51.3	69.8	54.9	69.8	
	min-max	0.7-8.0	2.3-35.0	0.7-7.0	18.6-283.5	
g2	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2.92 ± 0.21	23.3 ± 1.85	3.3 ± 0.18	188.6 ± 15.0	22
	CV,%	34.3	29.8	26.1	29.8	
	min-max	1.3-5.0	10.0-35.0	1.8-5.0	81-284	
g3	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	3.2 ± 0.30	23.2 ± 2.0	5.4 ± 0.36	187.7 ± 16.3	19
	CV,%	40.1	21.2	29.4	21.2	
	min-max	1.8-6.0	17.0-30.0	3.5-10.0	138-243	
Ss	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	1.0 ± 0.15	4.3 ± 1.3	1.2 ± 0.07	34.4 ± 10.7	4
	CV,%	31.6	61.9	11.8	61.9	
	min-max	0.5-1.1	2.0-8.0	1.0-1.3	16-65	

внутри групп. В нормальных условиях крона правильной конусовидной формы, хвоя в основном или полностью чешуевидная. В горах в условиях затенения (под склонами) стволы деревьев сильно вытянуты, высота деревьев в разы превалирует над их диаметром, индекс кроны намного больше единицы ($1 < 3$), отсутствуют признаки вступления в генеративную фазу.

В ценопопуляции отдельные особи образуют шишкоягоды уже в 16-летнем возрасте, для других период вступления в генеративную фазу может растянуться до 100 лет. Как раннее, так и позднее вступление в генеративное состояние, возможно, также обусловлено несоответствием условий местопроизрастания экологическим предпочтениям вида по ряду абиотических факторов.

Календарный возраст молодых генеративных особей варьирует в пределах 18–284 лет, высота кроны – от 0.7 до 8 м, диаметр кроны – от 0.7 до 7 м. Очень высокий уровень изменчивости (CV – 51.3% – высота дерева, 69.8% – диаметр дерева) по шкале С.А. Мамаева (1973) биометрических показателей особей молодого генеративного периода и их перекрытие между другими онтогенетическими состояниями связаны с экологическими особенностями мест произрастания деревьев, а также с физиологической незрелостью биоморфологически сформированных деревьев и т.д. То

есть не всегда биоморфологические показатели кроны, тип хвои могут однозначно характеризовать возрастное состояние растений. У деревьев высокого уровня виталитета с габитусом взрослого растения возможно наличие игольчатой хвои и отсутствие шишкоягод и, напротив, у особей с биоморфологическими показателями, характерными для предгенеративной группы, отмечается обильное плодоношение.

В зрелом генеративном состоянии (g2) отмечается стабилизация изменчивости биометрических показателей особей. Коэффициент вариации снижается: для высоты деревьев CV 34.3%, для диаметра кроны CV 26.1%. Индексные значения биометрических показателей (отношение высоты к диаметру кроны) для g2 группы особей меньше единицы (0.9), что указывает на снижение ростовой активности верхушечных побегов. Крона особей зрелого генеративного состояния приобретает туповершинную ширококонусную форму. Диаметр ствола у основания почти в 2 раза больше аналогичного показателя в молодом генеративном состоянии, следовательно, календарный возраст особей соответствует их онтогенетическому состоянию. Возраст особей колеблется от 81 до 284 лет.

Взрослые особи со слабым семеношением и низким уровнем виталитета составляют группу

особей позднего генеративного состояния (g3). Максимальный возраст особей этой группы 243 года. Средняя высота особей 3.2 м (CV 40.1%), диаметр — 5.4 м (CV 21.2%). Максимальное значение диаметра кроны достигает 10 м. Индекс кроны (0.6) демонстрирует отсутствие ростовой активности верхушечных побегов. У особей начинают проявляться признаки процессов старения: снижается активность семеношения, снижается прирост боковых ветвей, происходит отмирание отдельных побегов в верхней и средней частях кроны, увеличивается число отмерших нижних скелетных ветвей. Крона приобретает раскидистую куполообразную и полушаровидную формы, у поврежденных экземпляров она становится разреженной, неоформленной.

Субсенильного состояния особи в оптимальных условиях среды достигают через прохождение всех стадий онтогенеза. В таких условиях особи имеют высокий порядок ветвления, снижение виталитета у них связано с естественным процессом старения организма. От генеративных особей они отличаются уменьшением высоты из-за искривления и даже полегания ствола, который может иметь большой диаметр и обычно разрушен гнилями. Крона фрагментарная из-за усыхания большей части ветвей.

В критических (неблагоприятных) условиях под влиянием отдельных факторов (биотических или абиотических) возможно выпадение некоторых стадий онтогенеза. В таких условиях у особей, угнетенных и ослабленных болезнями и паразитами, с низким уровнем жизнеспособности, наблюдается преждевременное фрагментарное усыхание части кроны, несмотря на небольшой порядок ветвления и незначительные биоморфологические показатели. В литературе такое состояние особей называют также квазисенильным (Смирнова, 1984).

В данной популяции возраст субсенильных особей 16–65 лет, высота и диаметр кроны 1.0 м (CV 31.6%) и 1.2 м (CV 61.2%) соответственно, диаметр ствола у основания 4.3 см. Особи с низким уровнем виталитета с признаками усыхания. То есть в популяции отмечается преждевременное старение особей.

Максимальный календарный возраст особей можжевельника многоплодного в изученной ценопопуляции составил 284 года со следующим распределением по группам возрастов: 72.4% — до 50 лет, 12% особей — 50–100 лет, 4.7% — 100–150 лет, 3.6% — 150–200 лет, 5.8% — 200–250 лет и 1.5% — старше 250 лет, что имеет правостороннюю асимметрию с максимумом на группе молодых особей возрастом до 50 лет и диапазоном возраста, близким к максимуму для вида.

В целом распределение особей по календарному возрасту и онтогенетическим состояниям имеет сходные линии аппроксимации с правосторонней

Таблица 2. Виталитетный спектр для особей можжевельника многоплодного разных стадий онтогенеза (%)

Возрастное состояние	Уровень виталитета				
	1	2	3	4	5
j	0	0.4	3.6	31.3	6.2
v	0	0	4.7	12.8	10.6
g1	0	0.4	1.5	9.5	10.2
g2	0	0	1.1	2.6	1.5
g3	0	0	0	1.5	0.7
ss	0	0	1.1	0.4	0

асимметрией, что характеризует ценопопуляцию как абсолютно разновозрастную, стационарную (стабильную, способную к длительному самоподдержанию) (рис. 2).

Виталитетная структура ценопопуляции в целом благоприятная. Доля особей низкого уровня жизнеспособности незначительная (12.0% — 3 балла, 0.7% — 2 балла), 87.2% имеют высокий уровень виталитета (5 баллов — 29.2%, 4 балла — 58.0%).

При этом виталитетная структура ценопопуляций может быть оценена исходя из анализа виталитетной структуры особей разных стадий онтогенеза, отражающего разнообразие экологических взаимосвязей и закономерные физиологические процессы. Так, ювенильные, имматурные и виргинильные особи имеют более низкий уровень жизнеспособности в силу неустойчивости в конкурентных взаимоотношениях с другими видами и угнетения молодыми и зрелыми генеративными особями. Снижение физиологической активности у особей позднего генеративного и субсенильного состояний также ведет к увеличению числа особей с низким уровнем жизнеспособности в ценозе (табл. 2).

Плохое состояние как молодых, так и взрослых особей может быть связано с пораженностью их частей ржавчиной, возбудителем которой является грибок рода *Gymnosporangium* R. Hedw. ex DC. Число пораженных особей в популяции достигает 27.6%.

Таким образом, талгинская ценопопуляция можжевельника многоплодного отражает тенденцию развития и возрастной спектр предгорной популяции в целом. Здесь и на дубкинско-миатлинском участке преобладают особи предгенеративного периода и молодого генеративного состояния. Онтогенетический спектр в обеих ценопопуляциях полночленный, с правосторонним трендом. Немного отличается ценопопуляция можжевельника многоплодного центральной части Предгорного Дагестана (на склонах гор Чонкатау и Шамхалдаг), где доминируют особи молодого и зрелого генеративных состояний. Ценопопуляция полночленная, динамически устойчивая, способная к возобновлению за счет достаточного (17%) числа особей предгенеративного состояния. Онтогенетический

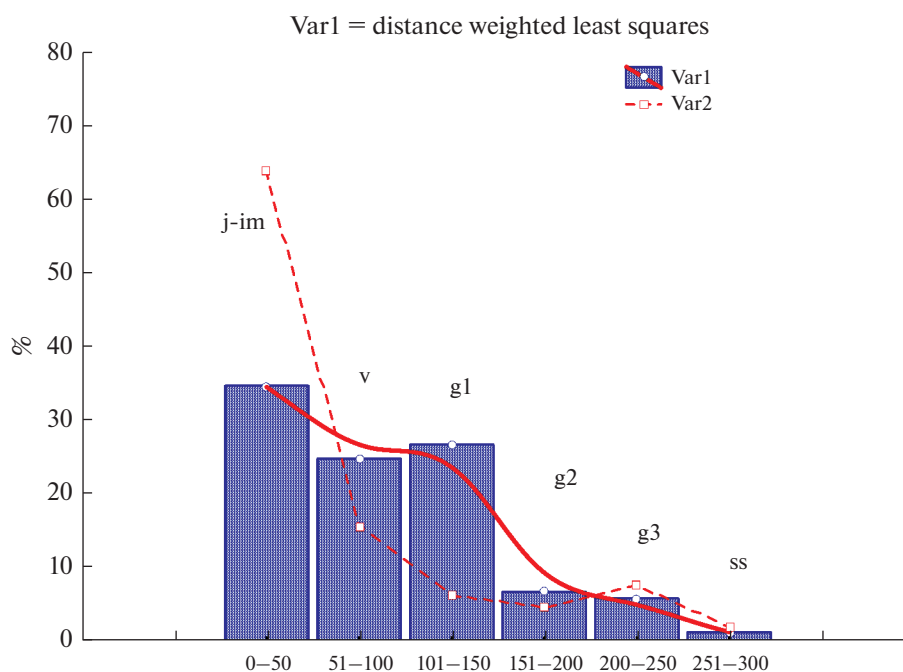


Рис. 2. Распределение особей *J. polycarpus* предгорной популяции по календарному возрасту и возрастному состоянию. *Примечание:* Распределение особей по онтогенетическим состояниям на графике не соответствует классам абсолютных возрастов и необходимо рассматривать независимо от них.

спектр имеет кривую, близкую к нормальному распределению с небольшим правосторонним трендом (Садыкова, Амирханова, 2018).

Однако для талгинской ценопопуляции отмечается максимальное значение индекса регенерации (соотношение предгенеративных и генеративных особей) — 1.5, в дубкинско-миатлинской ценопопуляции индекс ниже — 0.9, в губденской ценопопуляции значение индекса наименьшее — 0.3. То есть возобновляемость талгинской популяции выше в 3–5 раз.

Снижение индекса регенерации для вида можжевельник высокий (*J. excelsa* M. Bieb.) в странах Средиземноморья некоторые авторы связывают как с высотной поясностью произрастания популяций, так и с образованием пустых семян вследствие инбридинговой депрессии, характерной для хвойных (Kormutak, Lingren, 1996; Williams, Savolainen, 1996) из-за низкой плотности репродуктивных деревьев, старения популяции или ее географической изоляции (Douaihy et al., 2011).

В предгорных дагестанских ценопопуляциях значение индекса регенерации, возможно, также имеет связь с особенностями микроклиматических условий среды и комплексом экологических факторов. Так, в условиях мезофильного (ксеро-мезофильного) разнотравья талгинской ценопопуляции плотность особей можжевельника многоплодного составляет 815 шт. на 1 га. Наличие в Талгинском ущелье кустарниково-мезофитнотравных

арчовников с участием в травяном ярусе мезофитов: звездчатки средней (*Stellaria media* (L.) Vill.), барвинка травянистого (*Vinca herbacea* Waldst. & Kit.), василька фригийского (*Centaurea phrygia* L.) и др., и развитого мохового покрова связано с благоприятным географическим положением Талгинского ущелья (близостью к Каспийскому морю, что способствует поступлению влажных воздушных масс). Ландшафтные и микроклиматические особенности Талгинского ущелья определяют не только разнообразие местообитаний, наличие здесь эндемичных видов, но и специфику можжевельниковых сообществ. Выделение на склонах различных экспозиций двух субассоциаций связано с особенностями местообитаний, различающихся на противоположных склонах.

Низкая плотность можжевельника многоплодного в губденской ценопопуляции (293 особи на 1 га) связана со значительной аридностью местообитаний, расчлененным рельефом и изолированностью этой территории антиклинальными складками горных хребтов и формированием нисходящих воздушных потоков, препятствующих конденсации водяных паров (Гурлев, 1972). Здесь можжевельник многоплодный произрастает в кустарниково-ксерофитнотравных сообществах, которые характеризуются участием в развитом подлеске ксерофитных листопадных кустарников и колючеподушечников, преобладанием в травяном ярусе степных ксерофитов и участием элементов томиляров.

В дубкинско-миатлинской ценопопуляции (плотность особей 755 шт. на 1 га) можжевельник многоплодный описан в ксерофитнокустарниковых сообществах на северных и северо-восточных склонах. Здесь на склонах северных экспозиций формируются относительно более мезофильные местообитания, что способствует развитию подлеска, однако с увеличением крутизны склонов сомкнутость кустарникового яруса уменьшается. Сообщества характеризуются развитым полидоминантным подлеском, образованным ксерофильными кустарниками, а также преобладанием степных ксерофитов в травяном ярусе.

То есть комплекс абиотических факторов, изменяющихся вдоль высотного градиента и по экспозициям склонов, является определяющим как при смене доминантов в сообществах можжевельниковых редколесий, при смене типов растительности высотных поясов (предгорные арчовники сменяются широколиственными лесами: на дубкинско-миатлинском участке — смешанным дубово-грабовым лесом с участием граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.), боярышника восточного (*Crataegus orientalis* Pall. ex M. Bieb.), дуба скального (*Quercus petraea* subsp. *petraea*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), клена полевого (*Acer campestre* L.) и др., на талгинском и губденском участках — поясом дубовых лесов), так и в возобновлении и самоподдержании популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ценопопуляция редкого и охраняемого вида можжевельника многоплодного в Талгинском ущелье — одна из трех ценопопуляций Предгорного Дагестана, насчитывающая около 7 тыс. особей (Садыкова и др., 2013). Возрастная структура талгинской ценопопуляции проанализирована на 326 особях. Онтогенетический спектр ценопопуляции нормальный, полночленный, с преобладанием особей предгенеративных (59.5%) и генеративных (39.3%) возрастных состояний.

Календарный возраст особей достигает 284 лет, при этом 72.4% особей до 50 лет. Для ценопопуляции отмечается максимальное значение индекса регенерации (1.5). Для молодых особей установлен календарный диапазон возрастов вступления в фазу семеношения (12–105 лет). Наблюдается совпадение спектров абсолютных возрастов и онтогенетических состояний с характерным правосторонним трендом.

Виталитетная структура отражает высокий уровень жизнестойкости особей в ценопопуляции (5 баллов — 29.2%, 4 балла — 58.0%). Виталитетная оценка особей разных стадий онтогенеза отражает разнообразие экологических взаимосвязей и закономерные естественные процессы.

Сообщества с участием можжевельника многоплодного в Талгинском ущелье представляют собой уникальные растительные сообщества, включающие много эндемичных и реликтовых видов, и, несмотря на то, что Талгинское ущелье имеет статус памятника природы, здесь ведется активная разработка месторождений известняка, щебня и камня для строительных целей. В связи с чем для талгинской ценопопуляции и в целом для дагестанских популяций можжевельника многоплодного, произрастающих на территории республики на крайних северных пределах распространения вида, необходим комплекс специальных мероприятий по охране и контролю за состоянием популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- 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.
- Григорян А.А. Материалы Первого Всесоюзного совещания по “арчевой проблеме”. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. 211 с.
- Гурлев А.И. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Дагучпедгиз, 1972. 105 с.
- Деревья и кустарники СССР. Голосеменные. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1. 463 с.
- Иванова А.В. О морфологических и систематических особенностях чешуйчатых можжевельников Армении // Известия академии наук Армянской ССР. 1946. № 7. С. 17–31.
- Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А., 2020. 800 с.
- Магомедова М.А., Гасанова О.О. Анализ флористических комплексов в ландшафтах Талгинского ущелья аридных предгорий Дагестана // Естественные и математические науки в современном мире: сб. ст. по матер. XV междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск: СибАК, 2014. № 15. С. 154–160.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.—Л., 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Садыкова Г.А., Амирханова Н.А. Возрастная структура предгорной популяции *Juniperus polycarpus* в Дагестане // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2017. № 4. С. 44–49.
- Садыкова Г.А., Асадулаев З.М. Межпопуляционная изменчивость признаков генеративных органов *Juniperus polycarpus* С. Koch в Дагестане // Поволжский экологический журн. 2016. № 2. С. 222–229.
- Садыкова Г.А., Асадулаев З.М., Алиев Х.У. О статусе краснокнижных видов *Juniperus* L. в Дагестане // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна: Труды

ды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 3. С. 48–49.

Садыкова Г.А., Нешатаева В.Ю. Редколесья *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* в Предгорном Дагестане // Ботанический журн. 2020. № 2. Т. 105. С. 179–195.

Сингх А., Самант С.С. Популяция и структура сообществ *Juniperus polycarpus* К. Koch под влиянием климатических изменений в холодной пустыне Гималаев (Индия) // Аридные экосистемы. 2020. Т. 26. № 1(82). С. 21–32.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–225.

Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 131 с.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Adams R.P., Armagan M., Boratynski A., Douaihy B., Dagher-Kharrrat M.D., Farzaliyev V., Gucel S., Mataraci T., Tashev A.N., Schwarzbach A.E. Evidence of relictual introgression or incomplete lineage sorting in nrDNA of *Juniperus excelsa* and *J. polycarpus* in Asia Minor // Phytologia. 2016. V. 98. № 2. P. 146–155.

Douaihy B., Vendramin G., Boratynski A., Machon N., Bou Dagher-Kharrrat M. High genetic diversity with moderate differentiation in *Juniperus excelsa* from Lebanon and the eastern Mediterranean region // AoB PLANTS. 2011. plr003. P. 1–14.

Hojjati F., Kazempour-Osaloo Sh., Adams R.P., Assadi M. Molecular phylogeny of *Juniperus* in Iran with special reference to the *J. excelsa* complex, focusing on *J. seravschanica* // Phytotaxa. 2018. V. 375. № 2. P. 135–157.

Kartoolinejad D., Moshki A. Changes in *Juniperus polycarpus* community in response to physiographical factors (Hezarmasjed Mountain, Iran) // Austrian J. Forest Science. 2014. V. 131. № 4. P. 215–232.

Kormutak A., Lindgren D. Mating system and empty seeds in silver fir (*Abies alba* Mill.) // Forest Genetics. 1996. V. 3. № 4. P. 231–235.

Fisher M., Gardner A. S. The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* woodland in the northern mountains of Oman // Vegetatio. 1995. V. 119. № 1. P. 33–51.

Mohammadi Zade M., Kiadaliri H., Etemad V., Mehregan I., Azizinezhad R. Seed viability changes during fruit ripening of *Juniperus polycarpus*: implications for seed collection // Egyptian J. Botany. 2018. V. 58. № 3. P. 437–444.

Williams C.G., Savolainen O. Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy // Forest Science. 1996. V. 42. № 1. P. 102–117.

Persian Juniper Cenopopulations Structure in the Talginskoye Gorge of Piedmont Dagestan

G. A. Sadykova*

Mountain Botanical Garden, Dagestan Research Centre of the RAS, Gadzhiev st., 45, Makhachkala, 367000 Russia

*E-mail: sadykova_gula@mail.ru

In Piedmont Dagestan, in the Talginskoye gorge, the age and ontogenetic structure of the rare arboreal juniper species' (*Juniperus polycarpus* C. Koch) cenopopulation was studied. The trees' age was determined using the ratio of the growth rings number to the trunk's radial growth, their age conditions were assessed based on both their size and their biomorphology, their level of generative specimens productivity and degree of infestation, if present. The area occupied by the cenopopulation and its numbers have been established. Biometric indicators, absolute age of plants on various aging stages, their quantitative ratio, as well as sexual and vitality structure were determined. In general, the cenopopulation was assessed as full, young, with a predominance of pre-generative and young generative individuals.

Keywords: cenopopulations, *Juniperus polycarpus* C. Koch, age structure, ontogenetic structure, sexual structure, Piedmont Dagestan, Talginskoye gorge.

REFERENCES

Adams R.P., Armagan M., Boratynski A., Douaihy B., Dagher-Kharrrat M.D., Farzaliyev V., Gucel S., Mataraci T., Tashev A.N., Schwarzbach A.E., Evidence of relictual introgression or incomplete lineage sorting in nrDNA of *Juniperus excelsa* and *J. polycarpus* in Asia Minor, *Phytologia*, 2016, Vol. 98, No. 2, pp. 146–155.

Alekseev V.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.

Asadulaev Z.M., Sadykova G.A., *Strukturnaya i resursnaya otsenka prirodnikh populyatsii mozhzhevel'nika prodolgovotogo (Juniperus oblonga Bieb.) v Dagestane* (Structural and resource assessment of natural populations of *Juniperus oblonga* Bieb. in Dagestan), Makhachkala: Nauka DNTs, 2011, 216 p.

Derev'ya i kustarniki SSSR. Golosemennye (Trees and shrubs of the USSR. Gymnosperms), Moscow–Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1949, Vol. 1, 464 p.

Douaihy B., Vendramin G., Boratynski A., Machon N., Bou Dagher-Kharrrat M., High genetic diversity with moderate differentiation in *Juniperus excelsa* from Lebanon and

- the eastern Mediterranean region, *AoB PLANTS*, 2011, plr003, pp. 1–14.
- Fisher M., Gardner A.S., The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* woodland in the northern mountains of Oman, *Vegetatio*, 1995, Vol. 119, No. 1, pp. 33–51.
- Grigoryan A.A., *Materialy Pervogo Vsesoyuznogo soveshchaniya po "archovoi probleme"* (Materials of the First All-Union Conference on the "juniper problem"), Erevan: Izd-vo AN ArmSSR, 1976, 211 p.
- Gurlev A.I., *Prirodnye zony Dagestana* (Natural zones of Dagestan), Makhachkala: Daguchpedgiz, 1972, 105 p.
- Hojjati F., Kazempour-Osaloo Sh., Adams R.P., Assadi M., Molecular phylogeny of *Juniperus* in Iran with special reference to the *J. excelsa* complex, focusing on *J. seravschanica*, *Phytotaxa*, 2018, Vol. 375, No. 2, pp. 135–157.
- Ivanova A.V., O morfologicheskikh i sistemicheskikh osobennostyakh cheshuichatykh mozhzhevel'nikov Armenii (On the morphological and systematic features of the scaly junipers of Armenia), *Izvestiya akademii nauk Armyanskoi SSR*, 1946, No. 7, pp. 17–31.
- Kartoolinejad D., Moshki A., Changes in *Juniperus polycarpus* community in response to physiographical factors (Hezarmasjed Mountain, Iran), *Austrian J. Forest Science*, 2014, Vol. 131, No. 4, pp. 215–232.
- Kormutak A., Lindgren D., Mating system and empty seeds in silver fir (*Abies alba* Mill.), *Forest Genetics*, 1996, Vol. 3, No. 4, pp. 231–235.
- Krasnaya kniga Respubliki Dagestan*, (Red Book of the Republic of Dagestan), Makhachkala: Tipografiya IP Dzhamaludinov M.A., 2020, 800 p.
- Magomedova M.A., Gasanova O.O., Analiz floristicheskikh kompleksov v landshaftakh Talginskogo ushel'ya aridnykh predgorii Dagestana (Analysis of floral complexes in landscapes of the ravin Talginskoe in Daghestan arid foothills), *Estestvennye i matematicheskie nauki v sovremennom mire* (Natural and mathematical sciences in the modern world), Novosibirsk, Proc. of XV International Sci.-Pract. Conf., Novosibirsk: SibAK, Vol. 15, pp. 154–160.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii* (Forms of intraspecific variability of woody plants), M.: Nauka, 1973, 284 p.
- Mohammadi Zade M., Kiadaliri H., Etemad V., Mehregan I., Azizinezhad R., Seed viability changes during fruit ripening of *Juniperus polycarpus*: implications for seed collection, *Egyptian J. Botany*, 2018, Vol. 58, No. 3, pp. 437–444.
- Rabotnov T.A., Voprosy izucheniya sostava populyatsii dlya tselei fitotsenologii (Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology), *Problemy botaniki*, 1950, Vol. 1, pp. 465–483.
- Sadykova G.A., Amirkhanova N.A., Vozrastnaya struktura predgornoi populyatsii *Juniperus polycarpus* v Dagestane (Age structure of the foothill population of *Juniperus polycarpus* in Dagestan), *Botanicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*, 2017, No. 4, pp. 44–49.
- Sadykova G.A., Asadulaev Z.M., Aliev K.U., O statuse krasnokniznykh vidov *Juniperus* L. v Dagestane (On the status of the Red Data Book species of *Juniperus* L. in Dagestan), *Nauchnye osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseina* (Scientific foundations for the protection and rational use of the vegetation cover of the Volga basin), Tolyatti, Proc. of the XIII Congress of the Russian Botanical Society and Conf., Tolyatti: Kassandra, Vol. 3, pp. 48–49.
- Sadykova G.A., Asadulaev Z.M., Mezhpopyatsionnaya izmenchivost' priznakov generativnykh organov *Juniperus polycarpus* C. Koch v Dagestane (Interpopulation variability of signs of the generative organs of *Juniperus polycarpus* C. Koch (Cupressaceae, Pinopsida) in Dagestan), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2016, No. 2, pp. 222–229.
- Sadykova G.A., Neshataeva V.Y., Redkoles'ya *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* v Predgornom Dagestane (Juniper open woodlands (*Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus*) in Piedmont Dagestan), *Botanicheskii zhurnal*, 2020, Vol. 105, No. 2, pp. 179–195.
- Singh A., Samant S.S., Populyatsiya i struktura soobshchestv *Juniperus polycarpus* K. Koch pod vliyaniem klimaticheskikh izmenenii v kholodnoi pustyne Gimalayev (Indiya) (Population and community structure pattern of *Juniperus polycarpus* K. Koch with climate change effect in the cold desert trans Himalayan region, India), *Aridnye ekosistemy*, 2020, Vol. 26, No. 1(82), pp. 21–32.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I., Kvazisenil'nost' kak odno iz proyavlenii fitotsenoticheskoi tolerantnosti rastenii (Quasisenility as one of manifestations of phytocenotic tolerance of the plants), *Zhurn. obshchei biologii*, 1984, Vol. 45, No. 2, pp. 216–225.
- Uranov A.A., Voprosy izucheniya struktury fitotsenozov i vidovykh tsenopopulyatsii (Issues of studying the structure of phytocenoses and species coenopopulations), In: *Tsenopopulyatsii rastenii (razvitie i vzaimootnosheniya)* (Plant coenopopulations (development and relationships)), M.: Nauka, 1977, 131 p.
- Williams C.G., Savolainen O., Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy, *Forest Science*, 1996, Vol. 42, No. 1, pp. 102–117.
- Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S., Smirnova O.V., *Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii)* (Coenopopulations of plants (essays in population biology)), M.: Nauka, 1988, 183 p.