

УДК 630*228.6:582.475(235.222)

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ СТАРОВОЗРАСТНЫХ КЕДРОВНИКОВ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА

Е. Е. Тимошок¹, Е. Н. Тимошок¹ И. И. Гуреева²

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, пр. Академический, 10/3

² Национальный исследовательский Томский государственный университет
634050, Томск, пр. Ленина, 36

E-mail: timoshokee@mail.ru, ten80@mail.ru, gureyeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.02.2024 г.

Представлены результаты 23-летних исследований видового состава, вертикальной и горизонтальной структуры и экологических особенностей старовозрастных высокогорных кедровых (*Pinus sibirica* Du Tour) лесов, сохранившихся в долине р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай) на высотах 2160–2300 м н. у. м. и не подвергавшихся воздействию человека и пожаров на протяжении их существования. Исследования проводились на экологических профилях, заложенных на северном, западном и восточном склонах долины р. Актру. Для экологической оценки местообитаний использован метод стандартных экологических шкал Л. Г. Раменского – И. А. Цаценкина, реализованный в программно-информационном обеспечении IBIS. Всего на территории горно-ледникового бассейна Актру выявлено восемь вариантов старовозрастных кедровых лесов, характеризующихся значительными отличиями в составе и структуре кустарникового яруса и напочвенного покрова: три варианта в приледниковой зоне на северном склоне, два – на восточном и три – на западном. Наиболее богатым видовым составом сосудистых растений, мхов и лишайников характеризуются приледниковые кедровники на северном склоне – 46 видов сосудистых растений, 9 видов мхов и 5 видов напочвенных лишайников, в кедровниках западного склона обнаружено 32 вида сосудистых растений, 6 видов мхов и 3 вида лишайников, на восточном склоне – 26 видов сосудистых растений и 8 видов мхов. Всего в составе старовозрастных кедровников, где основное поколение деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), слагающего древесный ярус, имеет возраст более 400 лет, выявлено 104 вида сосудистых растений. Несмотря на приуроченность к разному типу почв (криоземы, маломощные подбуры, дерново-подбуры), леса характеризуются узким диапазоном увлажнения (четыре ступени) и активного богатства почв (две ступени). Исследование высокогорных лесов имеет высокую научную значимость для понимания особенностей их формирования и функционирования. Необходимость сохранения этих лесов обусловлена их редкостью, ненарушенностью и значительным возрастом деревьев.

Ключевые слова: высокогорные старовозрастные кедровники, видовое разнообразие, ценотическая структура, экологические шкалы, Алтае-Саянская горная система.

DOI: 10.15372/SJFS20240402

ВВЕДЕНИЕ

Старовозрастные леса представляют собой значимый объект, являющийся единственным источником информации о развитии и функционировании естественных лесных сообществ в отсутствии влияния человека и катастрофических природных воздействий. К настоящему вре-

мени доля старовозрастных лесов из-за длительной антропогенной деятельности повсеместно уменьшается (Шевченко и др., 2020). Изучению и охране еще не исчезнувших единичных массивов старовозрастных лесов, преимущественно хвойно-широколиственных и хвойных из разных видов-лесообразователей, уделяется особое внимание в Западной и Восточной Европе

с конца XX – начала XXI в. (Peterken, 1996; Линдхольм, 1999; Pullin, 2002; Angelstam et al., 2011; Smirnova et al., 2018; Вельмовский, Чибилев, 2019). На азиатской территории России старовозрастные леса до настоящего времени почти не изучались, нам известна одна работа, посвященная дальневосточным кедровым лесам из *Pinus koraiensis* Siebold., в которой в числе прочих рассматриваются и леса значительного возраста (Колесников, 1956), хотя в целом лесам, в частности горным южно-сибирским, посвящена весьма обширная литература. В разных районах исследованы флористический состав и типы лесов, экологические факторы размещения основных лесобразующих пород и их экологические особенности, особенности возобновления, роль климатических и фитоценологических факторов в формировании лесов. В результате были опубликованы обобщающие труды (Кумина, 1960; Крылов, Речан, 1965; Смагин и др., 1980; Крылов и др., 1983; Поликарпов и др., 1986; Данченко, Бех, 2010; и др.).

Определение старовозрастных (девственных) лесов впервые дал Б. А. Ивашкевич (1929): это насаждения вертикальной сомкнутости, неопределенно долго существовавшие и существующие без вмешательства человека, для которых характерны разновозрастность, периодичность естественного возобновления, групповое размещение деревьев и подроста по площади. В настоящее время девственными принято считать современные леса, достигшие стадии климакса и не подвергавшиеся воздействию антропогенных и природных разрушительных факторов или испытывающие только косвенное влияние человека (Комин, 2017), с возрастом последнего сильного нарушения в не менее 200–500 лет (Эколого-экономическое обоснование..., 2000). В отечественной ботанической и лесоведческой терминологии термину «старовозрастные леса» наиболее соответствует понятие «коренные леса» – финальная относительно устойчивая фаза естественного развития лесных сообществ, наиболее соответствующая экологическим условиям местности (Шмитхюзен, 2014).

Всемирным фондом дикой природы (WWF) составлен перечень более 200 экорегионов с очень высоким уровнем биологического разнообразия, в которых сосредоточено 90 % всех видов живых организмов («Global 200»). К одним из таких экорегионов отнесена Алтае-Саянская горная система, которая, наряду с Дальним Востоком и Кавказом, является приоритетным местом реализации экорегионального подхода

в деятельности Российского представительства Всемирного фонда дикой природы (Система..., 2001). Для сохранения таких экорегионов приоритетное значение имеют исследования уникальных сообществ, к которым с полной уверенностью можно отнести единичные фрагменты старовозрастных лесов, сохранившихся на территории Алтае-Саянской горной системы в Республике Алтай.

Согласно проведенным в 50–60-е годы XX в. исследованиям лесов Алтая (Кумина, 1960; Крылов, Речан, 1965), в Прителецком Алтае (800–1500 м н. у. м.) широко распространены кедровники из *Pinus sibirica* кустарничково-зеленомошные и разнотравно-папоротниковые, а на восточных, северных и западных хребтах Алтая (1800–2000 м н. у. м.) – ерничково-лишайниково-зеленомошные и разнотравные, в которых возраст кедр составляет 100–200, редко около 300 лет, при этом обнаружен только один массив (нижнее течение р. Кыга, 500 м н. у. м.) неморального кедрового леса с примесью пихты и мощным крупнотравно-папоротниковым наземным ярусом, где возраст отдельных деревьев кедр превышает 500 лет. Как справедливо отмечал Е. А. Жуков (2007), в большинстве лесных ландшафтов Алтае-Саянского региона все реже встречаются отдельные экземпляры старых деревьев кедр и лиственницы возрастом более 400 лет, в связи с чем отдельные лесные ландшафты с участками сохранившихся старовозрастных лесов, в древесном ярусе которых присутствуют экземпляры старых деревьев, представляют большой интерес.

В начале XXI в. в верховьях р. Актру (горно-ледниковый узел Биш-Иирду, Северо-Чуйский хребет) на абсолютных высотах более 2160 м были обнаружены кедровые леса, древесный ярус которых состоит из четырех поколений кедр: основного, возрастом 410–490 лет, второго – 220–360, третьего – 90–190; четвертого – 50–80 лет. В этих лесах встречаются единичные деревья кедр возрастом 650–730 и даже 830 лет (Бочаров, 2011; Тимошок и др., 2022; Timoshok et al., 2022). Выраженная разновозрастность древесного яруса, наличие окон возобновления, большого количества валежа кедр разной степени разложения и высокое флористическое разнообразие – 104 вида сосудистых растений (Тимошок и др., 2010), составляющее почти половину флоры кедровых лесов Республики Алтай (236 видов, Кумина, 1960), позволяют отнести эти леса к старовозрастным.

Цель настоящей работы – выявление видового богатства, ценотического и экологического своеобразия старовозрастных кедровников Северо-Чуйского хребта на верхнем пределе их распространения в Республике Алтай (2160–2300 м н. у. м.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объекта исследований были выбраны старовозрастные кедровники, произрастающие в наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта – горно-ледниковом узле Биш-Иирду, в верховьях р. Актру (50°05' с. ш., 87°45' в. д.). Горно-ледниковый узел находится в зоне высокогорного расчлененного рельефа, сложенного моренным чехлом разного возраста, в составе которого преобладают сильно дислоцированные серицито-хлоритовые сланцы. В долину спускаются морены ледников Малый и Большой Актру (Ледники..., 1987). Климат суровый высокогорный: среднегодовая температура –5.2 °С, среднесуточная температура июня – августа 8.7 °С; средняя многолетняя годовая сумма осадков 520 мм, около 75 % которых выпадает с мая по сентябрь (Севастьянов, 1998). Период вегетации короткий: дней с температурой выше 10 °С – 40–50, сумма активных температур на высоте 2150 м н. у. м. – около 600 °С, на верхней границе сомкнутых лесов (2300 м н. у. м.) – около 500 °С; относительная влажность воздуха высокая – около 70 %. В июле ночью температура нередко понижается до 0–4 °С, днем повышается до 15–18 °С; в июне и августе ночные температуры нередко отрицательные (до –5...–8 °С), дневные 14–15 °С. Средняя амплитуда суточного хода температуры воздуха в июне – августе около 12 °С. Такой контраст ночных и дневных температур в сочетании с высокой влажностью воздуха обуславливает высокую ночную конденсацию влаги.

Изучение старовозрастных кедровых лесов проводилось в течение 23 лет (1999–2021 гг.) на высотных экологических профилях, заложенных в нижних частях северного, западного и восточного склонов долины р. Актру от нижней (2160 м) до верхней (2300 м н. у. м.) границы их распространения. В обследованных кедровниках выполнено около 70 полных геоботанических описаний с детальной характеристикой древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Проективное покрытие каждого вида сосудистых растений,

мхов и напочвенных лишайников, каждого яруса и общее проективное покрытие растений (ОПП) оценивались в процентах, сомкнутость крон древесного яруса – в десятых долях от единицы, состав древесного яруса записан в виде формулы древостоя.

Для оценки местообитаний старовозрастных кедровников по важнейшим абиотическим факторам – увлажнению и активному богатству почв – геоботанические описания обработаны с помощью программно-информационного обеспечения исследований растительного покрова IBIS (Зверев, 2007), базирующегося на стандартных экологических шкалах Л. Г. Раменского – И. А. Цаценкина (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что уникальные старовозрастные кедровники сохранились в долине р. Актру выше обширных полей каменистых россыпей, что обеспечило их многовековую сохранность от пожаров. Ниже этих полей с высоты 2150 м н. у. м. в лесном поясе Северо-Чуйского хребта господствуют молодые лиственничники, восстановившиеся после пожаров середины – конца XIX в., зарегистрированных на этой территории в 1898 г. профессором В. В. Сапожниковым (1901).

На пологих (3–5°) северных склонах в приледниковой зоне на высотах 2200–2300 м н. у. м. выявлено три массива старовозрастных кедровников, разделенных молодыми моренами ледника Малый Актру. В современную регрессивную фазу малого ледникового периода эти массивы располагаются выше и ниже молодых морен этого ледника, во время значительных похолоданий климата и наступания ледника в течение малого ледникового периода, продолжавшегося на Алтае около 400 лет (с конца XIV до середины XIX в. (Окишев и др., 2000)) эти леса произрастали в непосредственной близости от него. В этих экологических условиях древесный ярус старовозрастных лесов сформирован только кедром (10К). В зависимости от особенностей мезорельефа и сомкнутости древесного яруса в приледниковых местообитаниях выделено три варианта кедровников: бруснично-баданово-зеленомошные, ерничково-злаково-лишайниково-зеленомошные и ерничково-зеленомошные.

Кедровники бруснично-баданово-зеленомошные со средней сомкнутостью древесного яру-

са (0.4–0.5) приурочены к вершинам и склонам каменистых грив. В их составе отмечено наибольшее число видов сосудистых растений – 39, 8 видов мхов и 3 вида напочвенных лишайников. Редкие кустарники: *Betula rotundifolia* Spach, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Lonicera altaica* Pall., *L. hispida* Pall. ex Schult., *Salix glauca* L. (ОПП около 5 %), сомкнутого яруса не образуют. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (34 вида, ОПП около 40 %) доминируют *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch (20 %) и *Vaccinium vitis-idaea* L. (10 %); с низким проек-

тивным покрытием участвуют *Empetrum nigrum* L., *Festuca altaica* Trin., *Poa altaica* Trin. и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 40 %) преобладают *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Stereodon revolutus* Mitt. (см. таблицу).

Кедровники ерниково-злаково-лишайниково-зеленомошные с низкой сомкнутостью древесного яруса (0.2–0.3) приурочены к выровненным участкам. В этих кедровниках зарегистрировано 34 вида сосудистых растений, 8 видов мхов, 1 вид напочвенных лишайников.

Видовой состав и проективное покрытие основных видов сосудистых растений, мхов и лишайников (%) в высокогорных старовозрастных кедровниках (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай)

Вид	Склон							
	северный			восточный		западный		
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Кустарниковый ярус</i>								
<i>Betula rotundifolia</i>	2–3	20	60	–	3–5	–	–	–
<i>Juniperus sibirica</i>	ед.	3–5	ед.	–	ед.	1–2	< 1	< 1
<i>Lonicera altaica</i>	1–2	3–5	1–2	ед.	50	5	ед.	< 1
<i>L. hispida</i>	ед.	–	–	–	ед.	ед.	–	–
<i>Salix glauca</i>	ед.	ед.	1–2	–	–	–	–	–
<i>S. sajanensis</i>	–	–	–	–	–	ед.	–	ед.
<i>S. sapozhnikovii</i>	–	ед.	3–5	–	–	ед.	–	–
<i>S. vestita</i>	< 1	< 1	< 1	–	–	–	–	–
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>								
<i>Aconitum decipiens</i>	ед.	ед.	–	–	< 1	–	–	–
<i>A. altaicum</i>	–	–	–	5	–	–	–	–
<i>A. leucostomum</i>	–	–	–	1	1–3	–	–	–
<i>Aegopodium alpestre</i>	< 1	1–2	ед.	1–3	ед.	< 1	–	1–2
<i>Antennaria dioica</i>	–	–	–	–	–	–	–	ед.
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	ед.	ед.	ед.	–	–	ед.	–	5
<i>Bergenia crassifolia</i>	20	1–2	1	–	–	–	10	1
<i>Bistorta major</i>	–	< 1	–	< 1	< 1	–	–	–
<i>B. vivipara</i>	< 1	< 1	< 1	ед.	–	1–2	–	1
<i>Calamagrostis pavlovii</i>	< 1	10	< 1	5–7	10	20	< 1	< 1
<i>Carex macroura</i>	ед.	2–3 %	–	5 %	–	–	< 1	–
<i>C. sabynensis</i>	ед.	–	3–5	–	–	1–3	–	< 1
<i>C. tristis</i>	ед.	< 1	–	–	–	–	–	–
<i>Cerastium pauciflorum</i>	ед.	< 1	–	ед.	ед.	< 1	–	–
<i>Cicerbita azurea</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	–	–	–
<i>Delphinium elatum</i>	ед.	ед.	–	ед.	–	–	–	–
<i>Dianthus superbus</i>	–	ед.	–	ед.	–	–	–	–
<i>Empetrum nigrum</i>	1–3	ед.	–	–	–	–	20	1
<i>Festuca altaica</i>	2–3	1–2	1–2	–	–	10	1–2	2–3
<i>F. sphagnicola</i>	–	–	–	–	–	–	2–3	5
<i>F. tristis</i>	< 1	–	–	–	–	ед.	ед.	1–2
<i>Gentiana grandiflora</i>	ед.	ед.	ед.	–	–	–	ед.	–
<i>Geranium albiflorum</i>	–	ед.	< 1	< 1	1–2	–	–	–
<i>Hedysarum neglectum</i>	1	< 1	ед.	–	–	–	–	–

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Linnaea borealis</i>	ед.	—	—	—	—	—	< 1	ед.
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	—	—	—	ед.	ед.	—	—	—
<i>Luzula parviflora</i>	ед.	ед.	—	—	—	ед.	—	—
<i>L. sibirica</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	—	—	—
<i>Moehringia umbrosa</i>	ед.	—	ед.	—	—	—	—	—
<i>Pedicularis brachystachys</i>	—	ед.	ед.	—	—	—	—	—
<i>P. compacta</i>	—	—	—	—	—	ед.	ед.	ед.
<i>P. elata</i>	—	—	—	ед.	ед.	—	—	—
<i>P. incarnata</i>	ед.	ед.	ед.	—	—	—	—	—
<i>Pleurospermum uralense</i>	—	—	—	< 1	ед.	—	—	—
<i>Poa altaica</i>	2–3	< 1	—	—	—	—	—	—
<i>P. sibirica</i>	< 1	2–3	ед.	3–5	3–5	< 1	—	—
<i>P. ursulensis</i>	< 1	—	—	< 1	ед.	—	—	—
<i>Potentilla gelida</i>	ед.	—	ед.	—	—	—	—	ед.
<i>Pyrola incarnata</i>	ед.	ед.	—	ед.	—	—	ед.	—
<i>Saussurea parviflora</i>	ед.	—	ед.	—	—	—	—	—
<i>Swertia marginata</i>	<1	ед.	ед.	—	—	ед.	—	—
<i>Stellaria peduncularis</i>	—	ед.	—	—	—	ед.	—	—
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	ед.	—	—	—	—	—	—	ед.
<i>Thesium repens</i>	—	—	ед.	—	—	—	—	ед.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	7–10	5–7	<1	15	1–2	1	2–3	1–2
<i>Veratrum lobelianum</i>	ед.	—	ед.	—	—	—	—	ед.
<i>Viola altaica</i>	ед.	—	ед.	—	—	—	—	ед.
<i>Мохово-лишайниковый ярус</i>								
<i>Aulacomnium palustre</i>	—	ед.	15	—	—	ед.	—	ед.
<i>Dicranum spadicum</i>	2–3	ед.	10	ед.	ед.	ед.	—	—
<i>Hylocomium splendens</i>	10	10	40	30	30	15	—	2–3
<i>Pleurozium schreberi</i>	10	10	—	—	—	—	3	10
<i>Polytrichum juniperinum</i>	1–2	5	1–2	—	—	—	—	—
<i>P. strictum</i>	—	—	—	5	5	—	—	—
<i>Rhytidium rugosum</i>	1–2	—	—	20	15	5	10	2–3
<i>Sanionia uncinata</i>	2–3	ед.	2–3	5	10	10	—	ед.
<i>Stereodon revolutus</i>	10	5	—	—	—	—	—	—
<i>Cladonia stellaris</i>	5	20	3–5	—	—	50	30	15

Примечания. Цифрами в колонках показано проективное покрытие вида (в %), ед. – единично, прочерк – вид отсутствует. 1–8 – кедровники. **Северный склон:** 1 – бруснично-баданово-зеленомошный, 2 – ерничково-злаково-лишайниково-зеленомошный, 3 – ерничково-зеленомошный; **восточный склон:** 4 – злаково-бруснично-зеленомошный, 5 – жимолостно-зеленомошный; **западный склон:** 6 – овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковый, 7 – баданово-шикшево-лишайниковый, 8 – злаково-зеленомошно-лишайниковый.

В развитом кустарниковом ярусе (ОПП 30 %) преобладает *Betula rotundifolia* (20 %), заметное участие принимают *Juniperus sibirica* и *Lonicera altaica*. В травяно-кустарничковом ярусе (29 видов, ОПП около 30 %) наиболее обильны *Calamagrostis pavlovii* (Roshev.) Roshev. (10–12 %) и *Vaccinium vitis-idaea* (5–7 %), низкое проективное покрытие имеют *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Bergenia crassifolia*, *Carex macroura* Meinsh., *Festuca altaica*, *Poa sibirica* Roshev. и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 50 %) содоминантами яв-

ляются *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* (см. таблицу).

Кедровники ерничково-зеленомошные занимают понижения рельефа. Они представляют собой обширные кедровые редины (сомкнутость 0.1), в которых имеется многочисленный валеж деревьев кедра диаметром 1 м и более, свидетельствующий о том, что их древесный ярус в недавнем прошлом был более сомкнут. В таких кедровниках зарегистрировано 29 видов сосудистых растений, 5 видов мхов и 3 вида напоч-

венных лишайников. В этих местообитаниях в густом кустарниковом ярусе (ОПП около 70 %) господствует *Betula rotundifolia* (60 %), менее обильны *Salix saposhnikovii* А. К. Skvortsov, *S. glauca*, *Lonicera altaica*. Травяно-кустарничковый ярус очень разрежен (24 вида, ОПП 7–10 %); проективное покрытие видов очень низкое, кроме *Carex sabyrensis* Less. ex Kunth. (3–5 %). В моховом ярусе (ОПП около 80 %) доминирует *Hylocomium splendens*, со значительным покрытием ему сопутствуют *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. и *Dicranum spadicum* J. E. Zetterst (см. таблицу).

В целом приледниковые кедровники на северном склоне характеризуются богатым видовым составом, в них зарегистрировано 46 видов сосудистых растений, 9 видов мхов и 5 видов напочвенных лишайников. Все варианты приледниковых кедровников приурочены к грубогумусовым оглеенным криоземам, к середине июля оттаивающим на глубину 40–60 см, ниже располагается льдистая мерзлота (Давыдов, Тимошок, 2010; Davydov, Timoshok, 2010). В этих экологических условиях диапазон увлажнения составляет 4 ступени (67.0–70.0). Самые низкие значения этого показателя (67.1–68.1 ступени) характерны для бруснично-баданово-зеленомошных кедровников на вершинах и склонах каменистых гряд; несколько выше увлажнение в ерничково-злаково-лишайниково-зеленомошных лесах (69.3–69.6 ступени), более увлажненные местообитания (69.5–70 ступени) занимают разреженные ерничково-зеленомошные кедровники в понижениях мезорельефа. Анализ данных по второму важнейшему абиотическому фактору – активному богатству почв – показал, что местообитания приледниковых кедровников имеют узкий диапазон этого показателя – 1.6 ступени (7.0–7.6).

В экологических условиях приледниковья различия между кедровыми фитоценозами по этому фактору незначительны: в бруснично-баданово-зеленомошных кедровниках на вершинах и склонах каменистых гряд диапазон активного богатства почв составляет 7.1–7.2 ступени, в ерничково-злаково-лишайниково-зеленомошных – 7.1–7.6 ступени, в ерничково-зеленомошных – 7.0–7.3 ступени.

На восточном (10–20°, 2180 м) и западном (5–15°, 2160 м н. у. м.) склонах долины, находящихся соответственно в 300 и 1100 м от конечно-моренного вала середины XIX в. ледника Малый Актру, расположены долинные старовозрастные кедровники, которые в малом леднико-

вом периоде находились на таком же расстоянии от наступавшего ледника.

На восточном склоне отмечено 2 варианта кедровников: злаково-бруснично-зеленомошные и жимолостно-зеленомошные, древесный ярус в них сформирован только кедром (10К).

Кедровники злаково-бруснично-зеленомошные со средней сомкнутостью древесного яруса (0.4–0.6) в напочвенном покрове имеют 21 вид сосудистых растений, 7 видов мхов и 1 вид напочвенных лишайников. Кустарниковый ярус отсутствует. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (20 видов, ОПП 40 %) доминирует *Vaccinium vitis-idaea* (15 %), значительно участие *Calamagrostis pavlovii*, *Poa sibirica*, *Carex macroura* и *Aconitum altaicum* Steinb. В моховом ярусе (ОПП 60 %) преобладают *Hylocomium splendens* и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. (см. таблицу).

Кедровники жимолостно-зеленомошные с сомкнутостью крон 0.1–0.2 в напочвенном покрове имеют 19 видов сосудистых растений, 7 видов мхов и 1 вид лишайников. В хорошо развитом кустарниковом ярусе (ОПП около 60 %) господствует *Lonicera altaica* (50 %), в травяно-кустарничковом ярусе (15 видов, ОПП около 20 %) преобладает *Calamagrostis pavlovii* (10 %), менее значительно участие *Poa sibirica*, *Aconitum leucostomum* Vorosch., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Vaccinium vitis-idaea* и др. В моховом ярусе (ОПП 60 %) доминируют *Hylocomium splendens* и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. (таблица).

В целом в кедровниках восточного склона отмечено 26 видов сосудистых растений, 8 видов мхов, напочвенные лишайники отсутствуют. Под кедровниками хорошо дренированного восточного склона развиты типичные дерново-подбуры, вечная мерзлота отсутствует (Давыдов, Тимошок, 2010; Davydov, Timoshok, 2010). Местообитания этих кедровников характеризуются диапазоном увлажнения 2.4 (67.5–68.9) ступени. В жимолостно-зеленомошных кедровниках увлажнение на 1 ступень выше (68.1–68.9 ступени), чем в злаково-бруснично-зеленомошных (67.5–67.9 ступени). Диапазон активного богатства почв в этих условиях также узок – 1.4 (7.6–8.0) ступени, однако местообитания этого склона немного (на 1 ступень) богаче, чем приледниковые. Различия между местообитаниями кедровников по этому фактору незначительны: в жимолостно-зеленомошных – 7.6–7.8, в злаково-бруснично-зеленомошных – 7.7–8.0 ступени.

В условиях западного склона к господствующему в древесном ярусе к едру примешивается лиственница сибирская (8К2Л). В настоящее время старовозрастные кедровники здесь разрежены (сомкнутость крон 0.1–0.2), но большое количество крупного валежа кедра (стволы до 1 м в диаметре) разной степени разложения показывает, что ранее их сомкнутость была выше. На западном склоне нами выделено три варианта кедровников: овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковые, баданово-шикшево-лишайниковые и злаково-зеленомошно-лишайниковые.

Кедровники овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковые приурочены к пологим мелкокаменистым участкам. В напочвенном покрове отмечено 19 видов сосудистых растений, 5 видов мхов, 1 вид напочвенных лишайников. Редкие кустарники: *Lonicera altaica*, *L. hispida*, *Juniperus sibirica*, *Salix sajanensis* Nasarow, *S. sapozhnikovii*, яруса не образуют. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (14 видов, ОПП 30–40 %) доминируют *Calamagrostis pavlovii* (20 %) и *Festuca altaica* (10 %), низкое проективное покрытие отмечено для *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Carex sabynensis* и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 80 %) господствует *Cladonia stellaris* (50 %), значительно участие *Hylocomium splendens* и *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske (см. таблицу).

Кедровники баданово-шикшево-лишайниковые на некрутых (3–5°) среднекаменистых участках склона характеризуются наименьшим видовым разнообразием: 14 видов сосудистых растений, 2 вида мхов и 1 вид напочвенных лишайников. Кустарниковый ярус отсутствует. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 40 %) доминируют *Empetrum nigrum* (20 %) и *Bergenia crassifolia* (10 %), низкое участие имеют *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca altaica*, *F. sphagnicola* B. Keller и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 40 %) преобладает *Cladonia stellaris* (30 %), значительно участие *Rhytidium rugosum* (см. таблицу).

Кедровники злаково-зеленомошно-лишайниковые описаны нами на более крутых (15–20°) крупнокаменисто-глыбовых участках. В напочвенном покрове отмечено 22 вида сосудистых растений, 5 видов мхов, 1 вид напочвенных лишайников. Редкие кустарники *Lonicera altaica*, *L. hispida*, *Salix sajanensis* яруса не образуют, встречаются отдельными особями. В мозаичном травяном ярусе (19 видов, ОПП 20 %), форми-

рующемся в нишах между крупными камнями и глыбами, наиболее значительно участие злаков: *Anthoxanthum alpinum* Á. Löve et D. Löve, *Festuca sphagnicola*, *F. altaica*, *F. tristis* Krylov (суммарное проективное покрытие около 15 %), являющихся здесь коллективным доминантом; низкое проективное покрытие имеют *Aegopodium alpestre*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 30 %) доминируют *Cladonia stellaris* (15–20 %) и *Pleurozium schreberi* (см. таблицу).

В целом кедровниках западного склона отмечено 32 вида сосудистых растений, 6 видов мхов и 3 вида напочвенных лишайников. Под кедровниками этого склона развиты скелетные грубокаменистые маломощные подбуры. Диапазон увлажнения местообитаний кедровников 2.4 ступени (66.7–68.1). Более сухие местообитания занимают кедровники овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковые (66.7–67.6 ступени) и злаково-зеленомошно-лишайниковые (66.8–67.1 ступени), немного выше увлажнение в баданово-шикшево-лишайниковых кедровниках (67.1–68.1 ступени). Диапазон активного богатства почв здесь также узок и составляет 1.7 ступени (7.0–7.7). По этому фактору местообитания различаются незначительно: в овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковых кедровниках этот показатель составляет 7.5–7.6 ступени, в баданово-шикшево-лишайниковых – 7.0–7.5, в злаково-зеленомошно-лишайниковых – 7.3–7.7 ступени.

Все обследованные старовозрастные кедровники экологически приурочены к боковым моренам ледника Актру аккемской стадии, язык которого около 4000 лет назад занимал всю верхнюю часть долины р. Актру и имел мощность 200 м (Душкин, 1965). На этих моренах массивы старовозрастных кедровых лесов развивались по мере отступления ледника аккемской стадии; в древесном ярусе этих лесов в основном поколении преобладают деревья кедра возрастом более 400 лет, а возраст единичных деревьев достигает 700 и даже 800 лет, отмечено большое количество крупного валежа кедра разной степени разложения.

Среди обследованных кедровников с более высоким видовым богатством сосудистых растений характеризуются приледниковые, где число видов изменяется от 29 в разнотравно-ерничково-зеленомошных до 39 видов в бруснично-баданово-зеленомошных и в целом составляет 46 видов. В долинных кедровниках, как на восточном (26 видов), так и на западном (32 вида)

склоне видовое разнообразие сосудистых растений в 1.4–1.8 раза ниже. Для всех кедровников, кроме самого кедра сибирского (*Pinus sibirica*), выявлено 9 общих видов сосудистых растений: *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica*, *Aegopodium alpestre*, *Bistorta vivipara*, *Calamagrostis pavlovii*, *Cerastium pauciflorum*, *Poa sibirica*, *Pyrola incarnata* L., *Vaccinium vitis-idaea*. Для приледниковых и долинных кедровников, расположенных в верховьях одной долины, выявлено значительное число специфических видов. Наибольшее число таких видов (11) зарегистрировано в условиях северного склона в приледниковой зоне, среди них сосудистые растения: *Salix glauca*, *S. vestita* Pursh, *Carex tristis*, *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Pedicularis brachystachys* Bunge, *Poa altaica*, *Saussurea parviflora* (Poir.) DC., мхи: *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Stereodon revolutus* Mitt., напочвенные лишайники: *Cladonia degenerans* (Flörke) Spreng., *C. gracilis* (L.) Willd. (см. таблицу). В долинных кедровниках специфических видов значительно меньше, на восточном склоне их 7 – сосудистые растения: *Aconitum altaicum*, *A. leucostomum*, *Pedicularis elata* Willd., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Lupinaster pentaphyllus* Moench., мхи: *Brachythecium rivulare* Schimp., *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid.; на западном склоне – только 5 видов сосудистых растений: *Larix sibirica* Ledeb., *Salix sajanensis*, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Festuca sphagnicola*, *Pedicularis compacta* Stephan ex Willd. (см. таблицу).

Следует отметить, что в старовозрастных кедровниках отсутствуют папоротники, которые довольно часто встречаются на каменистых россыпях, молодых и старых моренах ледников Малый и Большой Актру, расположенных выше этих лесов (Гуреева, Тимошок, 2016; Gureeva, Timoshok, 2016). Папоротники не обнаружены в обследованных кедровниках ни на скалистых и каменистых субстратах, ни на почве.

Обследованные кедровники различаются не только видовым своеобразием, но и своеобразием ценотической структуры. В кедровниках приледниковой зоны на оглеенных криоземах, в зависимости от сомкнутости древесного яруса, мезорельефа и каменистости субстрата, кустарниковый ярус имеет разное развитие: от его отсутствия на вершинах и склонах каменистых гряд при средней сомкнутости древесного яруса до хорошо развитого с господством *Betula rotundifolia* в понижениях мезорельефа в кедровых редирах. Обратная зависимость отмечена для развития травяно-кустарничкового яруса:

в редирах с господством *Betula rotundifolia* (60–70 % проективного покрытия) травяно-кустарничковый ярус разрежен (7–20 % проективного покрытия), тогда как на участках со средней сомкнутостью древесного яруса и отсутствующим или разреженным кустарниковым ярусом, травяно-кустарничковый ярус достигает 30–40 % проективного покрытия. В зависимости от мезорельефа и каменистости субстрата в приледниковой зоне мы наблюдаем и смену доминантов травяно-кустарничкового яруса: на каменистых гривах преобладает *Bergenia crassifolia*, на выровненных участках – *Calamagrostis pavlovii*, в понижениях мезорельефа доминирующие виды отсутствуют. Различия есть и в мохово-лишайниковом покрове: хотя во всех кедровниках этой зоны отмечено значительное участие *Hylocomium splendens*, на каменистых гривах кедровникам сопутствуют *Pleurozium schreberi* и *Stereodon revolutus*, а в редирах, расположенных в понижениях мезорельефа, – *Aulacomnium palustre* и *Dicranum spadicum*.

В отличие от приледниковых кедровников северного склона, различия в составе и структуре кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов кедровников на восточном склоне на типичных дерново-подбурях, определяются, главным образом, сомкнутостью древесного яруса. Так, в редирах доминантом кустарникового яруса является *Lonicera altaica*, травяно-кустарничкового яруса – *Calamagrostis pavlovii*; на среднесомкнутых участках кустарниковый ярус отсутствует, а в травяно-кустарничковом преобладает *Vaccinium vitis-idaea*. В условиях восточного склона значимые отличия в составе и обилии доминантов мохового яруса в редирах и на сомкнутых участках отсутствуют.

В кедровниках, произрастающих в экологических условиях западного склона, при отсутствующем или невыраженном кустарниковом ярусе наиболее значительные различия в составе и обилии доминирующих видов отмечены в травяно-кустарничковом ярусе: на пологих мелкокаменистых участках в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Calamagrostis pavlovii* и *Festuca altaica*, на среднекаменистых – *Empetrum nigrum* и *Bergenia crassifolia*, на крутых крупнокаменистых склонах коллективным доминантом являются злаки *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca sphagnicola*, *F. altaica*, *F. tristis*. В мохово-лишайниковом ярусе всех трех вариантов кедровников этого склона преобладает лишайник *Cladonia stellaris*.

Во всех обследованных кедровниках разреженность травяно-кустарничкового яруса при высокой сомкнутости кустарничкового связана, вероятно, с более низкой освещенностью под пологом кустарников. Мерзлотность не влияет на развитие травяного яруса: при отсутствии кустарничкового яруса травяно-кустарничковый развит хорошо (проективное покрытие 40 %) как на мерзлотных почвах (приледниковые кедровники), так и на почвах без мерзлоты (кедровники на восточном и западном склонах).

Как показали проведенные исследования, в ороклиматических условиях высокогорий Северо-Чуйского хребта все местообитания старовозрастных кедровников по увлажнению занимают диапазон 4-й ступени (67.0–70.0) – влажнолесные серии местообитаний, а по активному богатству почв – 2-й ступени (7.0–8.0) – серии мезотрофных местообитаний. Наибольшее увлажнение характерно для местообитаний приледниковых кедровников на северных склонах, несколько ниже оно на западном склоне; местообитания восточного склона занимают промежуточное положение. По фактору активного богатства почв различия еще менее значительны. Все местообитания по этим важнейшим экологическим факторам находятся в зоне оптимума кедровника сибирского (Тимошок и др., 2014; Timoshok et al., 2014). В целом же диапазоны изменчивости этих показателей в кедровниках, сформировавшихся на моренном чехле ледника аккемской стадии невелики. Под кедровниками на разных склонах в отличающихся условиях рельефа и микроклимата сформировались разные типы почв: в условиях северного склона – грубогумусовые оглеенные криоземы, восточного – дерново-подбуры, западного – грубокаменистые маломощные подбуры. Близкие значения диапазонов увлажнения и активного богатства почв разного типа обусловлены большим количеством осадков, высокой влажностью воздуха, большой разностью ночных и дневных температур, сопровождающейся сильной ночной конденсацией влаги (обильные росы), различными термическими условиями склонов разной ориентации, слабой сформированностью и небольшой мощностью почв на моренах аккемской стадии.

Сумма активных температур на высотах 2150–2300 м н. у. м. в верховьях р. Актру составляет 500–600 °С. Это позволяет сделать заключение о том, что кедр сибирский в этих ороклиматических условиях находится в диапазоне доминирования этого вида, показанного для гор

Южной Сибири – 350–800 °С (Поликарпов и др., 1986). Среднегодовое количество осадков (520 мм) ниже необходимого для доминирования кедровника в горах Южной Сибири (750–1350 мм и > 1500 мм), но соответствующее его экологическим требованиям (> 450 мм), относительная влажность воздуха (70 %) выше оптимальной, показанной для кедровника (45–50 %) (Поликарпов и др., 1986). Наряду с этим, спектр экологических условий местообитаний старовозрастных кедровников по факторам увлажнения и активного богатства почв входит в расчетный диапазон оптимальных условий их эдификатора – кедровника сибирского, с чем, по-видимому, и связана большая продолжительность жизни кедровника – до 570, реже до 650–730 (830) лет, и большая длительность генеративного периода – более 500 лет (Тимошок и др., 2009). Таким образом, вся совокупность благоприятных экологических факторов обуславливает устойчивое существование и многовековое развитие старовозрастных кедровников в верховьях р. Актру на верхней границе их распространения на абсолютных высотах 2160–2300 м н. у. м., в том числе и в непосредственной близости от ледников, в течение многих столетий. В климатических условиях обследованного горно-ледникового бассейна при мало различающихся показателях увлажнения и активного богатства почв, за 600-летний период на склонах разной ориентации и крутизны сформировались кедровники, значительно различающиеся по ценотической структуре, флористическому составу и обилию доминирующих видов сосудистых растений, мхов и лишайников, структуре и проективному покрытию всех подчиненных ярусов. Высокое ценотическое разнообразие старовозрастных кедровников, приуроченных к различным типам почв, определяется, прежде всего, длительностью их существования (более 600 лет) в условиях высокой мозаичности, а также – значительной пространственной и микроклиматической гетерогенностью занимаемых ими местообитаний.

Учитывая заключение Е. А. Жукова (2007) о том, что в большинстве лесных ландшафтов Алтае-Саянского региона редко встречаются только лишь отдельные экземпляры старых деревьев кедровника возрастом более 400 лет, следует констатировать, что обследованные на Северо-Чуйском хребте старовозрастные кедровники, не затронутые пожарами, охватившими Алтай во второй половине XIX в. (Сапожников, 1901), в древесном ярусе которых основное поколение кедровника сибирского достигает возраста 400 и бо-

лее лет, имеют огромное научное значение как эталоны старовозрастных девственных лесов Республики Алтай, объекты для комплексных климато-экологических исследований, индикаторы мониторинга биологического разнообразия лесов на региональном и государственном уровнях, и, в соответствии с Конвенцией ООН (1993), на экосистемном, популяционном и видовом уровнях. Необходимость их сохранения обусловлена их уникальностью, ненарушенностью и значительным возрастом деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате 23-летних исследований крайне редких в Республике Алтай старовозрастных кедровников в орочиматических условиях Северо-Чуйского хребта на абсолютных высотах 2160–2300 м н. у. м. впервые выявлены их своеобразная ценотическая структура, неоднородный видовой состав, экологическая приуроченность к моренам аккемской стадии ледника Актру. В зависимости от особенностей местообитаний – близости или удаленности от морен ледников, ориентации и крутизны склонов, типа почв, сомкнутости древесного яруса, старовозрастные кедровые леса отнесены к трем значительно различающимся группам: приледниковой на северном склоне, долинной на восточном и западном склонах. Весь спектр экологических условий местообитаний старовозрастных кедровников по термическим показателям входит в диапазон доминирования кедра сибирского, а по увлажнению и активному богатству почв – в диапазон оптимальных для этого вида значений, что и обуславливает длительное развитие кедровников на моренах аккемской стадии ледника Актру. В этих экологических условиях кедр сибирский является неизменным эдификатором лесов, которые устойчиво существуют более 600 лет, включая почти 400 лет малого ледникового периода, как в непосредственной близости от долинных ледников бассейна Актру, так и на незначительном расстоянии от них. Ценотическое своеобразие старовозрастных кедровников, сформировавшееся в ходе их длительного развития в экологических условиях северного, восточного и западного склонов, проявляется в значительных отличиях состава и обилия доминирующих видов кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Сохранение старовозрастных кедровников в ненарушенном состоянии важно для будущих климато-экологических исследований, что

обуславливает необходимость включения описаний этих лесов в следующие издания «Зеленой книги Сибири» и «Зеленой книги России».

Исследование выполнено в рамках бюджетного проекта СО РАН № FWRG-2021-0003 Института мониторинга климатических и экологических систем и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FSWM-2020-0019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочаров А. Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата // Вестн. Том. гос. ун-та. 2011. № 352. С. 203–206.
- Вельмовский П. В., Чибилёв А. А. Проблема сохранения старовозрастных реликтовых сосняков Бузулукского бора в связи с разработкой нефтяных месторождений // Юг России: экология, развитие. 2019. Т. 14. № 2. С. 59–69.
- Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Папоротники в современной перигляциальной зоне Центрального Алтая // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 9. № 1. С. 24–37.
- Данченко А. М., Бех И. А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Том. гос. ун-т, 2010. 424 с.
- Давыдов В. В., Тимошок Е. Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Сиб. экол. журн. 2010. Т. 3. № 3. С. 505–514.
- Душкин М. А. Многолетние колебания ледников Актру и условия развития молодых морен // Гляциология Алтая. 1965. Т. 4. С. 83–101.
- Жуков Е. А. Старые деревья как часть системы наблюдений за климатическими изменениями в Алтае-Саянском регионе // Вычисл. технол. 2007. Т. 11. № 2. С. 109–114.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. филиала им. В. Л. Комарова. Сер. бот. 1956. № 2 (4). С. 3–262.
- Комин Г. Е. О терминологии в теории лесообразовательного процесса // Лесоведение. 2017. № 6. С. 457–463.
- Конвенция ООН о биологическом разнообразии. UN Environ. Program., 1993. https://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml
- Крылов А. Г., Речан С. П. Лесорастительное районирование и типы леса // Леса Горного Алтая. М.: Наука, 1965. С. 28–144.
- Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 216 с.
- Кумина А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.

- Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеиздат, 1987. 120 с.
- Линдхольм Г. Сохранение старовозрастных лесов в Финляндии // Коренные леса таежной зоны Европы: Современное состояние и проблемы сохранения: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф., Петрозаводск, 06–08 июля 1999 г. Петрозаводск: СДВ-ОПТИМА, 1999. С. 32–33.
- Окишев П. А., Адаменко М. Ф., Нарожный Ю. К. Динамика ледников и климата в горах Южной Сибири // Региональный мониторинг атмосферы. Ч. 4: Природно-климатические изменения. Томск: РАСКО, 2000. С. 164–199.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 225 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во сельскохозяйств. лит-ры, 1956. 472 с.
- Сапожников В. В. Катунь и её истоки: путешествия 1897–1899 годов. Томск: Паровая типография П. И. Макушина, 1901. 271 с.
- Севастьянов В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
- Система особо охраняемых природных территорий Алтае-Саянского экорегиона. Кемерово: Азия, 2001. 176 с.
- Типы лесов гор Южной Сибири / В. Н. Смагин, С. А. Ильинская, Д. И. Назимова и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 333 с.
- Эколого-экономическое обоснование национального парка «Кутса»: отчет о НИР по гос. контракту № 003-98 от 25 мая 1998 г. Апатиты, 2000. 261 с.
- Angelstam P., Andersson K., Axelsson R., Elbakidze M., Jonsson B. G., Roberge J.-M. Protecting forest areas for biodiversity in Sweden 1991–2010: the policy implementation process and outcomes on the ground // Silva Fen. 2011. V. 45. N. 5. P. 1111–1133.
- Davydov V. V., Timoshok E. E. Forming of soils on young moraines in the basin of the Aktru glacier (Central Altai, North-Chuya Ridge // Contemp. Probl. Ecol. 2010. V. 3. N. 3. P. 356–362 (Original Rus. text © V. V. Davydov, E. E. Timoshok, 2010, publ. in Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal. 2010. V. 17. N. 3. P. 505–514).
- Gureeva I. I., Timoshok E. E. Ferns in the present-day periglacial zone of the Central Altai // Contemp. Probl. Ecol. 2016. V. 9. N. 1. P. 18–28 (Original Rus. text © I. I. Gureeva, E. E. Timoshok, 2016, publ. in Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal. 2016. V. 9. N. 1. P. 24–37).
- Peterken G. F. Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996. 518 p.
- Pullin A. S. Conservation biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. 333 p.
- Smirnova O. V., Bobrovsky M. V., Khanina L. G., Smirnov V. E., Glukhova E. M. Old-growth spruce-fir forests in the plain area of the Komi Republic // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2018. V. 3. N. 4.
- Timoshok E. E., Nikolaeva S. A., Timoshok E. N., Savchuk D. A., Filimonova E. O., Rayskaya Yu. G., Skorokhodov S. N., Belova M. N., Bocharov A. Yu. Environmental monitoring of the autotrophic section of terrestrial ecosystems in the Severo-Chuisky glaciation center (Central Russian Altai mountains) // Contemp. Probl. Ecol. 2022. V. 15. N. 3. P. 201–211 (Original Rus. text © E. E. Timoshok, S. A. Nikolaeva, E. N. Timoshok, D. A. Savchuk, E. O. Filimonova, Yu. G. Rayskaya, S. N. Skorokhodov, M. N. Belova, A. Yu. Bocharov, 2022, publ. in Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal. 2022. V. 29. N. 3. P. 249–262).
- Timoshok E. E., Timoshok E. N., Skorokhodov S. N. Ecology of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) in the Altai Mountain glacial basins // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. N. 3. P. 194–200 (Original Rus. text © E. E. Timoshok, E. N. Timoshok, S. N. Skorokhodov, 2014, publ. in Ekologiya. 2014. N.

COMPOSITION, STRUCTURE AND ECOLOGICAL FEATURES OF HIGH-MOUNTAIN OLD-GROWTH SIBERIAN STONE PINE FORESTS OF THE NORTH CHUYA RANGE

Е. Е. Timoshok¹, Е. Н. Timoshok¹, I. I. Gureeva²

¹ *Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch,
Russian Academy of Science
Prospekt Akademicheskij, 10/3, Tomsk, 634055, Russian Federation*

² *National Research Tomsk State University
Prospekt Lenina, 36, Tomsk, 634050, Russian Federation*

E-mail: timoshokee@mail.ru, ten80@mail.ru, gureyeva@yandex.ru

The results of 23-year study of the species composition, vertical and horizontal structure, and ecological characteristics of old-growth high-mountain Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) forests survived in the valley of the Aktru River (North-Chuysky Range, Republic of Altai) at altitudes of 2160–2300 m above sea level and not exposed to human impact and fires throughout their existence are presented. The studies were carried out on ecological profiles laid on the northern, western and eastern slopes of the Aktru River valley. For the ecological assessment of habitats, the method of standard ecological scales by L. G. Ramensky – I. A. Tsatsenkin, implemented in the IBIS software were used. In total, eight variants of old-growth *P. sibirica* forests were identified on the territory of the Aktru mountain-glacial basin, characterized by significant differences in the composition and structure of the shrub layer and ground cover: three variants in the periglacial zone on the northern slope, two variants on the eastern slope and three variants on the western one. The richest species composition of vascular plants, mosses and lichens, is characteristic of the periglacial *P. sibirica* forests on the northern slope: 46 species of vascular plants, nine species of mosses and five species of ground lichens occur here; in the western slope forests, 32 species of vascular plants, six species of mosses and three species of lichens were found; on the eastern slope, 26 species of vascular plants and 8 species of mosses were discovered. In total, 104 species of vascular plants were identified in the composition of old-growth *P. sibirica* forests. The main generation of the trees of *P. sibirica* is over 400 years old. Despite being confined to different types of soils (cryozems, thin podburs, soddy podburs), forests are characterized by a narrow range of moisture (4 grades) and active soil richness (2 grades). The studied forests are of high scientific importance for understanding the formation and functioning of high-mountain forests. The necessity to preserve these forests is due to their rarity, undisturbed and significant age of the trees.

Keywords: *high-mountain old-growth Siberian stone pine forests, species diversity, cenotic structure, ecological scales, Altai-Sayan mountain system.*

How to cite: *Timoshok E. E., Timoshok E. N., Gureeva I. I. Composition, structure and ecological features of high-mountain old-growth Siberian stone pine forests of the North Chuya Range // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 11–22 (in Russian with English abstract and references).*