

УДК 581.555.2:574.47:581.552

## СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КЛЮЧЕВЫХ ВИДОВ ЧЕРНЕВЫХ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО САЯНА НА КЛИМАКСОВОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ

© 2019 г. М. Е. Коновалова<sup>а, \*</sup>, Д. М. Данилина<sup>а, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,  
Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28

\*e-mail: markonvalova@mail.ru

\*\*e-mail: dismailova@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2018 г.

После доработки 09.07.2018 г.

Принята к публикации 14.08.2018 г.

На примере климаксового кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового (фоновый тип леса для черневых лесов Западного Саяна) изучены онтогенетические спектры и возрастная структура ценопопуляций ключевых видов: *Pinus sibirica* (Du Tour) и *Abies sibirica* (Ledeb.). Выявлены темпы их онтогенетического развития в данных лесорастительных условиях. Ценопопуляции *P. sibirica* и *A. sibirica* являются устойчивыми, хотя и отличаются по структуре. Показан механизм устойчивости сообществ, обеспечиваемый сложным взаимодействием видов ценозообразователей в условиях конкуренции со стороны мощно развитой травяной растительности.

**Ключевые слова:** ценопопуляции ключевых видов, *Pinus sibirica* (Du Tour), *Abies sibirica* (Ledeb.), онтогенетические спектры, возрастная структура, климаксовые черневые кедровники

**DOI:** 10.1134/S0367059719030089

Коренные черневые пихтово-кедровые леса северного макросклона Западного Саяна благодаря многовековому отсутствию пирогенного фактора в избыточно влажном климате имеют девственный, почти первобытный характер сообществ. Их отличает от зеленомошной тайги особая фитоценотическая структура [1–3] и сохранившиеся в составе наиболее древние для Сибири виды широколиственного и крупных папоротников, относимые к неморальным реликтам [4]. На данной территории на протяжении XX в. отмечалось возрастание антропогенной нагрузки [5]. Для оценки ее влияния и прогноза состояния природных экосистем требуются мониторинговые исследования и разработки базовых критериев. Одним из таких интегральных показателей считается структура популяций древесных растений, являющихся основными ценозообразователями (возрастная, размерная, онтогенетическая, виталитетная и т.д.). Однако для лесных экосистем черневого пояса Западного Саяна ранее не проводилась оценка онтогенетической структуры популяций видов ценозообразователей и их взаимодействия во времени.

Цель настоящей работы состояла в анализе онтогенетической и возрастной структуры ценопопуляций ключевых видов климаксовых черневых

кедровников осочково-крупнотравно-папоротникового типа леса Западного Саяна.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали ценопопуляции *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb. в климаксовом кедровнике осочково-крупнотравно-папоротникового. Этот тип леса является фоновым в пределах черневого пояса Джебашско-Амыльского лесорастительного округа Западного Саяна, распространенного на высотах от 350 до 800 м над ур. м. [1]. Район исследований характеризуется континентальным избыточно влажным (циклоническим) климатом [2]. Кедровники отличаются высокой продуктивностью (Ia–II классы бонитета) и низкой сомкнутостью древостоя (относительная полнота 0.4–0.6); большими показателями возраста старшего поколения *P. sibirica* (свыше 450 лет), крупномерностью его стволов (диаметр до 1 м, высота до 45 м); мощно развитой травяной растительностью и слабым естественным возобновлением *P. sibirica* [5, 6].

Исследования проводили на постоянной пробной площади № 3 (ПП) размером 1.56 га Ермаковского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, заложенной в 1960 г. Она расположена в

**Таблица 1.** Общая характеристика микрогруппировок растений в кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом

Микрогруппировка растений с доминированием	ОПП*, %	Высота травяного яруса, см	Число видов	Сомкнутость древесного полога	Доля площади на ПП, %
<i>Oxalis acetosella</i> L. под группами <i>Pinus sibirica</i> и <i>Abies sibirica</i>	20–30	3–8	11–13	0.9–1.0	7
<i>Carex macroura</i> Meinsh. под группами <i>Pinus sibirica</i> и <i>Abies sibirica</i>	70–80	20–40	16–18	0.8–0.9	20
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle и <i>Carex macroura</i> под группами <i>Pinus sibirica</i> со вторым ярусом <i>Abies sibirica</i>	60–70	70–120	20–26	0.6–0.7	13
<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin. и <i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy под группами и отдельно стоящими деревьями <i>Pinus sibirica</i>	60–70	60–70	30–35	0.4–0.6	12
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth, <i>Dryopteris expansa</i> , <i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex G. Kunze) Kurata в “окнах” и под отдельно стоящими деревьями <i>Pinus sibirica</i>	90–100	80–120	41–45	0.1–0.4	47

\* ОПП – общее проективное покрытие в микрогруппировках.

**Таблица 2.** Основные таксационные показатели древостоя (данные за 2017 г.)

Ярус	Состав (возраст, лет)	Средняя высота, м	Запас древесины, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	Полнота	Число деревьев, шт. га <sup>-1</sup>	
					К	П
I	7К(246) 3К(330) + П(182) ед. К(422)	31.4	482	0.75	128	8
II	9П(134) 1К(172)	22.3	60	0.22	8	129
III	6П(74) 3П(50) 1Б(50)	12.2	16	0.19	–	347

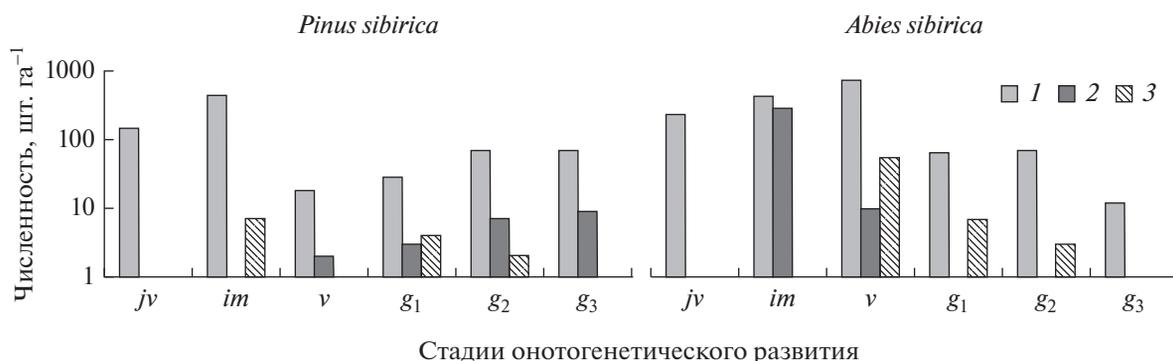
Примечание: К – *Pinus sibirica*; П – *Abies sibirica*; Б – *Betula pubescens* Roth.

бассейне р. Малый Кебеж (Кулумысский хребет), на нижней части склона юго-западной экспозиции, крутизной 22–25°, на абсолютной высоте 530 м (53°01' с.ш., 92°59' в.д.). Почва горная лесная бурая высокощелебнистая на делювии хлоритовых сланцев, сформирована в условиях промывного режима и хорошего дренажа, развитого внутрипочвенного стока.

Фитоценоз обладает всеми признаками позднесукцессионного сообщества: имеет следы прошлых поколений всех доминантных видов, абсолютную разновозрастность и сложную мозаику ключевых видов, а также связанных с ними подчиненных видов. Большой размер ПП позволил учесть все элементы горизонтальной мозаики биогеоценоза. Последняя проявляется в неравномерной сомкнутости древесного полога (0.3–0.9) и разнообразии устойчивых микрогруппировок растений (соответствующих понятию “синузий”

по В.Н. Сукачеву [7]), обособленных флористически, экологически и пространственно (табл. 1). Древостой (II класса бонитета) имеет характерный для климаксовых черневых кедровников смешанный кедрово-пихтовый состав и сложную вертикальную структуру (табл. 2).

В 2017 г. проведено очередное обследование ПП. Выполнено общее геоботаническое описание пробной площади по ранее разработанной методике [8], а также описание каждой микрогруппировки растений с определением их площади по результатам картирования ПП в масштабе 1 : 100. Номенклатура сосудистых растений приведена в соответствии со сводкой С.К. Черепанова [9]. У каждого дерева на ПП (виргинильного, молодого, зрелого и старого генеративного состояния) измерены диаметр на высоте 1.3 м (с точностью до 2 см) и высота (с точностью до 0.5 м). Особи предъювенильного, ювенильного и имма-



**Рис. 1.** Онтогенетические спектры ценопопуляций ключевых видов в климаксовом кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом. Санитарное состояние особей: 1 – здоровые и ослабленные, 2 – сильно ослабленные и усыхающие, 3 – свежий и старый сухостой. Здесь и на рис. 2 онтогенетические состояния: *ju* – ювенильное, *im* – имматурное; *v* – виргинильное, *g*<sub>1</sub> – молодое генеративное, *g*<sub>2</sub> – зрелое генеративное, *g*<sub>3</sub> – старое генеративное.

турного состояний подсчитаны на 45 площадках каждая размером 4 м<sup>2</sup>. Учетные площадки размещены равномерно по пяти типам микрогруппировок растений, пропорционально площади последних. Для молодых особей подсчитаны встречаемость и численность на единицу площади (1 га) в пределах каждой микрогруппировки растений и всей ПП. Встречаемость рассчитана как отношение числа учетных площадок с молодыми особями к общему числу площадок, выраженное в %. Для анализа динамики численности возобновления по годам использованы собственные учеты 2007 и 2011 гг., а также данные наблюдений на ПП за период 1960–2005 гг., опубликованные ранее [10, 11 и др.].

Онтогенетическое состояние *Pinus sibirica* определяли по работе С.С. Николаевой с соавт. [12], а *Abies sibirica* – по И. Д. Махаткову [13]. Онтогенетическую структуру ценопопуляций ключевых видов оценивали по ранее разработанной методике [14, 15 и др.].

Возраст деревьев, каждое из которых пронумеровано, актуализировали по данным инструментального определения, выполненного в 1999 г. Возраст молодых особей определяли по мутовкам и модельным деревьям. Возрастную структуру древостоев оценивали по общепринятой классификации [16, 17 и др.]. При анализе возрастных рядов характеризовали форму его распределения: диапазон, коэффициенты асимметрии и эксцесса [18].

При оценке санитарного состояния особей древесных видов за основу принята шкала В.А. Алексеева [19]: 1-я категория – здоровые деревья; 2-я – ослабленные; 3-я – сильно ослабленные; 4-я – усыхающие; 5-я – свежий сухостой; 6-я – старый сухостой.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление численности особей различного онтогенетического и санитарного состояния видов ценозообразователей кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового (рис. 1) дает общее представление о структуре древесного ценоза. Она характеризуется явным численным превосходством *Abies sibirica* (число деревьев *Pinus sibirica* – 136 шт. га<sup>-1</sup>, *Abies sibirica* – 484 шт. га<sup>-1</sup>), однако это не уменьшает ценотической роли *P. sibirica* (запас древесины *P. sibirica* – 473 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, *A. sibirica* – 84 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>), которая, отличаясь большей продолжительностью жизни, стабильно занимает господствующее положение в пологе (см. табл. 2). Механизм устойчивости такой структуры древесного ценоза раскрывается при подробном анализе строения ценопопуляций *P. sibirica* и *A. sibirica*.

Онтогенетическая структура ценопопуляции *P. sibirica* (см. рис. 1) характеризуется нормальным состоянием с полночленным двухвершинным спектром. В численности преобладают имматурные (55%) и ювенильные (18%) особи, а также зрелые и старые генеративные особи (в сумме составляющие 19% численности популяции). Важно отметить, что сенильных особей *P. sibirica* нами не найдено, как и в работе С.А. Николаевой с соавт. [12], так как наиболее старые деревья (старше 480 лет), несмотря на имеющиеся признаки ослабления, сохраняют генеративную функцию. Наименьшей численностью отличаются особи виргинильного состояния (2%).

Двухвершинность онтогенетического спектра *P. sibirica* вызвана биологическими и экологическими особенностями вида. Во-первых, достаточно высокой теневыносливостью ювенильных и имматурных особей, резко снижающейся при переходе от имматурного к виргинильному состоянию [2], в связи с чем усиливается отпад. Во-

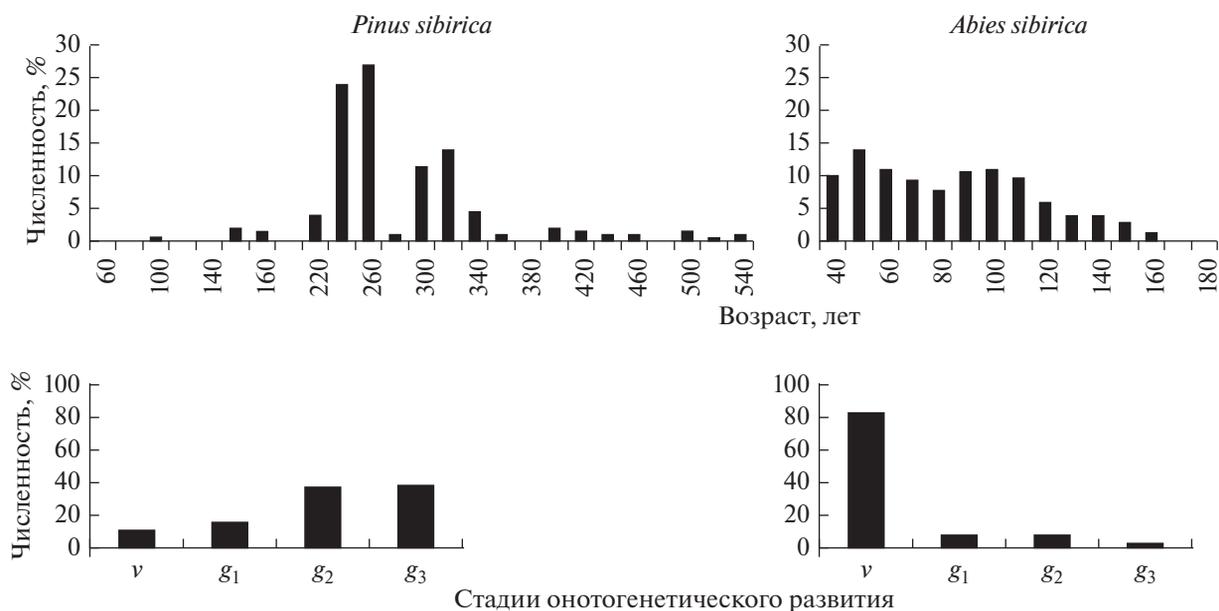


Рис. 2. Возрастная и онтогенетическая структуры древостоев ключевых видов.

вторых, накоплением зрелых и старых генеративных особей разного возраста, связанным с большой продолжительностью их жизни. Таким образом, несмотря на то, что число виргинильных растений в онтогенетическом спектре невелико, сам спектр соответствует нормальному состоянию, и популяция *P. sibirica* может считаться устойчивой.

Возрастная структура древостоя *P. sibirica* относится к циклично-разновозрастному типу. Она характеризуется полным возрастным рядом (от 1 до 540 лет), островершинным распределением с положительной асимметрией (коэффициент асимметрии – 1.4; значение эксцесса – 3.4), что свидетельствует о численном доминировании особей старших возрастов. Строение древостоя по 20-летним возрастным периодам имеет отчетливый “волновой” характер, отражающий дискретность возобновительного процесса (рис. 2). Максимумы возрастной структуры приходятся на 260, 320, 160, 400, 500 и 100 лет, наибольший всплеск численности – 260 лет.

В отличие от возрастной структуры онтогенетический спектр древостоя *P. sibirica* выглядит более сглаженным (см. рис. 2) за счет меньшего числа градаций, несопоставимых с календарным возрастом (от нескольких десятков лет продолжительности виргинильной стадии до 150–200 лет – зрелой генеративной). В результате такой неравномерной по времени группировки распределение онтогенетической структуры приобретает отрицательную (правостороннюю) асимметрию.

При сопоставлении возрастной и онтогенетической структур ценопопуляции *P. sibirica* выяв-

лено, что особи старой генеративной стадии онтогенетического развития (78 деревьев на 1 га) характеризуются наибольшим варьированием по возрасту. К ним отнесены деревья со средним возрастом от  $330 \pm 40$  до  $540 \pm 40$  лет в ослабленном и усыхающем состоянии и, реже, усыхающие. Они достигли максимальных для данных условий диаметра ( $92 \pm 8$  см) и высоты ( $33.5 \pm 1.5$  м). Особи зрелого генеративного состояния в здоровом, ослабленном, усыхающем и сухостойном состояниях (79 деревьев на 1 га) имеют возраст около  $246 \pm 40$  лет. Менее многочисленные особи на молодой генеративной (35 деревьев на 1 га) и виргинильной (20 деревьев на 1 га) стадиях развития в здоровом, редко в ослабленном состоянии имеют средний возраст  $132 \pm 80$  лет. Иматурные (8–80 лет) и ювенильные (1–10 лет) особи *P. sibirica* отличается хорошее санитарное состояние (в сумме на ПП составляющие  $600 \pm 36$  шт. га<sup>-1</sup>, из них 98% в здоровом состоянии или с незначительными признаками ослабления). При этом их численность существенно варьировала по годам (в основном особей в возрасте до 5, реже 10 лет) за счет их периодического появления и гибели, что особенно характерно для участков под сомкнутыми кронами деревьев.

Наличие микрогруппировок растений, отличающихся по составу и мощности развития трав, является показателем достаточно выраженной неоднородности биотопических условий, что влияет на процесс возобновления (табл. 3). На площади, занятой микрогруппировками *Oxalis acetosella* под наиболее сомкнутыми биогруппами деревьев, возобновление полностью отсутствова-

Таблица 3. Характеристика возобновления *Pinus sibirica* в различных микрогруппировках растений

Микрогруппировки растений с доминированием	Ювенильные особи		Имматурные особи	
	число, шт. га <sup>-1</sup>	встречаемость, %	число, шт. га <sup>-1</sup>	встречаемость, %
<i>Oxalis acetosella</i>	—	—	—	—
<i>Carex macroura</i>	—	—	896 ± 687	25
<i>Aconitum septentrionale</i> и <i>Carex macroura</i>	178 ± 29	32	478 ± 136	42
<i>Calamagrostis obtusata</i> и <i>Dryopteris expansa</i>	132 ± 12	14	489 ± 13	14
<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Dryopteris expansa</i> , <i>Diplazium sibiricum</i>	102 ± 43	14	330 ± 205	43

ло во все годы наблюдений. Наиболее успешно *P. sibirica* возобновляется при относительном затенении пологом древостоя (см. табл. 1): более стабильно (по годам) в микрогруппировках с доминированием *Aconitum septentrionale* и *Carex macroura* и доминированием *Calamagrostis obtusata* и *Dryopteris expansa*, менее стабильно — в микрогруппировках с доминированием *Carex macroura*. В окнах, где развиваются микрогруппировки с доминированием *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa* и *Diplazium sibiricum*, молодые особи *P. sibirica* размещаются в основном на микроповышениях, образованных ветровальными комплексами и валежом. Именно в “окнах”, занимающих 47% площади насаждения, подрост меньше всего испытывает конкуренцию со стороны материнского полога и, несмотря на низкую численность, непрерывно выходит в основной ярус древостоя. Об этом свидетельствует частое групповое размещение по площади всех особей *P. sibirica* (в виде линейных структур), связанное с приуроченностью возобновления к валежу.

Онтогенетический спектр *Abies sibirica* (см. рис. 1) характеризуется полночленностью и выраженной левосторонней асимметрией: численно доминируют особи ювенильного (13%), имматурного (38%) и виргинильного (39%) состояний. Суммарная численность молодых, зрелых и старых генеративных особей составляет 8%. Это свидетельствует о непрерывном возобновлении *A. sibirica* и постепенном изреживании, усиливаемом со временем.

Возрастная структура древостоя *A. sibirica* (см. рис. 2) характеризуется распределением с выраженной положительной асимметрией (коэффициент асимметрии 0.43, значение эксцесса минус 0.6), что свидетельствует о доминировании особей младших возрастов. Онтогенетический спектр древостоя сохраняет те же закономерности.

Малочисленные особи старой генеративной стадии развития (12 деревьев на 1 га) в возрасте  $182 \pm 20$  лет имеют удовлетворительное санитарное состояние. Более многочисленные зрелые генеративные особи (74 дерева на 1 га) в возрасте  $134 \pm 20$  лет находятся в здоровом и, редко, в усыхающем состоянии (4% от числа деревьев данной стадии развития). Молодые генеративные деревья (76 деревьев на 1 га) имеют большее варьирование по возрасту — от  $74 \pm 20$  до  $34 \pm 20$  лет. Аналогичная амплитуда возраста характерна для самых многочисленных виргинильных особей (836 деревьев на 1 га) — от  $74 \pm 20$  до  $50 \pm 20$  лет. На этих двух стадиях развития увеличено число ослабленных, усыхающих и сухостойных деревьев (до 10% численности особей каждой стадии). Еще более плохое санитарное состояние отмечено у имматурных особей (750 деревьев на 1 га; 40% численности особей данной стадии находятся в сильно ослабленном состоянии) в возрасте от 5 до 40 лет. Напротив, ювенильные особи (250 деревьев на 1 га) в возрасте до 10 лет имеют хорошее санитарное состояние. Таким образом, численность молодых особей пихты в возрасте до 20–30 лет постоянно накапливается, а затем происходит сильный отпад, чаще всего вызванный поражением грибными болезнями, в основном *Melampsorella caryophyllacearum* Chroet [20].

В отличие от возобновления *P. sibirica* имматурные и ювенильные особи *A. sibirica* (в сумме на ПП составляющие  $1000 \pm 72$  шт. га<sup>-1</sup>) довольно равномерно размещены по всей площади (встречаемость 62%). Возобновление полностью отсутствует только в условиях сильного затенения в микрогруппировках *Oxalis acetosella* (табл. 4). При меньшей сомкнутости древесного полога (см. табл. 1) в микрогруппировках с доминированием *Carex macroura* образование молодых особей улучшается. Наиболее успешно оно происходит при относительном затенении пологом древостоя в микро-

**Таблица 4.** Характеристика возобновления *Abies sibirica* в различных микрогруппировках растений

Микрогруппировки растений с доминированием	Ювенильные особи		Имматурные особи	
	число, шт. га <sup>-1</sup>	встречаемость, %	число, шт. га <sup>-1</sup>	встречаемость, %
<i>Oxalis acetosella</i>	—	—	—	—
<i>Carex macroura</i>	—	—	417 ± 208	25
<i>Aconitum septentrionale</i> и <i>Carex macroura</i>	132 ± 15	42	1097 ± 61	42
<i>Calamagrostis obtusata</i> и <i>Dryopteris expansa</i>	357 ± 18	86	2024 ± 124	76
<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Dryopteris expansa</i> , <i>Diplazium sibiricum</i>	351 ± 143	43	526 ± 206	29

группировках растений с доминированием *Aconitum septentrionale* и *Carex macroura*, а также с доминированием *Calamagrostis obtusata* и *Dryopteris expansa*. В “окнах” в микрогруппировках с доминированием *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa* и *Diplazium sibiricum* возобновление *A. sibirica* менее успешно и так же, как у *P. sibirica*, приурочено к микроповышениям.

В отличие от *P. sibirica* способность *A. sibirica* в рассматриваемых условиях давать массовые всходы и их большая теневыносливость [2] позволяют ей постоянно образовывать возобновление (более успешное под пологом крупных деревьев *P. sibirica*), лучше выдерживая конкуренцию как со стороны травяного яруса, так и древостоя. Отпад особей происходит непрерывно на всех стадиях развития, с некоторым его усилением на виргинильной и молодой генеративной стадиях, при внедрении особей в основной полог древостоя, как следствие высокой конкуренции со стороны господствующего полога [21, 22]. Абсолютно-разновозрастная структура древостоя *A. sibirica* соответствует представлениям о непрерывном самовоспроизводстве и устойчивости ценопопуляций древесных видов.

Таким образом, постоянное взаимодействие ценопопуляций *Pinus sibirica* и *Abies sibirica* в условиях высочайшей фитоценотической роли травяной растительности обеспечивает стабильность всей экосистемы. Являясь основным эдификатором сообщества, *P. sibirica* формирует общий характер ее мозаики [3]. Однако успешность его возобновления в условиях господства в травяном ярусе эколого-ценологических групп видов крупнотравья и крупных лесных папоротников во многом зависит от динамики ценопопуляции *A. sibirica*. Последняя непрерывно пополняет древостой новыми поколениями, более успешно образуя биогруппы в фитогенных полях деревьев старших поколений *P. sibirica*. Под их пологом снижается мощность травяного яруса, а затем постоянно

формируются (и периодически гибнут) новые поколения *P. sibirica*. Выход этих поколений в основной ярус древостоя сопряжен с периодами частичного распада биогрупп деревьев *A. sibirica* (при достижении возраста 160–190 лет), в результате происходит смена возрастных поколений *P. sibirica*. Менее интенсивное, но более стабильное пополнение ценопопуляции *P. sibirica* происходит за счет формирования молодых поколений на полуразложившемся валеже в “окнах”, возникающих после гибели старовозрастных деревьев кедра.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом оба ключевых вида климаксовых черневых осочково-крупнотравно-папоротниковых кедровников Западного Саяна (*Pinus sibirica* и *Abies sibirica*) характеризуются устойчивым состоянием ценопопуляций. Нормальное состояние полночленного двухвершинного онтогенетического спектра *P. sibirica* обеспечивается непрерывным образованием молодых поколений и длительным накоплением взрослых особей в пологе древостоя (на протяжении 300–400 лет). На этапе перехода из имматурного в виргинильное состояние особи *P. sibirica* чаще всего выживают в уже существующих “окнах”, где возобновление крайне немногочисленно (на валеже), либо этот переход приурочен к моменту распада старых биогрупп *A. sibirica* (в возрасте 160–190 лет), под пологом которых постоянно накапливается существенное количество имматурных особей *P. sibirica* (до 896 ± 687 шт. га<sup>-1</sup>). Во втором случае внедрение особей *P. sibirica* в полог древостоя имеет более массовый характер, но происходит мозаично с периодичностью 60–100 лет (по всей площади, занятой элементарной популяцией *P. sibirica*). В результате формируются выраженный “волновой” характер возрастной структуры и групповое размещение древостоя *P. sibirica*. Нормальное состояние полночленного онтогенетического спектра *A. sibirica* с выраженной лево-

сторонней асимметрией свидетельствует о постоянной насыщенности ценопопуляции молодыми поколениями. Формирующаяся в результате абсолютно-разновозрастная структура древостоя *A. sibirica* характеризует устойчивость ценопопуляции.

Рассмотрение онтогенетической структуры с учетом пространственной мозаики сообщества позволило получить представление о характере взаимодействия двух основных видов-ценозообразователей климатических черневых кедровников. Успех совместного устойчивого произрастания этих двух видов кроется в некотором различии экологических требований и существенной разнице в продолжительности генеративного периода развития, который для *P. sibirica* продолжается более 400 лет, а для *A. sibirica* — 80–100 лет. В каждой отдельной пространственной группировке всегда происходит волновой процесс смены численного доминирования *P. sibirica* и *A. sibirica*, приводящий к их динамическому равновесию на значительной площади ненарушенных черневых лесов. Особо следует отметить, что в образовании устойчивых потоков поколений ключевых видов важное значение имеют ветровальные комплексы и крупный валеж, которые обеспечивают не такое массовое, но непрерывное пополнение древостоя молодыми поколениями на открытых участках.

Таким образом, устойчивость черневых кедровников Западного Саяна, ранее подвергавшаяся сомнению [10], подтвердил анализ онтогенетических и возрастных структур ценопопуляций *Pinus sibirica* и *Abies sibirica* с учетом горизонтальной мозаики биогеоценоза, относящегося к фоновому для данной территории типу леса.

Исследование выполнено в рамках Базового проекта № 0356-2016-0708 и при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-05-00781 А).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
2. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.
3. Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains // *Botanica Pacifica. A Journal of Plant Science and Conservation*. 2014. V. 3(1). P. 39–47. doi 10.15372/SJFS20150401
4. Степанов Н.В. Сосудистые растения приенисейских Саян: Дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2014. 791 с.
5. Кедровые леса Сибири / Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И. и др. Новосибирск: Наука, 1985. 257 с.
6. Поликарпов Н.П. Комплексные исследования в горных лесах Западного Саяна // *Вопросы лесоведения*. Красноярск, 1970. Т. 1. С. 26–79.
7. Сукачев В.Н. Некоторые общие вопросы теоретической фитоценологии // *Вопросы ботаники*. М., 1954. С. 290–300.
8. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
9. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.
10. Поляков В.И., Семечкин И.В. Динамика и устойчивость черневых кедровников Западного Саяна // *Лесоведение*. 2004. № 4. С. 1–14.
11. Поляков В.И. Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с.
12. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедрового сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // *Вестник Томского гос. ун-та. Биология*. 2008. № 3(4). С. 24–34.
13. Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79–88.
14. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. 575 с.
15. Ставрова Н.И. Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского Севера России // *Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция*. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. С. 397–407.
16. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
17. Семечкин И.В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
18. Noss R.F. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach // *Conservation Biology*. 1990. V. 4. № 4. P. 355–364.
19. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // *Лесоведение*. 1997. № 4. С. 51–57.
20. Сташкевич Н.Ю., Данилина Д.М., Сенашова В.А. Оценка состояния подростов *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb. в смешанных производных лесах черневого пояса Западного Саяна // *Вестник КрасГАУ*. 2013. № 9. С. 145–149.
21. Ермоленко П.М. Микроклимат хвойно-лиственных молодняков в связи с их фитоценологической структурой в черневом подпоясе Западного Саяна // *Стационарные лесоводственные исследования в Сибири*. Красноярск: Изд. Ин-та леса и др. СО РАН, 1978. С. 52–97.
22. Коловский Р.А. О механизме корневой конкуренции // *Лесоведение*. 1968. № 1. С. 37–43.