

УДК 630*574.9+581.526.426.2+ 581.555.2+581.552

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОЗДНЕСУКЦЕССИОННОГО ЧЕРНЕВОГО КЕДРОВНИКА ЗАПАДНОГО САЯНА¹

© 2020 г. Д. М. Данилина^а, *, Д. И. Назимова^а, М. Е. Коновалова^а

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: dismailova@mail.ru

Поступила в редакцию 29.01.2018 г.

После доработки 11.10.2018 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

Приведены результаты стационарных исследований (с 1965 по 2017 г.) закономерностей динамики пространственной структуры малонарушенных черневых кедровников на примере разновозрастного кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового на позднесукцессионной стадии развития (Западный Саян, 53°01' с.ш., 92°59' в.д., размер постоянной пробы 1.56 га). Показано, что на протяжении полувекowego периода поддерживается динамическое равновесие в составе эдификаторного яруса, тогда как субэдификаторный ярус (пихтовый) и его возрастная структура меняются быстрее и влияют на взаимоотношения синузий нижних ярусов и их роль в процессе возобновления сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* (Du Tour) и пихты сибирской (*Abies sibirica* (Ledeb.)). Каждая синузия характеризуется относительным постоянством числа видов, состава доминантов и соотношения эколого-ценотических групп. Крупнотравно-папоротниковая, вейниково-щитовниковая, борцово-осочковая, осочковая, кисличная синузии разной степени сложности остаются постоянными элементами структуры одного типа леса. Выявлена роль отдельных синузий травяного покрова в возобновлении кедровника в кедровниках крупнотравно-папоротниковой группы типов леса. В господствующей крупнотравно-папоротниковой синузии возобновление кедровника протекает медленно и приурочено к микроповышениям, валежу и ветровальным комплексам. Напротив, в осочковой синузии, где снижена конкуренция трав, возможны периодические вспышки возобновления кедровника в годы высокого плодоношения, но вероятность последующего выживания подростка низка из-за конкуренции с материнским древостоем. Полученные результаты позволяют прогнозировать возрастную динамику малонарушенного черневого кедровника на ближайшие десятилетия при колебаниях погодно-климатических условий, типичных для последнего векового цикла, но при отсутствии катастрофических нарушений. Разнообразие микробиотопов и синузий внутри биогеоценоза поддерживает устойчивость горной экосистемы в целом и будет иметь важное значение для моделирования процесса возобновления и размещения деревьев в пространстве на последующих стадиях развития пихтово-кедрового древостоя в черневом поясе гор.

Ключевые слова: горно-черневой позднесукцессионный пихтово-кедровый (*Pinus sibirica* + *Abies sibirica*) лес, долговременный мониторинг, картирование, разнообразие структуры, синузии, возобновление, микробиотопы, факторы устойчивости экосистем.

DOI: 10.31857/S0024114820050034

Сложность пространственной структуры позднесукцессионных лесных сообществ является одним из важнейших факторов поддержания устойчивости лесных экосистем в условиях погодноклиматических флюктуаций и других форм внешнего воздействия. Однако вопросы упорядоченности элементов структуры зрелых (позднесукцессионных) сообществ в ходе возрастной динамики остаются недостаточно изученными в различных климато-географических районах.

Выявлению структурной организации лесных биогеоценозов на разных стадиях посвящено большое число работ. При этом особого внимания заслуживают многолетние комплексные исследования на постоянных объектах мониторинга (Дыренков, 1966; Лашинский, 1981; Комарова, 1992; Восточноевропейские ..., 2004; Москалюк, 2012; Санников и др., 2012; Рубцов, Рыбакова, 2016; Vaker, 1996; Korb, Ranker, 2001; Closset-Kopp et al., 2006; Ismailova, Nazimova, 2010; Bilek et al., 2011; Vasek et al., 2017; и др.). Детальные исследования структуры черневых кедровых лесов в горах Западного Саяна проводятся с 1960 г. как часть программы по изучению лесных биогеоценозов, об-

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ КНЦ СО РАН (0356-2019-0024), а также при финансовой поддержке РФФИ (18-05-00781А).

ладающих естественной устойчивостью и имеющих высокую научную ценность (Поляков, 2007; Назимова и др., 2015). Они могут служить эталонными лесами, сохранившими сложную пространственную структуру, как вертикальную (ярусную), так и горизонтальную (мозаичную), с выраженной “синузильностью разного порядка” (Сукачев, 1972). Наряду с синузильностью нижних ярусов существуют также “возрастные парцеллы” — как стадии популяционной динамики древесных видов внутри биогеоценоза (Дылис, 1969). Они играют основную роль в поддержании устойчивости эдификаторных видо-лесообразователей и непрерывном развитии лесного биогеоценоза. Горный рельеф обостряет проблему неоднородности экотопического фона внутри конкретного участка биогеоценоза, однако не менее выражена и роль фитоценоза, наиболее активного блока экосистемы, преобразующего внутреннюю среду обитания всей биоты и создающего разнообразие микросред (микробиотопов) внутри биогеоценоза.

Целью исследования послужило изучение пространственной структуры позднесукцессионного черневого кедровника, развивавшегося многие века в условиях избыточно влажного климата, горного рельефа и полного отсутствия пожаров и рубок. Выявление движущих сил и процессов динамики структуры малонарушенных пихтово-кедровых лесов важно для понимания закономерностей функционирования и прогнозирования их развития в условиях текущих и будущих природно-антропогенных изменений. С позиций учения о лесном биогеоценозе в ходе комплексных исследований предстояло раскрыть роль отдельных элементов структуры лесного фитоценоза в поддержании многолетней динамической устойчивости коренного биогеоценоза.

Кедровник осочково-крупнотравно-папоротниковый, один из самых распространенных типов леса в черневом поясе Западного Саяна, является репрезентативным для демонстрации разнообразия и динамики фитоценотической структуры черневого кедровника и специфики лесообразовательного процесса. Особенность черневых кедровников составляет мощное развитие травяного яруса, выполняющего важную роль в биологическом круговороте, сопоставимую с ролью эдификаторного яруса. Это принципиальное отличие черневых кедровников от горно-таежных неоднократно подчеркивали лесоводы, таксаторы, физиологи и другие специалисты (Кедровые ..., 1985; Nazimova et al., 2014).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Многолетнее изучение структуры черневых кедровников проводится с 1960-х годов на базе Ермаковского научного стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Постоянная

пробная площадь (пр. пл.) 3 заложена в 1960 г. под руководством И.В. Семечкина. Объект расположен в черневом высотном поясе типовой леса (ВПК) на абсолютной высоте 530 м (координаты 53°01' с.ш., 92°59' в.д.). Типы леса крупнотравно-папоротниковой группы являются наиболее широко распространенными в пределах черневого пояса на высотах от 350 до 800–900 м над ур. моря (Типы ..., 1980). Доля кедровников крупнотравно-папоротниковых среди всех черневых кедровников на территории Танзыбейского участкового лесничества составляет 59%, доля пихтарников с кедром крупнотравно-папоротниковых — 32%. Они занимают 16582 га (28% от общей площади черневого ВПК).

Район исследований характеризуется суммой температур за период выше +10°C порядка 1650–1700°C и суммой осадков за год 700–1300 мм. Продолжительность периода активной вегетации составляет 110–115 дней (Типы лесов ..., 1980). Пр. пл. 3 общей площадью 1,56 га заложена в бассейне р. Малый Кебеж, в средней части склона юго-западной экспозиции крутизной 22°–25°.

Почва территории горная лесная бурая высокощелебнистая на делювии хлоритовых сланцев, сформирована в условиях промывного режима и хорошего дренажа, развитого внутрипочвенного стока. В верхних горизонтах отмечено высокое содержание гумуса (15–26%). Плиты сланцев начинаются уже с глубины 20–40 см и покрыты глинистыми натекками, их количество и размеры увеличиваются с глубиной. Общая мощность почвенного профиля — 130 см (Вишнякова и др., 1968).

Насажение представляет собой позднесукцессионную стадию развития со сложной пространственной (как вертикальной, так и горизонтальной) структурой всего сообщества, абсолютно разновозрастным строением ценопопуляций эдификаторных видов, единичным валежом различной степени разрушения и отсутствием следов масштабных нарушений (рубок и пожаров). Проведено три этапа перерасчета таксации всего древостоя (1965, 1990, 2017 гг.). Возраст деревьев, каждое из которых пронумеровано, актуализировали по данным инструментального определения, выполненного в 1999 г. В соответствии с классификацией, предложенной С.А. Дыренковым (1984) и И.В. Семечкиным (2002) возрастная структура древостоя сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* (Du Tour), далее — кедр) отнесена к циклично-разновозрастному типу, а пихты сибирской (*Abies sibirica* (Ledeb.), далее — пихты) — к абсолютно разновозрастному. Условное разделение древостоя на поколения осуществлялось в соответствии с принятым в таксации правилом: возраст деревьев одного поколения не должен отличаться более чем на два класса (для кедр — 80 лет, для пихты — 40 лет). Проводились повтор-

Таблица 1. Динамика основных показателей древостоя на пр.пл. 3 по ярусам

Год	Ярус	Состав*	H_{cp} , м	M , м ³ га ⁻¹	Полнота	N , шт. га ⁻¹	
						кедр	пихта
1965	I	6К(193)3К(282)1П(136) + К(370) ед.Б(101)	27.5	486	0.71	164	44
	II	8П(87)1К(110)1П(43)	13.9	27	0.13	13	269
1990**	I	7К(219)3К(306) + П(155), К(395)	28.1	457	0.65	135	15
	II	8П(107)2П(57) + К(145)	16.4	45	0.17	8	287
2017	I	7К(246)3К(333) + 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

* В скобках указан средний возраст деревьев.

** По данным В.И. Полякова (2007).

Примечание: К — сосна кедровая сибирская, П — пихта сибирская, Б — береза пушистая; H_{cp} — средняя высота древостоя; M — запас сырорастающей древесины; N — число деревьев (густота).

ные геоботанические описания с привязкой к определенному сезонному состоянию по общей методике В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961). Вертикальная и горизонтальная неоднородность фитоценотической структуры изучались методами картирования и профилирования. Горизонтальная структура древостоя и травяного яруса закартирована в масштабе 1 : 100, для чего вся площадь разбивалась на квадраты 25 м². Мозаичность травяного покрова изучалась на уровне синузий. Под синузиями (термин предложенный Х. Гамсом в 1918 г.) понимаются "...структурные части фитоценозов и биогеоценозов, характеризующиеся определенным видовым составом, определенным экологическим характером видов их составляющих и пространственной обособленностью, а, следовательно, и особой фитоценотической средой (микросредой), создаваемой растениями данной синузии" (цит. по: (Сукачеву, 1972, с. 271)). Термин трактуется широко и предполагает разное время существования синузий в биогеоценозе (фитоценозе). Описания каждой синузии выполнялись в разные сезонные сроки (1972, 1981, 1989, 2008, 2017 гг.). Состояние естественного возобновления пород оценивалось путем учета подростов на площадках 4 м² с привязкой к синузиям и микробиотопам в 1967, 2005, 2007, 2011 и 2017 гг. Возраст подростов определен по мутовкам. Структура видовой разнообразия каждой синузии оценена по соотношению обилия видов эколого-ценотических групп (ЭЦГ) (Молокова, 1992; Назимова и др., 2012).

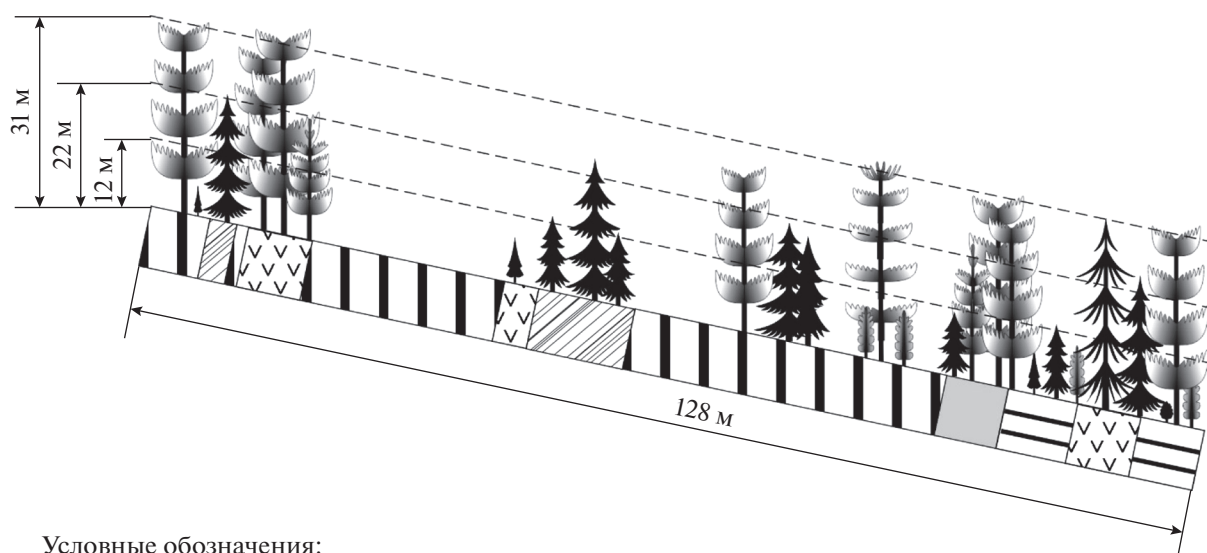
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное строение черневого кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового характеризуется сложностью и выраженной согласованностью динамики структурных компонентов. Особенности состава и структуры древостоя влияют на формирование пространствен-

ной мозаики нижних ярусов, что в свою очередь определяет особенности возобновительного процесса. В результате такого взаимодействия на протяжении жизни многих поколений ключевых видов происходит формирование устойчивого позднесукцессионного сообщества.

Древостой. Древостой имеет типичный для черневых лесов Западного Саяна смешанный кедрово-пихтовый состав, сложную вертикальную структуру и неравномерную сомкнутость крон (0.3–0.9) (рис. 1, 2). Изменения таксационных показателей древостоя за весь период наблюдения приведены в табл. 1.

Горизонтальная структура кедровника складывается чередованием плотных биогрупп деревьев и световых окон в пологе древостоя. Кедр по площади размещен группами (по 5 ± 1 шт. со смыканием крон) в форме линейных структур и куртин, приуроченных к микроповышениям рельефа, образованным ветровальными комплексами и старым валежом. Редкостойность и мозаичность горизонтальной структуры древостоя кедра связаны с особенностями его возобновления в черневых лесах, обусловленными высокой конкуренцией за свет и элементы минерального питания с мощно развитым травяным покровом из папоротников и крупнотравья (Назимова, Ермоленко, 1980). Пихтовая часть древостоя также имеет неравномерное размещение по площади (по 7 ± 1 шт. со смыканием крон), в связи с приуроченностью возобновления пихты к участкам вблизи крон крупных деревьев. Как результат образуются довольно крупные биогруппы деревьев кедра и пихты (по 10 ± 2 шт. деревьев первого яруса со смыканием крон) с высокой сомкнутостью крон (0.6–0.9). Незначительная часть площади (около 5–10%) занята разреженным пологом (сомкнутость 0.4–0.6). Окна в пологе древостоя занимают ровные или слегка пониженные участки с мощно развитым ярусом крупнотравья и папоротников.



Условные обозначения:

Вид деревьев	Онтогенетическое состояние					Синузия	
	имматурное	вигинильное	генеративное молодое	генеративное зрелое	субсинильное		
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour						Осочковая	
<i>Abies sibirica</i> Ledeb						Вейниково-щитовниковая	
						Кисличная	
						Крупнотравная-папоротниковая	
						Борцово-осочковая	

Рис. 1. Вертикальный профиль черного кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового на горном склоне крутизной 22°–25°.

За прошедший период наблюдения вертикальная структура древостоя усложнилась вследствие активного пополнения древостоя молодыми особями пихты (табл. 1). Следует отметить, что деление на ярусы (как и на поколения) сильно затруднено разновозрастностью структуры древостоя. Господствующий полог древостоя сложен тремя поколениями кедра (246, 333 и 422 лет) и старшим поколением пихты (182 лет). Во второй ярус древостоя входит второе поколение (134 лет) пихты и четвертое поколение кедра, самое неоднородное по своей возрастной структуре (172 лет). Третий ярус сформирован третьим (74 лет) и четвертым (50 лет) поколениями пихты, представленными молодыми генеративными и виргинильными деревьями.

Подлесок средней густоты, представлен двумя подъярусами (общая сомкнутость – 0.3). Первый подъярус разреженный (высотой 2–6 м): *Sorbus sibirica*, *Padus avium*, *Sambucus racemosa*. Второй подъярус более сомкнут, высотой 1–1.2 м, господствуют *Spirea chamaedrifolia*, *S. media*, с участием *Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*. Распределение подлеска находится в прямой зависимости от состава и строения древесного яруса. В ходе естественной динамики древостоя локально при вывалах крупных кедров отмечается разрастание спиреи, карданы древовидной.

Травяной покров. Особенностью сезонного развития травяного яруса черного кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового является выраженный весенний аспект эфемероидов (*Corydalis bracteata*, *Anemone altaica*, *A. reflexa*, *Viola uniflora*, *V. selkirkii*) общим обилием 40–50%, чуть позже – с участием *Pulmonaria mollis*, *Adoxa moschatellina*, *Allium microdiction*, *Anemone baicalensis*. В этот период папоротники и виды крупнотравья только начинают вегетацию.

В начале лета (июнь) в травяном ярусе четко выделяются следующие синузии (экологически и флористически, структурно обособленные мозаики): крупнотравно-папоротниковая, вейниково-щитовниковая, борцово-осочковая, осочковая, кисличная. Уровень их сложности и степень приуроченности к эдификаторному ярусу различны, как и продолжительность существования во времени. Первое описание основных структурных элементов травяного яруса приведено в работе Т.С. Кузнецовой (1969).

Наиболее полно отражает условия местопрорастания (экотоп) мощно развитая **крупнотравно-папоротниковая синузия**. Она представлена под разреженным пологом древостоя, в просветах и окнах верхнего полога (общее проективное покрытие (ОПП) до 100%, высота 80–120 см, со-

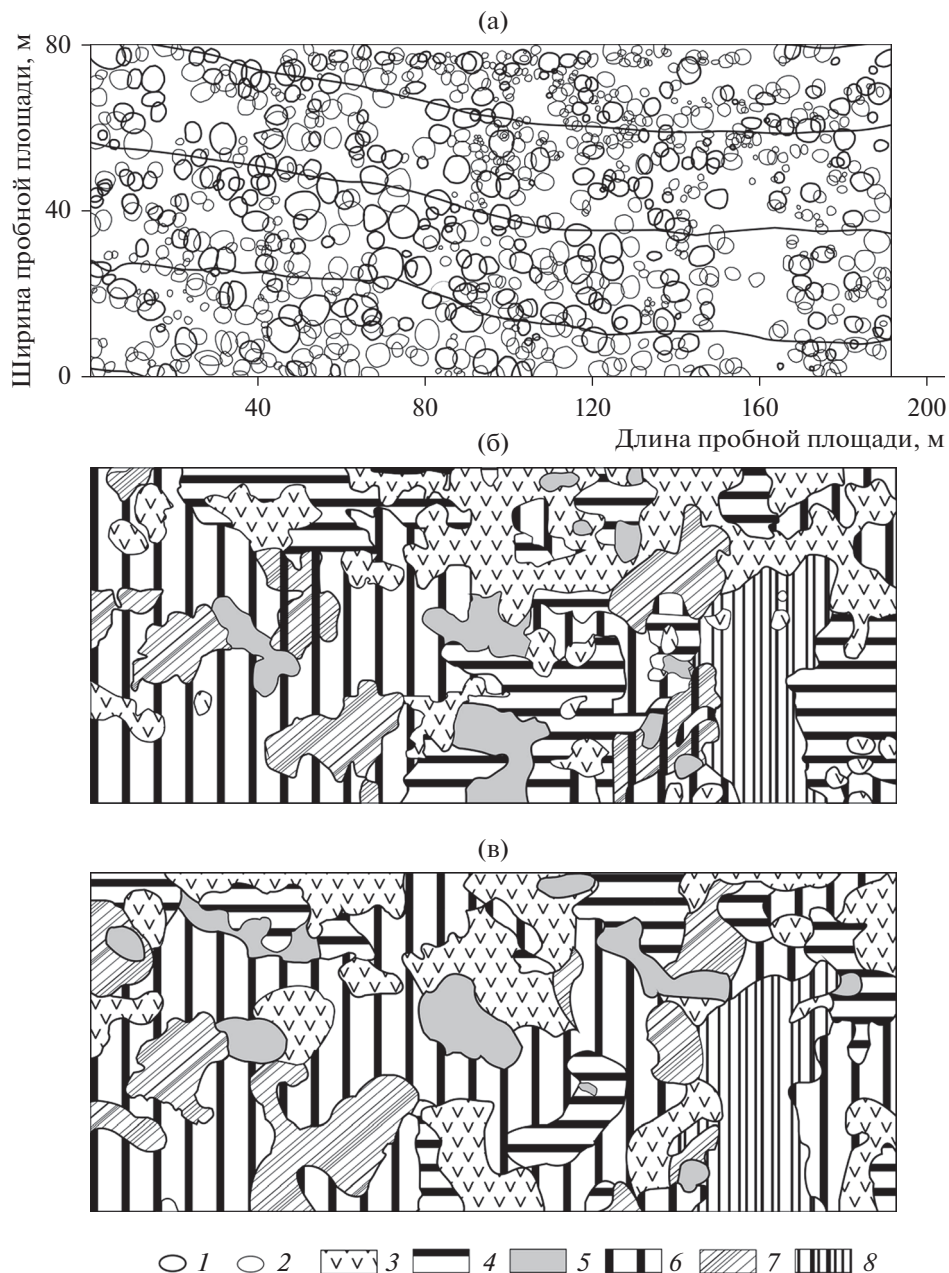


Рис. 2. Горизонтальная структура древостоя черного кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового по данным 1972 г. (а); синузидальная структура травяного покрова в 1972 г. (б) и 2017 г. (в). Виды деревьев: 1 – сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour.); 2 – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.); синузиды: 3 – осочковая; 4 – вейниково-щитовниковая; 5 – кисличная; 6 – крупнотравно-папоротниковая; 7 – борцово-осочковая; 8 – крупнотравно-папоротниковая (лог).

мкнутость 0.4 и менее). Доминируют: *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Diplazium sibiricum*, *Aconitum septentrionale*, *Paeonia anomala*, *Crepis sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Anemone baicalensis*. С обилием Sol встречаются: *Polystichum braunii*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *Euphorbia pilosa*, *Senecio nemorensis*, *Pleurospermum uralense*, *Delphinium elatum*, *Cacalia hastata*, *Pulmonaria mollis*, *Crucifera krylovii* и др. Она наиболее богата по составу

(41–45 видов, обильны борео-неморальные и неморальные гигромезофиты). Вес воздушно-сухой массы трав – 187.2 г м⁻² (данные по надземной фитомассе синузид – по Т.С. Кузнецовой, 1969).

Вейниково-щитовниковая синузида приурочена к участкам с сомкнутостью крон (0.4–0.6) и близко расположенных выходов хлоритовых сланцев, где идет интенсивный вынос продуктов почвообразования и выветривания. В составе до-

минируют *Dryopteris expansa* и *Calamagrostis obtusata*, с участием таежного мелкотравья: *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, а также *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Equisetum pratense*, *Milium effusum*, *Viola uniflora*, *Polemonium caeruleum* и др. (ОПП 60–70%, высота 60–70 см). Число видов в составе синузии 30–35, это бореальные и борео-неморальные мезо- и гигромезофиты. Вес воздушно-сухой массы трав – 113.1 г м⁻².

Борцово-осочковая и осочковая синузии приурочены к более сухим и слегка выпуклым участкам (под крупными кедрями), а также к участкам древостоя со вторым ярусом пихты. Структуру борцово-осочковой синузии формируют *Carex macroura* и *Aconitum septentrionale* (ОПП 60–70%, высота 70 (120) см). Общее число видов 20–26. Возрастает роль подлеска из *Spiraea chamaedryfolia* и *S. media*, *Caragana arborescens*, *Sorbus sibirica*. Вес воздушно-сухой массы трав – 75.7 г м⁻². Осочковая синузия занимает подкороновые участки одиночных кедров и их групп с участием молодых пихт (*Carex macroura* с примесью видов таежного мелкотравья и теневых трав). Она представляет собой обедненный вариант борцово-осочковой синузии (ОПП 70–80%, высота 20–40 см, число видов 16–18, с высокой долей участия ксеромезофильной осочки). Вес воздушно-сухой массы трав – 67.9 г м⁻².

Кисличная синузия (*Oxalis acetosella*, с незначительным участием теневых трав и таежного мелкотравья) развивается под сомкнутыми био-группами пихт в условиях сильного затенения (ОПП 20–30%, высота 3–8 см). Здесь проявляется наибольшее влияние эдификаторного яруса. В отличие от остальных ранее рассмотренных синузий время ее существования ограничено немногими десятками лет, периодом изреживания и выхода крупного пихтового подростка в древесный ярус. Число видов, слагающих синузию, 11–13.

Фрагментарно на незначительной площади встречается крупнотравно-страусниковая синузия, приуроченная к вогнутому микрорельефу и более характерная для долинного кедровника крупнотравно-страусникового.

В ходе возрастной динамики насаждения (1965–2017 гг.) каждая синузия сохраняет относительное постоянство числа видов, состава доминантов, при варьировании обилия отдельных видов. Степень трансформации основных экологических и почвенных параметров определяется особенностями древостоя и его размещением по площади, различиями в составе, структуре и биомассе синузий. Это отражается на составе подстилок, температуре, влажности и химическом составе почв и других параметрах. По данным З.В. Вишняковой с соавторами (1968) и Т.С. Кузнецовой (1969) наименьшая весовая влажность почвы отмечается под кронами кедровника в осочковой синузии

(28–50%), что связано с их способностью задерживать атмосферные осадки. Крупнотравно-папоротниковая синузия приурочена к разреженным участкам верхнего полога, поэтому задержка влаги кронами минимальна (весовая влажность почвы 120–160%). Чем кислее подстилка, тем хуже идет разложение органического вещества. В осочковой синузии наиболее медленно разлагается опад кедровника и осочки большехвостой (кислотность подстилки 4.5–5.0). Кислотность снижается при улучшении ее разложения, количество мобилизованного азота увеличивается. Глубина снежного покрова оказывает влияние на температурный режим почв и глубину ее промерзания. Более благоприятны условия для развития эфемероидов в крупнотравно-папоротниковой синузии (глубина снежного покрова 75 см).

Таким образом, в пределах одного эталонного участка типа леса (биогеоценоза) в сходных микробиотопах складываются устойчивые группировки растений одной формы ассоциирования, сходные по экологическим требованиям. Их сочетание формирует мозаичный травяной ярус. Наличие столь отличных синузий является показателем достаточно выраженной неоднородности экотопических условий, которая значима для травяного яруса, возобновления, но не играет определяющей роли для существующего на этом пространстве эдификаторного яруса.

Среди структурных элементов кедровника, усиливающих неоднородность и создающих разнообразие микробиотопов, отмечены редкие ветровально-почвенные комплексы, сформировавшиеся после вывалов с корнями старовозрастных кедров и пихт; единичных обломков стволов кедровника и пихты (называемых “остолопами”), скопленных валежа на разных стадиях разложения и отдельных экземпляров сухостоя пихты. От размеров отдельного или группы отмерших деревьев зависит формирование окон. Крупные окна в кедровнике довольно длительное время сохраняют занимаемую площадь, поскольку мощно развитый покров из папоротников и видов лугового крупнотравья препятствует успешному возобновлению в них. Однако по периферии, а иногда и в центре окон на валеже формируются группы пихт и подлеска, которые могут явиться начальной стадией освоения пространства древесными видами.

С различиями в травяном покрове связано и развитие синузий мхов. Тонкий прерывистый слой борео-неморальных влаголюбивых мхов отмечается только в вейниково-щитовниковой и крупнотравно-папоротниковой синузиях (проективное покрытие до 20–40%): *Plagiomnium cuspidatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Drepanocladus* sp., *Mnium* sp., *Bryum* sp., *Rhodobrium roseum*, *Climacium dendroides*. В осочковой и борцово-осочковой си-

Таблица 2. Динамика доли площадей синузий (%) в кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом

Синузия	Доля площади синузий, %		
	1967 г.	1972 г.	2017 г.
Крупнотравно-папоротниковая	33	31	38
Вейниково-щитовниковая	13	19	12.5
Борцово-осочковая	20.5	12.5	13
Осочковая	19*	23.5	20
Кисличная	6.5	6	7.5
Крупнотравно-папоротниковая (лог)	8	8	9

* Включает щитовниково-осочковую синузию.

нузиях моховой покров практически отсутствует. На полуразложившемся валеже формируют синузии главным образом таежные мхи (общая мощность слоя мхов 2–5 см): *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. squarrosus*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*. Присутствие валежа, покрытого зелеными мхами, играет важную роль в появлении следующей генерации кедр и пихты, хотя его площадь невелика (10–15% от общей поверхности почвы).

Пространственно-временная изменчивость структуры по данным картирования и анализа спектров ЭЦГ. Результаты повторного картирования (1972 и 2017 гг.) отражают изменения локализации синузий на пробной площади (рис. 2, табл. 2). Господствующая (основная) крупнотравно-папоротниковая синузия, связанная с наиболее разреженными участками верхнего полога, сохраняет видовой состав, структуру, долю занимаемой площади, но меняет отчасти контуры и местоположение. Наиболее заметны изменения мозаики осочковой и кисличной синузий. Пятна борцово-осочковой синузии местами трансформируются в осочковые. *Carex macroura* характеризуется активной стратегией, занимая новые участки у приствольных кругов, в подкромных пространствах кедр и под пологом пихтовых биогрупп. Пихта, выходя во второй ярус, начинает активнее преобразовывать среду (изменяя световой режим, влажность и температуру воздуха и почв). Под группами густого пихтового подроста обозначаются мелкие участки кисличной синузии. По мере роста пихты и увеличения освещенности осочка и кислица вытесняются вейником и щитовником. Отмечена трансформация и других (вейниково-щитовниковой, борцово-осочковой) синузий, в которых меняется обилие и степень развития трав в годы повышенной влажности (разрастание борца) или периоды относительно сухого лета (“низкорослость” папоротников и крупнотравья, снижение надземной массы трав на 20–30%, по данным Т.С. Кузнецовой (1969) и собственным наблюдениям). Это не меняет принципиального хода естественной динамики, но временно пере-

распределяет роли отдельных ЭЦГ и видов-доминантов (разногодичные флюктуации фитоценоза в связи с погодными особенностями лет).

Соотношение мозаик синузий по площади (по результатам картирования 1967, 1972 и 2017 гг.) несколько колеблется, но в целом остается стабильным в течение 50 лет: сохраняется господство крупнотравно-папоротниковой (основной) синузии (33, 31, 38%), при заметной доле вейниково-щитовниковой, с преобладанием теневых мезофильных трав (13, 19 и 12.5%) и осочковой, наиболее ксеромезофильной (19, 23.5 и 20%). Переходная борцово-осочковая синузия год за годом уменьшается по площади (20.5, 12.5 и 13%) в пользу основной. Выявленная картина логична и говорит об устойчивости фитоценотической структуры черневого кедровника в отсутствие резких погодноклиматических колебаний, в том числе засух. Последние не свойственны избыточно влажному климату черневого пояса.

На протяжении 50 лет естественного развития кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового все отмеченные синузии, различные по функциям в биогеоценозе, остаются постоянными элементами структуры одного типа леса (климаксовые, или коренные синузии по Т.А. Комаровой (1992)). Динамика популяции лесообразователей (появление окон, вывалов, рост биогрупп пихты) играет ведущую роль на части пространства, изменяя синузиальную структуру нижних ярусов и верхние горизонты почвенных профилей. К ним полностью приложимо понятие парцеллы, введенное Н.В. Дылисом (1969). В молодых пихтовых биогруппах парцеллярность проявляется более четко. В отличие от них кедровый подрост не образует явных биогрупп, и вместо парцелл формируются лишь синузии травяного яруса. Почвенно-гидрологические факторы имеют решающее влияние на формирование этой неоднородности.

Соотношение эколого-ценотических спектров видов травяного покрова дает расширенное представление о многолетней изменчивости и по-

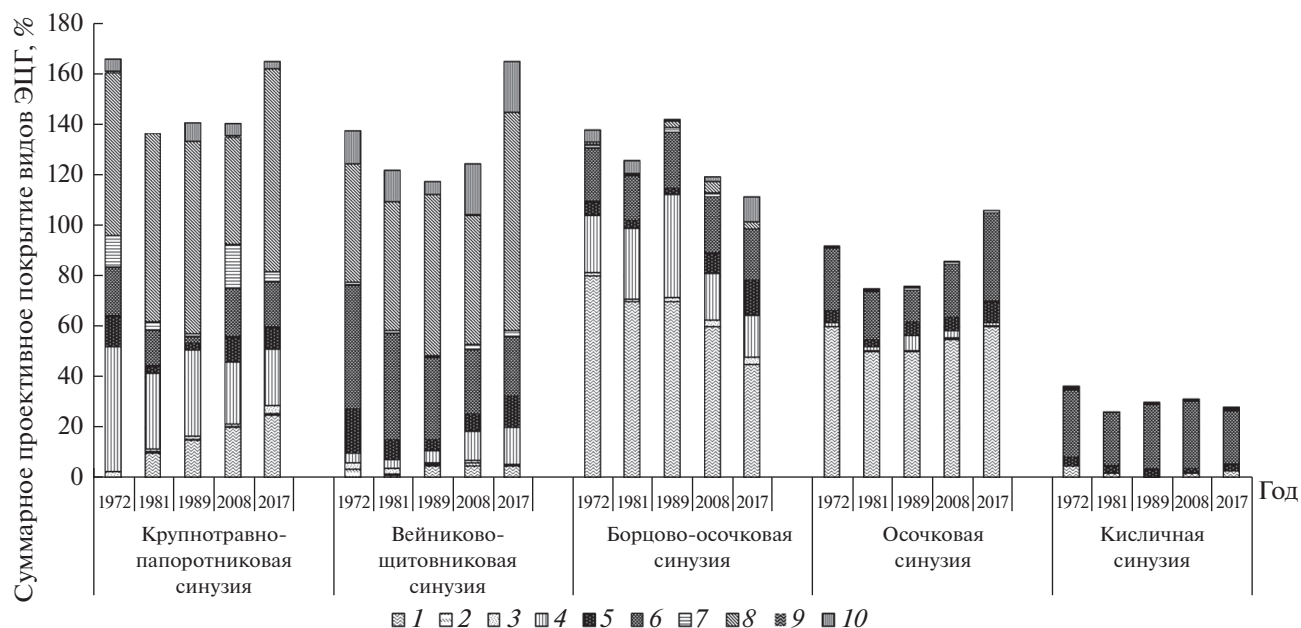


Рис. 3. Изменение спектров ЭЦГ видов в синузиях. 1 – группа осочки; 2 – группа боровых видов; 3 – группа лугового и лугово-лесного разнотравья и злаков; 4 – лугово-лесное крупнотравье; 5 – тенистые травы; 6 – таежное мелкотравье; 7 – неморальные реликты; 8 – крупные лесные папоротники; 9 – травяно-болотные виды; 10 – группа вейника тупоколоскового.

стоянстве состава ЭЦГ в кедровнике. Каждая синузия на протяжении почти полувекового периода наблюдения сохраняет свой видовой состав, соотношение ЭЦГ в спектре и состав доминантов (рис. 3). Эдификаторная крупнотравно-папоротниковая синузия, развиваясь в условиях наибольшего освещения, сохраняет господство видов лугово-лесного крупнотравья и крупных лесных папоротников с участием неморальных реликтов, нарастанием доли осочки к 2017 г. Вейниково-щитовниковая синузия, развитая под более сомкнутым пологом кедров и пихты, представлена щитовником и вейником тупоколосковым с заметным участием видов таежного мелкотравья. Борцово-осочковая синузия сложена видами лугово-лесного крупнотравья и осочкой большехвостой. Ее обедненный вариант – осочковая синузия – приурочена к более сухим и выпуклым участкам микрорельефа и подкрановым участкам кедров. Кисличная синузия сохраняет доминирование таежного мелкотравья с незначительным участием теневых трав. Отдельные колебания долей ЭЦГ в спектре во времени связаны как с незначительными трансформациями синузаций, так и с погодными флюктуациями.

Возобновление кедров и пихты. Этот вопрос заслуживает особого внимания и изучался достаточно подробно (Бабинцева, 1966; Кедровые ..., 1985; Ермоленко, 1981, 1991; и др.). В данной статье показана типичная для всех черневых кедровников картина слабого естественного возобнов-

ления, получившая на пр. пл. 3 подтверждения в течение всего срока мониторинга (50 лет). Обилие подростов кедров в среднем по годам составило 399 ± 57 шт. га⁻¹. Подрост пихты преобладал по численности (1309 ± 72 шт. га⁻¹) во все годы учета.

Мозаика микробиотопических условий и горизонтальной структуры нижних ярусов растительности определяют неравномерность размещения молодого поколения древесных видов (рис. 4). Особенно неравномерно расположен по площади подрост кедров (встречаемость 37%), в отличие от пихты (62% встречаемости).

В целом в горно-черневом кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом наиболее благоприятными структурными элементами для поселения кедрового и пихтового подростов являются вейниково-щитовниковая, борцово-осочковая и осочковая синузии травяного яруса, связанные с участками сомкнутых куртин пихтово-кедрового древостоя и приствольными кругами единичных крупных деревьев кедров. Однако выживанию молодых поколений лесообразователей препятствует корневая и световая конкуренция со стороны материнского полога, особенно под пологом плотных биогрупп пихты. В связи с этим происходит постоянная гибель подростов кедров в возрасте 5–10, пихты – 20–40 лет. Как отмечал П.М. Ермоленко (1991), в кедровниках отпад подростов кедров достигает 40–60%, но восполнение подростов значительно превышает его отпад. Большая возобновительная способность и тене-

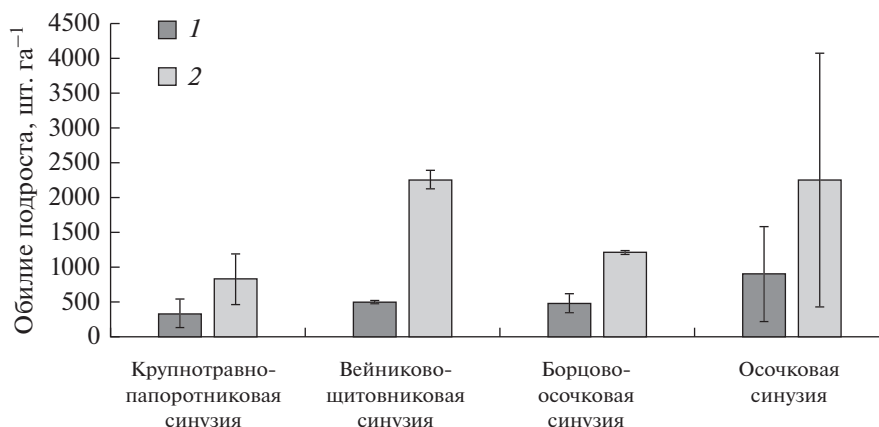


Рис. 4. Густота возобновления кедра (1) и пихты (2) (средняя за период наблюдений) в синузиях черного кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового.

выносливость пихты позволяет ей постепенно внедряться в основной полог древостоя. И только после формирования и дальнейшего распада пихтового древостоя происходит переход выжившего подростка кедра в древостой. Таким образом, непрерывное образование молодых поколений кедра в борцово-осочковой и осочковой синузиях представляет собой постоянно обновляющийся резерв возобновления, переходящего в древостой только в случае распада господствующего полога древостоя. В то же время в вейниково-щитовниковых и крупнотравно-папоротниковых синузиях под относительно разреженным пологом древостоя и в окнах формирование новых поколений коренных (позднесукцессионных) пород приурочено исключительно к ветровальным комплексам и крупному валежу, образующимся при отпаде кедра, достигшего возраста 260–300 лет. Как следствие, для кедра характерно чередование условно-разновозрастных, а для пихты – абсолютно-разновозрастных поколений.

Постепенный распад перестойных поколений кедра улучшает условия роста оставшихся поколений лесообразователей и влечет за собой образование новых молодых поколений леса.

Исследования на экспериментальных пробных площадях в других коренных типах леса горно-черного пояса позволяют прийти к некоторым обобщениям. Высокий уровень биоразнообразия, многокомпонентность состава, сосуществование разных эколого-ценотических групп видов, формирующих устойчивые синузии, а также видов с разными стратегиями выживания – все это вместе обеспечивает устойчивость позднесукцессионного лесного биогеоценоза в условиях неравновесности среды обитания в горах. Имеет большое значение, в частности, высокая толерантность кедра к колебаниям гидротермических условий, способность к адаптации в случаях воздействия

насекомых, грибных заболеваний, повреждения ветром и другими неблагоприятными факторами. Основным фактором риска для кедра в черном поясе является конкуренция за свет со стороны трав, не позволяющая ему выжить на первых стадиях роста и развития. Шанс появиться подросту и выжить предоставляется в случае появления окон (после буреломов и ветровалов) и заноса семян в подходящие микробиотопы с разреженным травяным покровом и пятнами мхов. С этих позиций становится более понятной ведущая роль разнообразия микробиотопов и наличия подходящих синузий для поддержания жизнеспособности популяции кедра как эдификатора.

Заключение. Подведены итоги стационарного изучения пространственно-временной структуры и динамики кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового (1965–2017 гг.), широко распространенного в черном поясе Западного Саяна. Полученные результаты позволяют обсуждать и прогнозировать возрастную динамику малонарушенного черного кедровника с учетом развития верхнего кедрового полога древостоя, роста биогрупп пихты, особенностей формирования окон, вывалов, разнообразия микробиотопов и синузий нижних ярусов в горных условиях. Исследованный участок леса может рассматриваться как эталонный биогеоценоз, не затронутый рубками и пожарами. Его пространственная структура сформирована в ходе многовековой сукцессии и дает образец устойчивости во времени. Постоянство его функционирования поддерживается разновозрастной структурой эдификаторного яруса и способностью кедрового подростка долго выдерживать световую конкуренцию трав и пихты, накапливать свою численность и формировать несколько поколений под материнским пологом. Наряду с парцеллярной структурой, определяемой возрастной мозаикой пихтового подростка и биогруппами взрослых кедров, в

биогеоценозе четко фиксируется неоднородность (синузиальность) травяного покрова, связанная с различиями микробиотопов. Ослабленная зависимость от эдификатора при более тесной связи с почвенно-гидрологическим режимом позволяет структурным элементам травяного покрова подерживать устойчивость (резистентность) биогеоценоза. Это ключ к пониманию устойчивости многокомпонентного черневого кедровника на протяжении длительного времени.

На примере изученного кедровника показано, что тип леса в горных условиях всегда имеет внутренне неоднородную структуру, которая может быть раскрыта в полном объеме лишь на постоянных участках, охватывающих достаточно крупную площадь с однородным древостоем, в границах одного типа лесорастительных условий. ЭЦГ видов играют роль функциональных звеньев, реагирующих на изменения внешних и внутренних факторов среды. Выявлена связь основных элементов мозаики нижних ярусов с возрастной структурой эдификаторного яруса. Синузии травяного покрова (крупнотравно-папоротниковая, вейниково-щитовниковая, борцово-осочковая, осечковая, кисличная) остаются постоянными элементами фитоценотической структуры одного типа леса на протяжении полувекowego периода и дольше.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабинцева Р.М.* Природа возобновительного процесса в кедровых лесах Западного Саяна: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Красноярск: Изд-во Института леса, 1966. 21 с.
- Вишнякова З.В., Зуева К.Г., Кузнецова Т.С., Чагина Е.Г.* О взаимодействии леса и почвы // Лес и почва. Тр. Всесоюз. науч. конф. по лесному почвоведению (15–19 июля 1968). Красноярск: Красноярское книж. изд-во, 1968. С. 494–531.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
- Дылис Н.В.* Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.
- Дыренков С.А.* Структура еловых древостоев в юго-западной части Вычегодско-Мезенской равнины // Ботанический журн. 1966. № 8. С. 1149–1156.
- Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
- Ермоленко П.М.* Высотно-поясные особенности роста кедра и пихты в Западном Саяне // Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск: Наука, 1981. С. 19–53.
- Ермоленко П.М.* Возрастная и восстановительная динамика структуры темнохвойных лесов Западного Саяна // Теория лесообразовательного процесса: Тезисы докладов Всесоюзного совещания. Красноярск: Изд-во КНЦ СО АН СССР, 1991. С. 48–50.
- Кедровые леса Сибири / Отв. ред. Исаев А.С. Новосибирск: Наука, 1985. 256 с.
- Комарова Т.А.* Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1992. 224 с.
- Кузнецова Т.С.* Фитоценотическая структура кедровников Западного Саяна // Типы лесов Сибири. Красноярск: Изд-во ИЛ СО РАН, 1969. Вып. 2. С. 25–77.
- Лащинский Н.Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с.
- Молокова Н.И.* Эколого-ценотический анализ и феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса (на примере гумидных районов Саян): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.5. Красноярск: Институт леса СО РАН, 1992. 16 с.
- Москалюк Т.А.* Ценотическая структура лиственничников зеленомошных на юге Магаданской области // Лесоведение. 2012. № 3. С. 19–32.
- Назимова Д.И., Ермоленко П.М.* Динамика синузиальной структуры при восстановительных сукцессиях в черневых кедровниках Западного Саяна // Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 54–87.
- Назимова Д.И., Дробушевская О.В., Данилина Д.М., Коновалова М.Е., Кофман Г.Б., Бугаева К.С.* Биоразнообразие и динамика низкогорных лесов Саян: региональный и локальный уровни // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Кн. 1. С. 131–172.
- Назимова Д.И., Коновалова М.Е., Данилина Д.М., Пономарев Е.И., Сташкевич Н.Ю., Бабой С.Д.* Исследования долговременной динамики лесов в пергумидном климате Западного Саяна (Ермаковский стационар Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН) // Сибирский лесной журн. 2015. № 4. С. 3–17.
- Поляков В.И.* Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с.
- Рубцов М.В., Рыбакова Н.А.* Динамика парцеллярной структуры лесных фитоценозов в процессе восстановления популяции ели в южнотаежных березняках // Лесоведение. 2016. № 5. С. 323–331.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В.* Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2012. 272 с.
- Семечкин И.В.* Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
- Сукачев В.Н.* Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 420 с.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
- Bakker F.A.* Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // J. Vegetation Science. 1996. V. 7. P. 145–156.
- Bilek L., Remes J., Zahradnik D.* Managed vs. unmanaged structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia // Forest Systems. 2011. V. 20. Is. 1. P. 122–138.

Closset-Kopp D., Schnitzler A., Aran D. Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges // *Biodiversity & Conservation*. 2006. V. 15. P. 1063–1093.

Ismailova D.M., Nazimova D.I. Long-term dynamics of mixed fir-aspen forests in West Sayan (Altai-Sayan Ecoregion) / *Environmental Change in Siberia: Earth Observation, Field Studies and Modelling, Advances in Global Change Research*. London: Springer Science + Business Media B.V., 2010. P. 37–51.

Korb J.E., Ranker T.A. Changes in stand composition and structure between 1981 and 1996 in four Front Range plant

communities in Colorado // *Plant Ecology*. 2001. V. 157. P. 1–11.

Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains // *Botanica Pacifica*. 2014. V. 3(1). P. 39–47.

Vacek S., Cerny T., Vacek Z., Podrazsky V., Mikeska M., Kralicek I. Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe // *Forest Ecology & Management*. 2017. V. 398. P. 75–90.

Spatio-Temporal Structure and Dynamics of a Late Succession Stage Cedar Pine Taiga of the Western Sayan Mountains

D. M. Danilina¹*, D. I. Nazimova¹, and M. E. Konovalova¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, k 50, bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: dismailova@mail.ru

The paper presents the results of the stationary studies (since 1965 to 2017) of the regularities within the dynamics of the spatial structure of the old-growth cedar pine taiga on the example of the natural growth cedar pine sedge-tall-grass-fern taiga on the late succession stage (Western Sayan, 53°01' N., 92°59' E., individual test site area 1.56 ha). It was found that for a period of 50 years a dynamic balance is being maintained in the edifier layer's structure, while the sub-edifier layer (mainly fir) undergoes more rapid changes in age structure and affects the relations between the lower layers synusiae as well as their role in the cedar pine (*Pinus sibirica* (Du Tour) and Siberian fir (*Abies sibirica* (Ledeb.) regrowth. Each synusia is characterised by a relatively constant number of species, dominant species structure and eco-coenotic groups ratio. Tall-grass-fern, calamagrostis-dryopteris, aconite-sedge, sedge and oxalis synusiae of different complexity remain the constant structural elements of the forest of this type. Individual grass layer synusiae' roles in cedar pine regrowth have been determined in tall-grass-fern group of forest types. In the dominating tall-grass-fern synusia the cedar pine regrowth process is slow and occurs mostly on microelevations, in the windfall and fallen tree sites. In the sedge synusia, on the contrary, a competition with the grass is lower and periodical outbreaks of cedar pine regrowth occur during the high productivity years; however the probability of seedlings' further survival is low due to a competition with the parent trees. The results obtained allow to predict the age dynamics of a natural growth cedar pine taiga for the next several decades, considering the climate and weather trends being typical for the latter century cycle without any catastrophic changes. The microtypes and synusiae variation supports the sustainability of the whole mountain ecosystem and will play an important role in modelling the regrowth and spatial distribution of individual trees during the later stages of fir-cedar pine forests development in the taiga zone of the Sayan mountains.

Keywords: alpine-taiga late succession stage fir-cedar pine (*Pinus sibirica* + *Abies sibirica*) forest, long-term monitoring, mapping, structural variations, synusiae, regrowth, microbiotopes, ecosystems' sustainability factors.

Acknowledgement: This study was held within the framework of the State Contract of the FRS KSC RAS (0356-2019-0024), and with the financial support from the RFBR (18-05-00781A).

REFERENCES

Babintseva R.M., *Priroda vozobnovitel'nogo protsessa v kedrovyykh lesakh Zapadnogo Sayana. Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk:* (Nature renewing process in the cedar forests of the Western Sayan. Extended abstracts of Candidate's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: Izd-vo Instituta lesa, 1966, 21 p.

Bakker F.A., Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics?, *J. Vegetation Science*, 1996, Vol. 7, pp. 145–156.

Bilek L., Remes J., Zahradnik D., Managed vs. unmanaged. structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia, *Forest Systems*, 2011, Vol. 20, No. 1, pp. 122–138.

Closset-Kopp D., Schnitzler A., Aran D., Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges, *Biodiversity & Conservation*, 2006, Vol. 15, pp. 1063–1093.

Dylis N.V., *Struktura lesnogo biogeotsenoza* (Structure of the forest biogeocoenosis), M.: Nauka, 1969, 55 p.

Dyrenkov S.A., *Struktura elovykh drevostoev v yugo-zapadnoi chasti Vyhegodsko-Mezenskoj ravniny* (The structure of spruce stands in the south-western part of Vyhegda-Mezen plain), *Botanicheskii zhurnal*, 1966, No. 8, pp. 1149–1156.

Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.

Ermolenko P.M., *Vozrastnaya i vosstanovitel'naya dinamika struktury temnokhvoinykh lesov Zapadnogo Sayana*

- (Age and restoration dynamics of the structure of dark coniferous forests of the Western Sayan), *Teoriya lesoobrazovatel'nogo protsessa* (Theory of the forest formation process), Reports abstracts of the All-Union meeting, Krasnoyarsk: Izd-vo KNTs SO AN SSSR, 1991, pp. 48–50.
- Ermolenko P.M., Vysotno-poyasnye osobennosti rosta kedra i pikhty v Zapadnom Sayane (Altitude and zonal features of cedar and fir growth in the Western Sayan), In: *Formirovanie i produktivnost' drevostoev* (Formation and productivity of forest stands), Novosibirsk: Nauka, 1981, pp. 19–53.
- Ismailova D.M., Nazimova D.I., Long-term dynamics of mixed fir-aspens forests in West Sayan (Altai-Sayan Ecoregion) In: *Environmental Change in Siberia: Earth Observation, Field Studies and Modelling, Advances in Global Change Research*, London: Springer Science + Business Media B.V., 2010, pp. 37–51.
- Kedrovye lesa Sibiri* (Stone pine forests of Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1985, 257 p.
- Komarova T.A., *Poslepozharnye suksessii v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya* (Post-fire succession pathways in woodlands of southern Sikhote-Alin), Vladivostok: Dal'nauka, 1992, 224 p.
- Korb J.E., Ranker T.A., Changes in stand composition and structure between 1981 and 1996 in four Front Range plant communities in Colorado, *Plant Ecology*, 2001, Vol. 157, pp. 1–11.
- Kuznetsova T.S., Fitotsenoticheskaya struktura kedrovnikov Zapadnogo Sayana (Phytocenotic structure of cedar forests of the Western Sayan), In: *Tipy lesov Sibiri* (Types of Siberian forests), Krasnoyarsk: Izd-vo IL SO RAN, 1969, Vol. 2, pp. 25–77.
- Lashchinskii N.N., *Struktura i dinamika sosnovykh lesov Nizhnego Priangar'ya* (The structure and dynamics of the pine forests of the Lower Angara region), Novosibirsk: Nauka, 1981, 272 p.
- Molokova N.I., *Ekologo-tsenoticheskii analiz i fenoindikatsiya vysotno-poyasnykh kompleksov tipov lesa (na primere gornyykh raionov Sayana)*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Ecological and coenotic analysis and phenoindication of high-altitude zone complexes of forest types (case study of the Sayan humid regions). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, 1992, 16 p.
- Moskalyuk T.A., Tsenoticheskaya struktura listvennichnikov zelenomoshnykh na yuge Magadanskoi oblasti (The coenotic structure of green moss larch forests in southern Magadan region), *Lesovedenie*, 2012, No. 3, pp. 19–32.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V., Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan mountains, *Botanica Pacifica*, 2014, Vol. 3, No. 1, pp. 39–47.
- Nazimova D.I., Drobusheskaya O.V., Danilina D.M., Konovalova M.E., Kofman G.B., Bugaeva K.S., Bioraznoobrazie i dinamika nizkogornyykh lesov Sayan: regional'nyi i lokal'nyi urovni (Biodiversity and dynamics of the Sayan low mountain forests: regional and local levels), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia), Moscow: To-
varishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, Vol. 1, pp. 131–172.
- Nazimova D.I., Ermolenko P.M., Dinamika sinuzial'noi struktury pri vosstanovitel'nykh suksessiyakh lesnykh biogeotsenozov Sibiri (Synusial structure dynamics under recovery successions of forest biogeocoenoses in Siberia), In: *Dinamika lesnykh biogeotsenozov Sibiri* (Dynamics of forest biogeocoenoses in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1980, pp. 54–87.
- Nazimova D.I., Konovalova M.E., Danilina D.M., Ponomarev E.I., Stashkevich N.Y., Baboy S.D., Issledovaniya dolgovremennoi dinamiki lesov v pergumidnom klimате Zapadnogo Sayana (Ermakovskii stacionar Instituta lesa im. V. N. Sukacheva SO RAN) (The study of forest dynamics in the pergumid climate of Western Sayan mountains (Ermakovsky research station of V. N. Sukachev Institute of forest, Russian Academy of sciences, Siberian branch)), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 4, pp. 3–17.
- Polyakov V.I., *Cherneye kedrovniki Zapadnogo Sayana: kontrol' i prognozirovanie khoda rosta* (Stone-pine forests of dark taiga in Western Sayan: management and forecast of growth), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2007, 181 p.
- Rubtsov M.V., Rybakova N.A., Dinamika partsellyarnoi struktury lesnykh fitotsenozov v protsesse vosstanovleniya populyatsii eli v yuzhnotaehznykh bereznyakakh (Dynamics of parcel structure of forest phytocoenoses in regenerating spruce population in boreal birch forests), *Lesovedenie*, 2016, No. 5, pp. 323–331.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V., *Ocherki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii* (Outlines of theory of forest populational biology), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2012, 272 p.
- Semechkin I.V., *Struktura i dinamika kedrovnikov Sibiri* (Structure and dynamics of stone-pine forests of Siberia), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2002, 253 p.
- Sukachev V.N., *Izbrannye trudy. Osnovy lesnoi tipologii i biogeotsenologii* (Selecta. Fundamentals of forest typology and biogeocoenology), Leningrad: Nauka, 1972, Vol. 1, 420 p.
- Sukachev V.N., Zonn S.V., *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* (Recommended practices of the study of forest types), M.: Izd-vo AN SSSR, 1961, 144 p.
- Tipy lesov gor Yuzhnoi Sibiri* (Forest types in the mountains of the Southern Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1980, 336 p.
- Vacek S., Cerny T., Vacek Z., Podrazsky V., Mikeska M., Kralicek I., Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe, *Forest Ecology & Management*, 2017, Vol. 398, pp. 75–90.
- Vishnyakova Z.V., Zueva K.G., Kuznetsova T.S., Chagina E.G., O vzaimodeistvii lesa i pochvy (On the interaction of forest and soil), *Forest and soil*, Proc. Conf., Krasnoyarsk, 15–19 July 1968, Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizh. izd-vo, 1968, pp. 494–531.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), M.: Nauka, 2004, Vol. 2, 575 p.