

УДК 581.555.2:574.47
doi: 10.17223/19988591/52/4

М.Е. Коновалова, Д.С. Собачкин

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное
подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия*

Структура ценопопуляций ключевых видов горно-таежных кедровников Восточного Саяна

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ КНЦ СО РАН
№ 0356-2019-0024 и 0356-2019-0027, а также при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (18–05–00781 А).

*Изучены демографические структуры ценопопуляций *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb. – ключевых видов горно-таежных чернично-зеленомошных кедровников. Проанализированы особенности их онтогенетического развития в лесорастительных условиях фонового типа леса Восточносаянской горной лесорастительной провинции кедровых лесов. *P. sibirica* демонстрирует все признаки конкурентной популяционной стратегии. Установлено, что ценопопуляция *P. sibirica* имеет широкую возрастную амплитуду (от 1 до 200 лет) и абсолютно-разновозрастную структуру, массовое возобновление (более 3 500 шт./га⁻¹), крупные размеры зрелых особей (максимальные диаметр – 58 см, высота – 21,5 м), доминирует по численности (70% от общей густоты древостоя) и запасу (95%). Онтогенетический спектр *P. sibirica* отнесен к нормальному типу. Выявлено, что ценопопуляция *A. sibirica* проявляет признаки фитоценотической толерантности, не оказывая существенного влияния на динамику ценопопуляции *P. sibirica*. *A. sibirica* уступает по численности возобновления (1500 шт./га⁻¹), продолжительности жизни (до 110 лет) и достигаемым размерам деревьев (максимальные диаметр – 22,7 см, высота – 16 м). Показано, что *P. sibirica* формирует устойчивые лесные экосистемы в относительно суровых условиях горно-таежного лесного пояса при отсутствии антропогенных нарушений.*

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; *Abies sibirica*; онтогенетические спектры; возрастная структура; чернично-зеленомошные кедровники.

Введение

На юге Сибири горно-таежные кедровники представляют собой наиболее распространенный вариант продуктивных кедровых лесов, занимая высотный диапазон от 600–900 до 1 400–1 500 м над ур. м. [1]. Масштабные лесозаготовки до введения запрета на рубку *Pinus sibirica* Du Tour в 1989 г., а также крупные лесные пожары нарушили значительную часть этих горно-таежных лесов [2, 3]. Устойчивое ведение лесного хозяйства и сохранение

биоразнообразия требуют разработки критериев оценки состояния и прогноза динамики нарушенных экосистем [4, 5]. Оно должно основываться на изучении структуры (возрастной, размерной, онтогенетической, виталитетной и т.д.) ценопопуляций ключевых видов позднесукцессионных лесных сообществ, развивающихся в сходных лесорастительных условиях [6–10]. Так, все большее внимание исследователей уделяется выявлению структурной организации ценопопуляций ключевых видов бореальных лесов [11–14]. Однако подобные исследования до настоящего времени не проводились в горно-таежных кедровниках. Эталонные для влажной климатической фации Алтае-Саянской горной области кедровники, поддерживающие динамически равновесное состояние в условиях минимальной антропогенной нагрузки, обнаружены нами на территории комплексного заказника Красноярского края «Тайбинский», организованного в 1987 г.

Цель исследования – анализ демографической структуры ценопопуляций видов-ценообразователей позднесукцессионного чернично-зеленомошного кедровника.

Материалы и методики исследования

Обследованы ценопопуляции видов *P. sibirica* и *Abies sibirica* Ledeb. в чернично-зеленомошном кедровнике горно-таежного высотного поясного комплекса типов леса (ВПК) Манско-Канского округа [15]. Такие кедровники образуют типологический фон всей Восточносаянской горной лесорастительной провинции кедровых лесов. Исследования проведены в среднегорном рельефе северо-восточной части хребта Идарское белогорье (Восточный Саян). Климат района резко континентальный.

В ходе полевых работ 2018 г. заложена постоянная пробная площадь (53×60 м) в средней части склона западной экспозиции, крутизной 2°, на высоте 1000 м над ур. м. (54°44' с.ш., 96°07' в.д.). Насажение имело характерную для горно-таежных кедровников Восточного Саяна [16] низкую продуктивность (V класс бонитета), высокую сомкнутость крон (около 1,0) и относительную полноту (1,1), сложную вертикальную структуру и смешанный состав (таблица). В нижнем ярусе растительности преобладают зеленые мхи (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и в меньшей степени осочка (*Carex iljinii* V.I. Krecz). Подлесок разреженный (*Sorbus sibirica* Hedl., *Lonicera altaica* Pall.). Распределение растительных группировок носит диффузный характер, повторяя микрорельеф, образованный ветровальными комплексами разных лет. Смешение древесных пород и их поколений равномерно по площади.

На пробной площади выполнено общее геоботаническое описание по методике В.Н. Сукачева [17]. Номенклатура сосудистых растений и мхов при-

ведена в соответствии со сводками С.К. Черепанова [18] и М.С. Ignatov et al. [19]. У каждого дерева (виргинильного, молодого, зрелого, старого генеративного и сенильного состояний) измерены диаметр ствола на высоте 1,3 м (с точностью до 0,5 см) и высота (с точностью до 0,5 м). Особи ювенильно-го и имматурного состояний подсчитаны на 30 учетных площадках (каждая размером 4 м²). Учетные площадки размещены равномерно по всей пробной площади. Численность особей рассчитана на единицу площади (1 га).

Основные таксационные показатели древостоя
[Basic mensuration forest stand parameters] ($M \pm m_M$)

Показатели [Parameters]	Доминирующие древесные виды [Dominant tree species]		
	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	<i>Betula pubescens</i> Roth.
Число деревьев, шт./га ⁻¹ [Stem density, n./ha ⁻¹]	217	94	25
Абсолютная полнота, м ² /га ⁻¹ [Basal area, m ² /ha ⁻¹]	16,9	1,1	1,0
Средний возраст, лет [Stand age, years]	165±4,3	62±3,9	46±5,2
Средний диаметр, см [Stem diameter, cm]	30±1,3	11±0,8	22±2,1
Средняя высота, м [Stand height, m]	15±0,4	12±0,6	16±0,6

Онтогенетическое состояние особей древесных видов установлено по качественным признакам, уточненным для *P. sibirica* по С.А. Николаевой с соавт. [20], а для *A. sibirica* – по И.Д. Махаткову [21]. Оценка онтогенетической структуры ценопопуляций ключевых видов выполнена по соотношению особей различного состояния [22].

Возраст деревьев установлен на основании кернов, взятых возрастным буровом у каждого дерева на пробной площади (69 шт. *P. sibirica* и 30 шт. *A. sibirica*). Возраст молодых особей древесных видов определен по мутовкам (*P. sibirica* – 45 шт.) и спилам модельных особей (*A. sibirica* – 18 шт.). Тип возрастной структуры древостоя выявлен на основании анализа формы распределения возрастного ряда [23].

Оценка санитарного состояния особей древесных видов проведена по шкале В.А. Алексеева [24]: 1-я категория – здоровые деревья; 2-я – ослабленные; 3-я – сильно ослабленные; 4-я – усыхающие; 5-я – свежий сухостой; 6-я – старый сухостой.

Статистическая обработка данных полевых исследований включала расчет показателей формы распределения возрастных и онтогенетических рядов [25. С. 187] в среде StatSoft STATISTICA 10. Расчеты выполнены на общепринятом в биологических науках уровне статистической значимости ($\alpha = 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

Горно-таежные леса с участием *P. sibirica*, как правило, представляют собой этапы послепожарных восстановительно-возрастных смен [1]. В связи с режимом особой охраны заповедника «Тайбинский» и как следствие сниженной пирогенной нагрузки на его территории сформировались кедровники, обладающие всеми признаками позднесукцессионных экосистем. В обследованном фитоценозе наличие в почвенном разрезе следов пожаров прошлых лет (угли на глубине 17–20 см) указывало на его пирогенное происхождение. О позднесукцессионном состоянии свидетельствовали абсолютная разновозрастность древостоя, сложная мозаика ключевых и подчиненных видов, многочисленный валеж различной степени разложения, отсутствие следов пирогенных повреждений на древостое и валеже.

Древесный ценоз слагался *P. sibirica* и *A. sibirica* с незначительным участием *Betula pubescens* Roth. По численности и запасу древесины доминирующее положение в нем занимала ценопопуляция *P. sibirica* с густотой древостоя 460 шт./га⁻¹ и запасом древесины 200 м³/га⁻¹. *A. sibirica* имела второстепенные позиции (густота – 200 шт./га⁻¹; запас – 11 м³/га⁻¹), проникая в фоновые кедровники зеленомошной группы типов леса с вогнутых участков пологих склонов, где произрастают крупнотравно-папоротниковые кедрово-пихтовые насаждения [15].

Ценопопуляция *P. sibirica* включала особи полного онтогенетического спектра с варьированием абсолютного возраста от 1 до 220 лет. Онтогенетическая структура ценопопуляции *P. sibirica* (рис. 1) характеризовалась нормальным состоянием, островершинным распределением с левосторонней асимметрией (коэффициент асимметрии – 2,0; эксцесс – 4,1). В численности преобладали иматурные (60%) и ювенильные (24%) особи. Суммарная численность молодых, зрелых и старых генеративных особей составляла 7% от общей численности особей ценопопуляции. Наименьшую численность имели особи сенильного (2,4%) и виргинильного (1,6%) состояний.

Возрастная структура ювенильных и иматурных особей *P. sibirica* имела волновой характер распределения (рис. 2, а, б), что объясняется циклическостью обильного семеношения. По данным учета урожайности «кедрового ореха», проводимого КГБУ «Ирбейское лесничество» (Министерство лесного хозяйства Красноярского края) на постоянном лесосеменном участке в непосредственной близости от объекта исследования, урожайные годы *P. sibirica* продолжались, как правило, в течение 3 лет, повторяющихся через 5 лет. Все особи ювенильного состояния (750 шт. га⁻¹) в возрасте от 1 до 8 лет имели здоровое состояние или незначительные признаки ослабления и довольно равномерно распределялись по площади фитоценоза. Амплитуда возраста иматурных особей шире: от 6 до 50 лет. Из них 67% относились к здоровому состоянию (2000 шт./га⁻¹), 25% имели признаки сильного ослабления или усыхания (750 шт./га⁻¹) и 8% – погибшие.

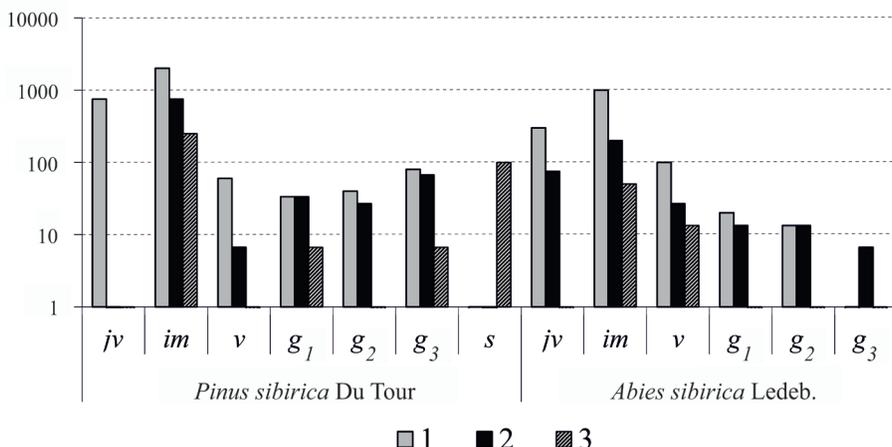


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций ключевых видов в чернично-зеленомошном кедровнике. По оси X – онтогенетическое состояние: *jv* – ювенильное; *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g₁* – молодое генеративное; *g₂* – зрелое генеративное; *g₃* – старое генеративное; *s* – сенильное; по оси Y – число деревьев, шт./га. Санитарное состояние особей: 1 – здоровые и ослабленные; 2 – сильно ослабленные и усыхающие; 3 – свежий и старый сухостой.

[Fig. 1. Ontogenetic spectra of the key species cenopopulations in the Siberian pine forest with *Vaccinium myrtillus* and green hypnum mosses. On the X-axis - Ontogenetic states: *jv* - juvenile; *im* - immature; *v* - virginile; *g₁* - young reproductive; *g₂* - mature reproductive; *g₃* - old reproductive; *s* - senile; on the Y-axis - Numbers per hectare. Sanitary state of plants: 1 - Healthy and weakened; 2 - Strongly weakened and drying; 3 - Fresh and old dead-standing]

Ослабление санитарного состояния имматурных особей с возрастом под пологом довольно равномерно сомкнутого древостоя связано со снижением теневыносливости *P. sibirica* к возрасту 60 лет [26]. Этим же объясняется и малая численность виргинильных особей (3% от численности имматурных) в возрасте от 60 до 150 лет (рис. 2, *c*). Внедрение молодых особей *P. sibirica* в древостой на переходе из имматурного в виргинильное состояние происходило в местах образования световых «окон» при частичном (дигрессивном) распаде полога древостоя. В дальнейшем темпы изреживания снижались и в виргинильном состоянии уже 90% особей имели здоровое состояние, остальные – ослабленное (сухостойных нет). Санитарное состояние деревьев генеративного периода немного ухудшалось на фоне широкого варьирования возраста деревьев каждого онтогенетического состояния (рис. 2, *d*, *e*, *f*). Из молодых генеративных деревьев (1,7% от численности ценопопуляции) в возрасте 110–183 лет только 45% относились к здоровым и 45% – к ослабленным. Из зрелых генеративных (1,6% от численности ценопопуляции) в возрасте 120–190 лет 60% относились к здоровым и 40% – к ослабленным. Из старых генеративных (3,6% от численности ценопопуляции) в возрасте 164–213 лет 52% относились к здоровым и 43% – к ослабленным. Таким образом, небольшое увеличение суммарного числа деревьев на ста-

дях онтогенетического развития генеративного периода (см. рис. 1) связано с достаточно широкой амплитудой их абсолютного возраста (около 100 лет). Все деревья постгенеративного периода усыхали в возрасте 170–220 лет (рис. 2, g). Распределение возрастного ряда вошедших в древостой особей (виргинильного, молодого, зрелого, старого генеративного и сенильного состояний) отличалось от онтогенетического спектра всей ценопопуляции правосторонней асимметрией и плоской вершиной (коэффициент асимметрии – $-0,7$; эксцесс – $-0,6$; медиана – 180) вследствие небольшого увеличения числа деревьев в возрасте 160–200 лет (рис. 2, h). Возрастная структура древостоя *P. sibirica* относилась к абсолютно разновозрастному типу, сформированному слабоциклическим восстановительным процессом. Это соответствует представлениям о непрерывном лесообразовательном процессе и устойчивости древесных видов на климаксовой стадии развития лесных сообществ [11].

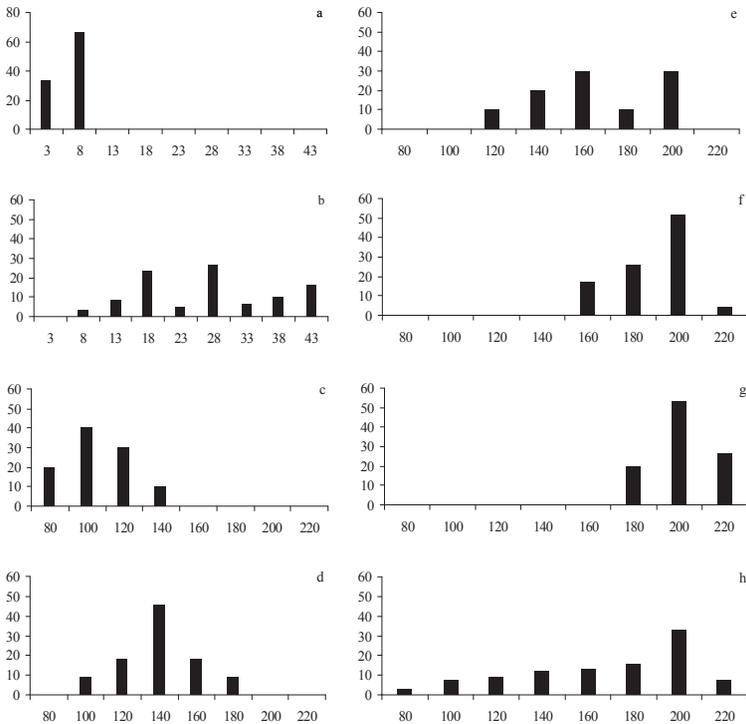


Рис. 2. Возрастная структура ценопопуляции *Pinus sibirica* Du Tour:

a – ювенильных особей; *b* – имматурных; *c* – виргинильных; *d* – молодых генеративных; *e* – зрелых генеративных; *f* – старых генеративных; *g* – сенильных; *h* – всего древостоя. По оси X – возраст, лет; по оси Y – численность, % [Fig. 2. Age and ontogenetic structure of stands of *P. sibirica* Du Tour cenopopulations: *a* - juvenile; *b* - immature; *c* - virginile; *d* - young reproductive; *e* - mature reproductive; *f* - old reproductive; *g* - senile; *h* - total stand; on the X-axis - Age, years; on the Y-axis - Relative numbers, %]

Ценопопуляция *A. sibirica* имела более узкий в сравнении с *P. sibirica* возрастной ряд (от 1 до 110 лет), но формировала полночленный онтогенетический спектр (см. рис. 1), характеризующийся выраженным островершинным распределением с левосторонней асимметрией (коэффициент асимметрии – 2,2; эксцесс – 5,1). В численности также преобладали имматурные (69%) и ювенильные (21%) особи. По мере перехода между стадиями онтогенетического развития численность особей постепенно снижалась: виргинильное состояние имели 7% особей, молодое, зрелое и старое генеративное – 1,8; 1,5 и 0,4% соответственно. Особи сенильного состояния не обнаружены.

Абсолютная разновозрастность ювенильных и имматурных особей *A. sibirica* (от 1 до 40 лет) подтверждает известные данные о том, что ее семенная продуктивность в горно-таежных лесах Южной Сибири может периодически снижаться, но никогда не прекращается полностью [27]. Примечательно, что, несмотря на это, преимущество в цикличности инспермации, в численности возобновления *A. sibirica* уступала *P. sibirica*. В ценопопуляции *A. sibirica* насчитывалось всего 1 500 шт./га⁻¹ жизнеспособных ювенильных и имматурных особей в сравнении с *P. sibirica* – 3 750 шт./га⁻¹. Санитарное состояние имматурных и ювенильных особей *A. sibirica* удовлетворительное (80% тех и других находилось в здоровом и незначительно ослабленном состоянии и только 4% имматурных особей – в сухостойном). Виргинильные особи в возрасте от 40 до 65 лет имели (рис. 3, *c*) аналогичное санитарное состояние (79% – в здоровом и незначительно ослабленном состоянии, остальные имели значительные признаки ослабления, сухостойных нет). С дальнейшим увеличением «биологического» (онтогенетического) возраста снижалась не только численность особей, но и ухудшалось их санитарное состояние. Только 60% молодых генеративных деревьев в возрасте 70–76 лет относились к здоровым и 40% – к значительно ослабленным, 50% зрелых генеративных в возрасте 86–100 лет – к здоровым и 50% – к значительно ослабленным и уже 100% старых генеративных в возрасте 105–110 лет – к значительно ослабленным. В целом возрастной ряд (рис. 3, *g*) вошедших в древостой особей *A. sibirica* (виргинильного, молодого, зрелого и старого генеративного состояний), как и онтогенетический спектр всей ценопопуляции, сохраняет левостороннюю асимметрию, но имеет плоскую вершину (коэффициент асимметрии – 0,5; эксцесс – –0,8). Отсутствие «всплеска» численности особей генеративного периода развития и особей сенильного состояния, а также снижение санитарного состояния по мере онтогенетического развития деревьев объясняется довольно низкой продолжительностью жизни деревьев *A. sibirica* (до 120 лет) в неблагоприятных для нее условиях относительно бедных почв и резкой континентальности климата.

В целом онтогенетические спектры ключевых видов климаксовых горно-таежных чернично-зеленомошных кедровников Восточного Саяна (*P. sibirica* и *A. sibirica*) относились к типу с «нормальным состоянием», способных к спонтанному восстановлению ценопопуляций.

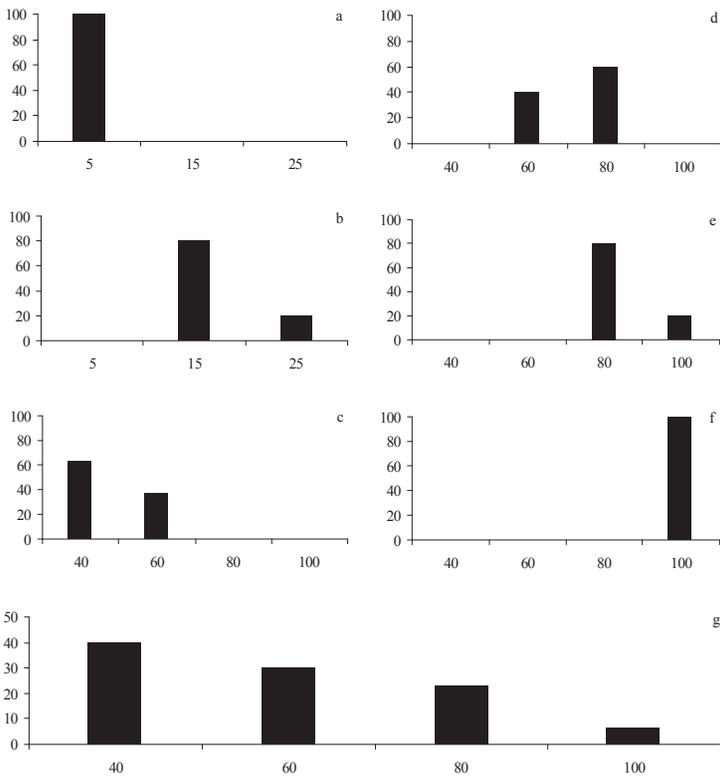


Рис. 3. Возрастная структура ценопопуляций ключевых видов *Abies sibirica* Ledeb.:
 а – ювенильных особей; б – иматурных; с – виргинильных; д – молодых генеративных; е – зрелых генеративных; ф – старых генеративных; г – всего древостой. По оси X – возраст, лет; по оси Y – численность, %
 [Fig. 3. Age and ontogenetic structure of stands of *Abies sibirica* Ledeb. cenopopulations: a - juvenile; b - immature; c - virginile; d - young reproductive; e - mature reproductive; f - old reproductive; g - total stand; on the X-axis - Age, years; on the Y-axis - Relative numbers, %]

Однако с позиции демографического подхода структура ценопопуляции *P. sibirica* оценена как более устойчивая, так как имеет более массовое возобновление, большую продолжительность жизни особей, достигающих больших размерных показателей (максимальный диаметр – 58 см, максимальная высота – 21,3 м), доминируя в древостое как по численности, так и по запасу. Примечательно, что по предельным достигаемым размерам ствола и продолжительности жизни дерева *P. sibirica* в суровых природно-климатических условиях горно-таежных лесов существенно уступали аналогичным показателям, достигаемым деревьями *P. sibirica* в равнинных южно-таежных [20] и низогорных черневых лесах [28]. Это свидетельствует о существенном лимитировании развития *P. sibirica* лесорастительными условиями изученного района. Однако *P. sibirica* в типичных горно-таежных

условиях имеет выраженную конкурентную популяционную стратегию, во многом формируя среду горно-таежных кедровников.

При этом структура ценопопуляций *P. sibirica* в изученных условиях в большей степени схожа с таковой, описанной на примере северо-таежных древостоев [11], чем со структурой зеленомошных кедровников западносибирской тайги [29] или черневых кедровников Западного Саяна [28]. В последнем случае устойчивость ценопопуляций *P. sibirica* во многом зависит от динамики ценопопуляций *A. sibirica*, образования ветровальных комплексов и, как следствие, имеет выраженную циклично-разновозрастную возрастную структуру и бимодальную форму распределения онтогенетического спектра [28]. Напротив, в горно-таежных чернично-зеленомошных кедровниках Восточного Саяна, несмотря на существенно меньшую и непостоянную урожайность семян по сравнению с черневыми кедровниками [1], ценопопуляция *P. sibirica* демонстрирует устойчивую структуру «непрерывного потока поколений» [по 22], не зависящую от динамики других ценоэлементов. *A. sibirica* в большей степени проявляет признаки конкурентно-толерантного вида, уступая *P. sibirica* по численности подроста и деревьев, запасу древесины, продолжительности жизни и достигаемым размерам деревьев (максимальный диаметр – 22,7 см, максимальная высота – 16 м).

Заключение

Онтогенетическая и возрастная структуры ценопопуляций *P. sibirica* в фоновом для горно-таежного пояса Восточного Саяна чернично-зеленомошном типе леса характеризуют стабильность кедровой формации в условиях минимальных антропогенных нарушений. Устойчивое существование ценопопуляции *P. sibirica* горно-таежных кедровников в довольно суровых природно-климатических условиях обеспечивается массовым, почти непрерывным возобновлением и такой же перманентной сменой возрастных поколений. Ценопопуляция *A. sibirica* не оказывает существенного влияния на динамику ценопопуляции *P. sibirica*.

Литература

1. Кедровые леса Сибири / отв. ред. А.С. Исаев. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1985. 225 с.
2. Бондарев А.И., Онучин А.А., Читоркин В.В., Соколов В.А. О концептуальных положениях использования и воспроизводства лесов в Сибири // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2015. № 6. С. 25–34.
3. Furyaev V.V., Vaganov E.A., Tchebakova N.M., Valendik E.N. Effects of fire and climate on successions and structural changes in the siberian boreal forest // Eurasian Journal of Forest Research. 2001. Vol. 2. PP. 1–15.
4. Chang C.C., Turner B.L. Ecological succession in a changing world // Journal of Ecology. 2019. Vol. 107. PP. 503–509. doi: 10.1111/1365-2745.13132
5. Hertzog L.R., Boonyarittichaikij R., Dekeukeleire D., de Groote S.R.E., van Schroyen Lantman I.M., Sercu B.K., Smith H.K., de la Peña, E., Vandegehuchte M.L., Bonte D.,

- Martel, A., Verheyen K., Lens L., (...), Baeten, L. Forest fragmentation modulates effects of tree species richness and composition on ecosystem multifunctionality // *Ecology*. 2019. Vol. 100, № 4. e02653. PP. 1–9. doi: 10.1002/ecy.2653
6. Prach K., Walker L.R. Four opportunities for studies of ecological succession // *Ecology and Evolution*. 2011. Vol. 26, № 3, PP. 119–123. doi: 10.1016/j.tree.2010.12.007
 7. Lithgow D., Martínez M.L., Gallego-Fernández J.B., Hesp P.A., Flores P., Gachuz S., Rodríguez-Revelo N., Jiménez-Orocio O., Mendoza-González G., Álvarez-Molina L.L. Linking Restoration and Ecological Succession // *Geomorphology*. 2013. Vol. 199. PP. 214–224. doi: 10.1016/j.geomorph.2013.05.007
 8. Walker L.R., Wardle D.A. Plant succession as an integrator of contrasting ecological time scales // *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 29, № 9. PP. 504–510. doi: 10.1016/j.tree.2014.07.002
 9. Maren I.E., Kapfer J., Aarrestad P.A., Grytnes J.-A., Vandvik V. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient // *Ecology*. 2018. Vol. 99, № 1. PP. 148–157. doi: 10.1002/ecy.2052
 10. Silveira A.P., Martins F.R., Araujo F.S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga // *Acta Oecologica*. 2012. Vol. 43. PP. 126–133. doi: 10.1016/j.actao.2012.06.005
 11. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л. : Наука, 1984. 174 с.
 12. Angulo O., Bravo de la Parra R., López-Marcos J.C., Zavala M.A. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment // *Journal of Theoretical Biology*. 2013. Vol. 333. PP. 91–101. doi: 10.1016/j.jtbi.2013.05.012
 13. Ухваткина О.Н., Омелько А.М. Особенности жизненной стратегии сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2016. № 4 (36). С. 164–179. doi: 10.17223/19988591/36/10
 14. Zhang L., Dieckmann U., Brännström A. On the performance of four methods for the numerical solution of ecologically realistic size-structured population models (Article) // *Methods in Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 8. PP. 948–956. doi: 10.1111/2041-210X.12741
 15. Типы лесов гор Южной Сибири / отв. ред. В.Н. Смагин. Новосибирск : Наука, 1980. 336 с.
 16. Соколов В.А., Аткин А.С., Фарбер С.К. Структура и динамика таежных лесов. Новосибирск: Наука, 1994. 168 с.
 17. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
 18. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
 19. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk Ya., Cherdantseva V.M.A., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya, Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z. Kh, Kurbatova L.E., Maksimov Mamatkulov U.K.A.I, Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya, Pisarenko O.Yu, Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya, Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. PP. 1–130.
 20. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедр сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2008. № 3 (4). С. 35–41.
 21. Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 1991. Т. 96, № 4. С. 79–88.

22. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О.В. Смирнова. М. : Наука, 2004. 575 с.
23. Семечкин И.В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
24. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1997. № 4. С. 51–57.
25. Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. 3rd English edition. Amsterdam: Elsevier, 2012. 990 p.
26. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.
27. Tretyakova I.N., Bazhina E.V. Seed productivity of macrostrobili and the quality of seeds in *Abies Sibirica* in disturbed forest ecosystems of the mountains of Southern Siberia // Russian journal of ecology. 1996. Vol. 27, № 6. PP. 411–416.
28. Konovalova M.E., Danilina D.M. Cenopopulation structure of key species in climax Siberian pine forest of the Western Sayan mountains // *Ekologiya*. 2019. Vol. 50, № 3. PP. 234–240. doi: 10.1134/S1067413619030081
29. Николаева С.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций кедров сибирского в сообществах восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 1 (5). С. 71–81.

Поступила в редакцию 02.05.2020 г.; повторно 31.08.2020 г.;
принята 27.10.2020 г.; опубликована 29.12.2020 г.

Авторский коллектив:

Коновалова Мария Евгеньевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории фитоценологии и лесного ресурсоведения, Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 14, кв. 50).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8883-0540>

E-mail: markonovalova@mail.ru

Собачкин Денис Сергеевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории лесоведения и почвоведения, Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 14, кв. 50).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9496-8888>

E-mail: don.375@yandex.ru

Для цитирования: Коновалова М.Е., Собачкин Д.С. Структура ценопопуляций ключевых видов горно-таежных кедровников Восточного Саяна // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 52. С. 71–84. doi: 10.17223/19988591/52/4

For citation: Konovalova M.E., Sobachkin D.S. Cenopopulation structure of the key species in Siberian Pine mountain-taiga forests of the East Sayan mountains. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:71-84. doi: 10.17223/19988591/52/4 In Russian, English Summary

Mariya E. Konovalova, Denis S. Sobachkin

Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

**Cenopopulation structure of the key species in Siberian Pine
mountain-taiga forests of the East Sayan mountains**

Understanding of the key species coenopopulations structure of late-successional forest communities serve as a model of the forest ecosystems state and stability in the

organization of sustainable forest management and conservation of biological diversity. The ontogenetic and age structures of cenopopulations of the key species, *Pinus sibirica* DuRoi and *Abies sibirica* Ledeb., were studied in a climax S Siberian pine forest with *Vaccinium myrtillus* L. and green hypnum mosses (the most common forest type among taiga forests of the East Sayan mountains). The permanent sample plot (50×50 m) was located in the northeastern part of the Idarskoe Belogorye ridge of the East Sayan in the middle part of a westerly slope with a steepness of 2 degrees, at an elevation of 1000 m a.s.l. (54°44'N, 96°07'E). The forest stand had low productivity (quality class V), high closeness of crowns (about 1.0) and mixed composition with predominance of *P. sibirica*, which are characteristic of the mountain-taiga cedar forests of the Eastern Sayan (See Table.). We performed general geobotanical description, measurement of size and age, assessment of ontogenetic and sanitary states of each tree, as well as assessment of reforestation on the sample plot.

P. sibirica coenopopulation had a wide age amplitude (from 1 to 200 years) and absolutely uneven-aged structure, mass reforestation (more than 3000 ind./ha), large sizes of mature individuals (maximum diameter - 58 cm, height - 21.3 m), predominance of the number (70% of the total density of the forest stand) and timber stock (95%). The ontogenetic structure of *P. sibirica* cenopopulation was characterized by a normal state (See Fig. 1 and 2) with a sharp peak of the distribution and distinct left-handed skewness (coefficient of asymmetry - 2.0; kurtosis - 4.1). This corresponds with the concept of consistent self-reproduction and stability of forest ecosystems. *A. sibirica* was inferior in terms of the reforestation number (1575 ind./ha), life expectancy (up to 110 years) and the size of mature trees (maximum diameter - 22.7 cm, height - 16 m). The ontogenetic structure of *A. sibirica* cenopopulation (See Fig. 1 and 3) is characterized by a complete spectrum and more distinct left-handed skewness.

Thus, *P. sibirica* had a clearly expressed competitive population strategy. *A. sibirica* showed indications of phytocenotic tolerance. It is obvious that sustainable forest ecosystems in the absence of anthropogenic pressure in the mountain-taiga forest belt conditions is formed in the process of continuous change of *P. sibirica* age generations.

The paper contains 3 Figures, 1 Table and 29 References.

Key words: *Pinus sibirica*; *Abies sibirica*; ontogenetic spectra; age structure; Siberian pine forests with *Vaccinium myrtillus* and green hypnum mosses.

Funding: This work was partially conducted within the framework of Basic Projects of Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (No 0356-2019-0024 and No 0356-2019-0027) and supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No18-05-00781 A).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. *Kedrovye lesa Sibiri* [Siberian pine forests]. Isaev AS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985, 257 p. In Russian
2. Bondarev AI, Onuchin AA, Chitorkin VV, Sokolov VA. O kontseptual'nykh polozheniyakh ispol'zovaniya i vosproizvodstva lesov v Sibiri [Conceptual approach to the of intensification of forests use and re-forestation in Siberia]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal = Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*. 2015;6:25-34. In Russian, English Summary
3. Furyaev VV, Vaganov EA, Tchebakova NM, Valendik EN. Effects of fire and climate on successions and structural changes in the siberian boreal forest. *Eurasian J Forest Research*. 2001;2:1-15. Available at: <http://hdl.handle.net/2115/22125>
4. Chang CC, Turner BL. Ecological succession in a changing world. *J Ecology*. 2019;107:503-509. doi: 10.1111/1365-2745.13132

5. Hertzog LR, Boonyarittichaikij R, Dekeukeleire D, de Groote SRE., van Schroyensteen Lantman IM, Sercu BK, Smith HK, de la Peña E, Vandegheuchte ML, Bonte D, Martel A, Verheyen K, Lens L, (...), Baeten L. Forest fragmentation modulates effects of tree species richness and composition on ecosystem multifunctionality. *Ecology*. 2019;100(4):e02653:1-9. doi: [10.1002/ecy.2653](https://doi.org/10.1002/ecy.2653)
6. Prach K, Walker LR. Four opportunities for studies of ecological succession. *Ecology and Evolution*. 2011;26(3):119-123. doi: [10.1016/j.tree.2010.12.007](https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.007)
7. Lithgow D, Martínez ML, Gallego-Fernández JB, Hesp PA, Flores P, Gachuz S, Rodríguez-Revelo N, Jiménez-Orocio O, Mendoza-González G, Álvarez-Molina LL. Linking Restoration and Ecological Succession. *Geomorphology*. 2013;199:214-224. doi: [10.1016/j.geomorph.2013.05.007](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.05.007)
8. Walker LR., Wardle DA. Plant succession as an integrator of contrasting ecological time scales. *Ecology and Evolution*. 2014;29(9):504-510. doi: [10.1016/j.tree.2014.07.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.002)
9. Maren IE, Kapfer J, Aarrestad PA, Grytnes J-A, Vandvik V. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. *Ecology*. 2018;99(1):148-157. doi: [10.1002/ecy.2052](https://doi.org/10.1002/ecy.2052)
10. Silveira AP, Martins FR, Araujo FS. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga. *Acta Oecologica*. 2012;43:126-133. doi: [10.1016/j.actao.2012.06.005](https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.06.005)
11. Dyrenkov SA. Структура и динамика таежных ел'ников [Structure and dynamics of the boreal spruce forest]. Leningrad: Nauka Publ.; 1984. 174 p. In Russian
12. Angulo O, De la Parra RB, Lopez-Marcos JC, Zavala MA. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment. *J Theoretical Biology*. 2013;333:91-101. doi: [10.1016/j.jtbi.2013.05.012](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.05.012)
13. Ukhvatkina ON, Omelko AM. Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):164-179. doi: [10.17223/19988591/36/10](https://doi.org/10.17223/19988591/36/10) In Russian, English Summary
14. Zhang L, Dieckmann U, Brännström A. On the performance of four methods for the numerical solution of ecologically realistic size-structured population models (Article). *Methods in Ecology and Evolution*. 2017;8:948-956. doi: [10.1111/2041-210X.12741](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12741)
15. *Tipy лесов гор Южных Сибирей* [Forest Types of the Mountains of Southern Siberia]. Smagin VN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 336 p. In Russian
16. Sokolov VA, Atkin AS, Farber SK. Структура и динамика таежных лесов [Structure and dynamics of taiga forests]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1994. 168 p. In Russian
17. Sukachev VN, Zonn SV. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Manual for Analysis of Forest Types]. Moscow: Akad. Nauk SSSR Publ.; 1961. 144 p. In Russian
18. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
19. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA, Abolina A, Akatova TV, Baisheva EZ, Bardunov LV, Baryakina EA, Belkina OA, Bezgodov AG, Boychuk Ya Cherdantseva VMA, Czernyadjeva IV, Doroshina GYa Dyachenko AP, Fedosov VE, Goldberg IL, Ivanova EI, Jukoniene I, Kannukene L, Kazanovsky SG, Kharzinov ZKh, Kurbatova LE, Maksimov Mamatkulov UKAI, Manakyan VA, Maslovsky OM, Napreenko MG, Otnyukova TN, Partyka LYa, Pisarenko OYu, Popova NN, Rykovsky GF, Tubanova DYa, Zheleznova GV, Zolotov VI. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. doi: [10.15298/arctoa.15.01](https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01)
20. Nikolaeva SA, Velisevich SN, Savchuk DA. Ontogeny of siberian stone pine in the Ket-Chulyum divide. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2008;3(4):35-41. In Russian

21. Makhatkov ID. Polivariantnost' ontogeneza pikhty sibirskoy [Multiversality of Siberian fir ontogeny]. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody Otdel Biologicheskii*. 1991;96(4):79-88. In Russian
22. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [Forests of Eastern Europe: Holocene History and Current State]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. 575 p. In Russian
23. Semechkin IV. Struktura i dinamika kedrovnikov Sibiri [The structure and dynamics of Siberian Stone Pine forests in Siberia]. Novosibirsk: SO RAN Publ.; 2002. 253 p. In Russian
24. Alekseev V.A. Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev [Diagnosis of the life state of trees and tree stands]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 1997;4: 51-57. In Russian
25. Legendre P, Legendre L. Numerical ecology. Vol. 24. 3rd edition. Amsterdam: Elsevier Publ.; 2012. 990 p.
26. Polikarpov NP, Chebakova NM, Nazimova DI. Klimat i gornye lesa Yuzhnoy Sibiri [The climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 226 p. In Russian
27. Tretyakova IN, Bazhina EV. Seed productivity of macrostrobili and the quality of seeds in *Abies Sibirica* in disturbed forest ecosystems of the mountains of Southern Siberia. *Russian J Ecology*. 1996;27(6):411-416. In Russian
28. Konovalova ME, Danilina DM. Cenopopulation structure of key species in climax siberian pine forest of the Western Sayan Mountains. *Russian J Ecology*. 2019;50(3):234-240. doi: [10.1134/S1067413619030081](https://doi.org/10.1134/S1067413619030081)
29. Nikolaeva SA. Ontogenetic structure of siberian stone pine coenopopulations in communities of age and regeneration series of green mossy siberian stone pine forests in the Ket-Chulym divide. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2009;1(5):71-81. In Russian

*Received 02 May 2020; Revised 31 August 2020;
Accepted 27 October 2020; Published 29 December 2020*

Author info:

Konovalova Mariya E, Cand. Sci. (Biol.), C. Researcher, Laboratory of Phytocenology and Forest Resources Science, V.N.Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8883-0540>

E-mail: markonovalova@mail.ru

Sobachkin Denis S, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Forest and Soil Sciences, V.N.Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9496-8888>

E-mail: don.375@yandex.ru