

УДК 630\*5:630\*228.81:581.555.2

## РАЗМЕРНАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ГОРНЫХ КЕДРОВНИКОВ ПРИЕНИСЕЙСКИХ САЯН

М. Е. Коновалова<sup>1</sup>, Е. Г. Коновалова<sup>2</sup>, Е. Н. Цветков<sup>2</sup>, Д. Д. Генов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН 60036, Красноярск, Академгородок, 50/28

<sup>2</sup> Дивногорский техникум лесных технологий 663094, Красноярский край, Дивногорск, ул. Заводская, 1/1

E-mail: markonovalova@mail.ru, yekaterina2351@mail.ru, egoreogr@mail.ru, ktotodrugoynoneon@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2020 г.

Изучена структура древостоев сосны сибирской кедровой (сибирского кедра) *Pinus sibirica* Du Tour в позднесукцессионных кедровниках на примере черневого осочково-крупнотравно-папоротникового и горно-таежного чернично-зеленомошного типов леса, являющихся фоновыми соответственно для Северной Алтае-Саянской и Восточно-Саянской горных лесорастительных провинций Алтае-Саянской горной области. Сравнительный анализ строения древостоев по возрасту, диаметру и высоте проведен в двух существенно отличающихся природно-климатических условиях. Более широкую возрастную амплитуду (от 60 до 560 лет) и циклический тип возрастной динамики имеет древостой сибирского кедра в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике. Возрастная структура древостоя сибирского кедра в горно-таежном чернично-зеленомошном кедровнике имеет меньшую амплитуду (от 60 до 220 лет) и относится к абсолютно разновозрастному типу. Вопреки различию возрастных структур древостоев длительное развитие обоих позднесукцессионных кедровников привело к формированию сходных унимодальных распределений данных строения древостоев по диаметру и высоте, которые, по-видимому, обеспечивают наиболее эффективное взаимодействие видов-эдикаторов со средой. Динамическая устойчивость черневых кедровников осочково-крупнотравно-папоротникового типа леса в условиях обилия осадков, повышенного почвенного плодородия и мощного развития нижних ярусов растительности обеспечивается высокой пространственной неоднородностью фитоценоза, сложным взаимодействием ценопопуляций сибирского кедра и пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. и высокой продолжительностью жизни деревьев сибирского кедра. Стабильная структурно-функциональная организация горно-таежных кедровников чернично-зеленомошного типа леса в менее благоприятных природно-климатических условиях формируется массовым, почти непрерывным возобновлением сибирского кедра и постоянным пополнением древостоя молодыми особями в местах единичного отмирания старовозрастных деревьев. Таким образом, на двух репрезентативных объектах показаны принципиальные различия в структуре и динамике ценопопуляций сибирского кедра в избыточно влажной и влажной климатических фациях Алтае-Саянской горной области. Полученные результаты позволяют прогнозировать возможные тренды их трансформаций при различных сценариях природных и антропогенных изменений.

**Ключевые слова:** горные кедровые леса, позднесукцессионная стадия, структура древостоев, возраст, диаметр, высота.

DOI: 10.15372/SJFS20200305

## ВВЕДЕНИЕ

Структурно-функциональная организация экосистем на позднесукцессионном этапе является результатом возрастного саморазвития лесообразователей, отражающего адаптивные нормы реакций древесных растений на конкурентные взаимоотношения и воздействие различных факторов среды. Структурные отличия древостоев, сформированных в разных природно-климатических условиях, идентифицируют особенности устойчивости ненарушенных лесных сообществ в целом, поскольку древесная растительность, выполняя эдификаторную роль в биогеоценозе, обуславливает собой состав, структуру и функционирование всех остальных компонентов леса (Дыренков, 1984; Bakker, 1996; Korb, Ranker, 2001; Closset-Kopp et al., 2006; Поляков, 2007; Bilek et al., 2011 и др.).

Сосна сибирская кедровая (сибирский кедр) *Pinus sibirica* Du Tour. – один из самых пластичных древесных видов Сибири. Кедровники, распространившиеся по огромной территории, столь разнообразны, что порой единственной их общей чертой является преобладание в древостое сибирского кедра. Контрастность природно-климатических условий произрастания кедровников позволяет предположить существование различных механизмов формирования и поддержания устойчивости этих экосистем, проявляющихся в структуре древостоев. Для сравнения выбраны два коренных типа леса (черневой осочково-крупнотравно-папоротниковый и горно-таежный чернично-зеленомошный), являющихся фоновыми для избыточно влажного и влажного климатических секторов Алтае-Саянской горной области, где до настоящего времени сохранились наиболее продуктивные кедровые леса (Кедровые леса..., 1985).

Цель данного исследования – сравнительный анализ возрастной и размерной структуры древостоев сибирского кедра в позднесукцессионных черневых и горно-таежных кедровниках, представляющих собой эталон устойчивости лесов Алтае-Саянской горной области. Выявление структурных особенностей и специфики динамики кедровников в различных природно-климатических условиях важно для понимания закономерностей функционирования и прогнозирования их развития в условиях текущих и будущих природно-антропогенных изменений.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали древостои сибирского кедра в осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике черневого пояса Джебашско-Амыльского лесорастительного округа Западного Саяна и в чернично-зеленомошном кедровнике горно-таежного пояса Манско-Канского округа Восточного Саяна (рис. 1).

Оба типа леса образуют типологический фон Северной Алтае-Саянской и Восточно-Саянской провинций Алтае-Саянской горной лесорастительной области (Типы лесов..., 1980). Для работы заложили две постоянные пробные площади (ПП) в соответствии с ОСТ 56-69-83 (1984), размер которых уточнялся с учетом однородности условий произрастания и особенностей популяционных мозаик ключевых видов растительности (Восточноевропейские леса..., 2004).

Черневые кедровые леса наветренного макросклона Западного Саяна, формирующиеся в условиях избыточно влажного климата и горного рельефа, отличаются от горно-таежных по целому комплексу признаков состава, структуры, динамики и почвообразовательных процессов (Hytteborn et al., 2005; Nazimova et al., 2014). ПП 1 расположена в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике в среднегорном рельефе хр. Кулумыс Западного Саяна на нижней части склона юго-западной экспозиции крутизной 22–25° и на абсолютной высоте 530 м (53°01' с. ш., 92°59' в. д.). В районе исследования сумма активных температур выше +10 °С составляет порядка 1650–1700 °С, сумма осадков за год – 700–1300 мм, продолжительность периода активной вегетации – 110–115 дней (Типы лесов..., 1980). Почва горная лесная буряя высокощелочная на делювии хлоритовых сланцев, сформирована в условиях промывного режима и хорошего дренажа (Вишнякова и др., 1968). Эти условия являются оптимальными

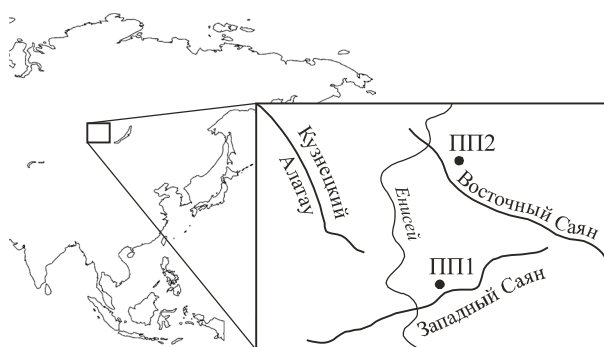


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

Таблица 1. Основные таксационные показатели древостоев на ПП

Состав	Средняя высота полога, м	Бонитет	Запас древесины, м <sup>3</sup> · га <sup>-1</sup>	Полнота	Число деревьев, шт. · га <sup>-1</sup>	
					К	всего
<i>Черневой осочково-крупнотравно-папоротниковый кедровник</i>						
6К4П	26	II	545	0.7	140	620
<i>Горно-таежный чернично-зеленомошный кедровник</i>						
9К1Б + П	15.5	V	285	1.0	470	420

Примечание. К – сибирский кедр; П – пихта сибирская; Б – береза пушистая *Betula pubescens* Roth.

для сибирского кедра (преобладающие классы бонитета I–III), обеспечивающими достижение отдельными деревьями уникальных размеров (на ПП 1 максимальный диаметр около 110 см, высота – до 40 м) и продолжительности жизни (максимальный инструментально зафиксированный возраст 560 лет), стабильную семенную продуктивность и наилучшие показатели стволовой продуктивности – урожайность семян до 120 кг · га<sup>-1</sup> в год и запас древесины 200–900 м<sup>3</sup>/га (Кедровые леса..., 1985). Поздне-сукцессионный статус насаждения на ПП 1 подтверждается сложной пространственной структурой всего сообщества, разновозрастным строением ценопопуляций эдификаторных видов, единичным валежом различной степени разложения и отсутствием следов масштабных нарушений (рубок и пожаров). Кедровник осочково-крупнотравно-папоротниковый (один из самых распространенных типов леса в черневом поясе Западного Саяна) является репрезентативным для анализа фитоценотической структуры и динамики черневого кедровника. Его важным отличием от горно-таежных кедровников является мощное развитие травяного яруса, выполняющего важную фитоценотическую роль, сопоставимую с эдификаторным ярусом. В пик вегетационного сезона на ПП 1 в травяном ярусе четко выделяются экологически, флористически и структурно обособленные мозаики – синузии (Сукачев, 1972): крупнотравно-папоротниковая (кочедыжник женский *Athyrium filix-femina* (L.) Roth ex Mert., щитовник распростертый *Dryopteris expansa* (C. Presl.) Fraser-Jenkins et Jermy, диплазиум сибирский *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Sa. Kurata в «окнах» и под отдельно стоящими деревьями сибирского кедра составляют свыше 40 % площади участка), вейниково-щитовниковая (вейник притупленный *Calamagrostis obtusata* Trin. и щитовник распростертый под группами и отдельно стоящими деревьями сибирского кедра), борцово-осочковая (борец северный *Aconitum septentrionale* Koelle

и осока большехвостая *Carex macroura* Meinsh. под группами сибирского кедра со вторым ярусом пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb.), осочковая (осока большехвостая под группами сибирского кедра и пихты сибирской), кисличная (кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L. под группами сибирского кедра и пихты сибирской) (Назимова, Ермоленко, 1980). Наряду с синузальностью нижних ярусов существуют также возрастные парцеллы (Дылис, 1969) как стадии популяционной динамики сибирского кедра и пихты сибирской внутри биогеоценоза. Древостой имеет свойственный для поздне-сукцессионных черневых кедровников смешанный кедрово-пихтовый состав и неравномерную сомкнутость крон (0.3–0.9) (табл. 1).

В связи со сложной популяционной мозаикой фитоценоза размер ПП 1 был увеличен до 1.56 га.

ПП 2 расположена в горно-таежном чернично-зеленомошном кедровнике в среднегорном рельефе северо-восточной части хр. Идарское Белогорье Восточного Саяна на территории регионального заказника «Гайбинский» в средней части склона западной экспозиции крутизной 2°, на абсолютной высоте 1000 м над ур. м. (54°44' с. ш., 96°07' в. д.). Климат района исследований континентальный, с обильными осадками летом (в среднем 700 мм), меньшим количеством осадков зимой (в среднем 300 мм) и коротким безморозным периодом (65–70 дней) (Агроклиматический справочник..., 1967). Сумма активных температур выше +10 °С в районе исследований составляет порядка 500–1250 °С, сумма осадков за год – 750–1200 мм. Почва подзолистого типа на метаморфических породах (Горбачев, 1978). Лесорастительные условия ограничивают развитие сибирского кедра (преобладающие классы бонитета III–V), так как все показатели продуктивности существенно ниже в сравнении с черневыми кедровниками (максимальный диаметр 58 см, максимальная высота 21.3 м, продолжительность жизни до 220 лет,

**Таблица 2.** Естественное возобновление сибирского кедра на ПП

Кедровник	Особей, шт. · га <sup>-1</sup>		
	всходов	самосева	подроста
Черневой осочково-крупнотравно-папоротниковый	30	150	400
Горно-таежный чернично-зеленомошный	250	500	1225

семенная продуктивностью до 40 кг · га<sup>-1</sup> с периодичностью в 8 лет, средний запас древесины 150–400 м<sup>3</sup>/га). На ПП 2 насаждение обладает всеми признаками поздне-сукцессионной экосистемы: разновозрастная структура древостоя, сложная мозаика ключевых и подчиненных видов, многочисленный валеж различной степени разложения, отсутствие следов рубок и пирогенных повреждений на древостое и валеже. Однако наличие в почвенном разрезе следов пожаров прошлых лет (угли на глубине 17–20 см) указывает на пирогенный генезис биоценоза. Это согласуется с представлением о послепожарном происхождении подавляющего большинства горно-таежных кедровников (Кедровые леса..., 1985). Древостой имеет типичные для горно-таежных кедровников Восточного Саяна (Структура..., 1994) низкую продуктивность и высокую полноту (1.0) (см. табл. 1). В нижнем ярусе растительности преобладают зеленые мхи (гилокомиум блестящий *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., плевроциум Шребера *Pleurozium schreberi* (Willd ex Brid.) Mitt., дикранум метловидный *Dicranum scoparium* Hedw., ритидиадельфус трехгранный *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.), кустарнички: черника *Vaccinium myrtillus* L., брусника *Vaccinium vitis-idaea* L. и в меньшей степени осока Ильина *Carex iljinii* V. I. Krecz. Подлесок разреженный, представлен рябиной сибирской *Sorbus sibirica* Hedl. и жимолостью алтайской *Lonicera altaica* Pall. Распределение растительных группировок носит диффузный характер, повторяя микро-рельеф, образованный ветровальными комплексами разных лет. Смещение древесных пород и их поколений равномерно по площади. Равномерная горизонтальная структура фитоценоза ПП 2 позволила ограничиться размером 0.25 га.

На каждой ПП выполнена перечислительная таксация древостоя. У каждого дерева измерены высота (с точностью до 0.5 м) и диаметр на высоте 1.3 м (с точностью до 0.5 см). Возраст деревьев вычислен на основании кернов, взятых возрастным буравом с каждого дерева. Результаты учета естественного возобновления, выполненного по методике А. В. Побединского (1962), приведены в табл. 2.

Оценка древесных ценозов по средним показателям таксационных признаков или степени их варьирования не может охарактеризовать строение древостоя, поскольку не отражает особенностей кривых распределения (Смоляных, 1970). Статистическая обработка данных полевых исследований включала анализ формы распределения рядов данных (Legendre P., Legendre L., 2012) с использованием приложения Statistica 10. Возрастная структура древостоя оценена по принятой в лесоводственных работах классификации (Дыренков, 1984; Семечкин, 2002 и др.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Итоги анализа рядов распределения данных о возрасте, диаметре и высоте каждого дерева на ПП, заложенных в осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике черневого пояса и в чернично-зеленомошном кедровнике горно-таежного пояса, приведены в табл. 3.

В кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом черневого пояса возрастная структура древостоя сибирского кедра имеет островершинное распределение с правосторонней асимметрией (коэффициент асимметрии 1.44, эксцесс 3.41). Возрастной ряд от 70 до 540 лет имеет разрывы продолжительностью 20 лет и более («резко дискретный возрастной ряд», Ставрава, 2012). Коэффициент изменчивости возраста превышает 21 %, при котором древостой принято считать разновозрастными (Семечкин, 2002). Строение древостоя по 20-летним возрастным периодам имеет отчетливый волновой характер (рис. 2).

Численно преобладают деревья в возрасте 250–290 и 310–350 лет. Менее выраженный «всплеск» наблюдается в младших поколениях в возрасте 170–210 лет. В старшем поколении наблюдаются слабые «отголоски волн» (в возрасте 410–490 и 510–570 лет). Таким образом, возрастная структура древостоя относится к циклично-разновозрастному типу (Семечкин, 2002).

Структура древостоя по диаметру на высоте 1.3 м имеет более близкое к нормальному распределение с незначительной левосторонней



Таблица 3. Оценки таксационных параметров кедровников

Показатель	Черневой осочково-крупнотравно-папоротниковый			Горно-таежный чернично-зеленомошный		
	Возраст, лет	Диаметр на 1.3 м, см	Высота, м	Возраст, лет	Диаметр на 1.3 м, см	Высота, м
Среднее	284	61	30	165	30	15
Стандартная ошибка	4.81	1.24	0.29	4.31	1.30	0.37
Медиана	258	60	31	180	32	16
Мода	302	83	31	190	25	17
Среднее квадратическое отклонение	67.82	17.54	4.11	35.78	10.80	3.08
Экссес	3.41	0.04	7.26	-0.62	-0.43	1.01
Асимметрия	1.44	-0.12	-2.16	-0.76	-0.12	-1.03
Коэффициент варьирования	23.9	28.6	13.5	21.6	36.4	19.9

асимметрией (коэффициент асимметрии  $-0.12$ , эксцес  $0.04$ ).

Распределение древостоя по высоте имеет существенную левостороннюю асимметрию и острую вершину (коэффициент асимметрии  $-2.18$ , эксцес  $7.26$ ).

Древостой *кедровника чернично-зеленомошного горно-таежного пояса* включает деревья всех классов возраста от 70 до 220 лет.

Коэффициент изменчивости (21.6 %) также указывает на разновозрастную структуру древостоя (Семечкин, 2002). Возрастной ряд имеет левостороннюю асимметрию (коэффициент асимметрии  $-0.76$ ) и значительную отрицательную величину эксцеса ( $-0.62$ ). В отличие от кедровника осочково-крупнотравно-папоротникового здесь выраженной волновой возрастной структуры древостоя и разрывов ряда не наблюда-

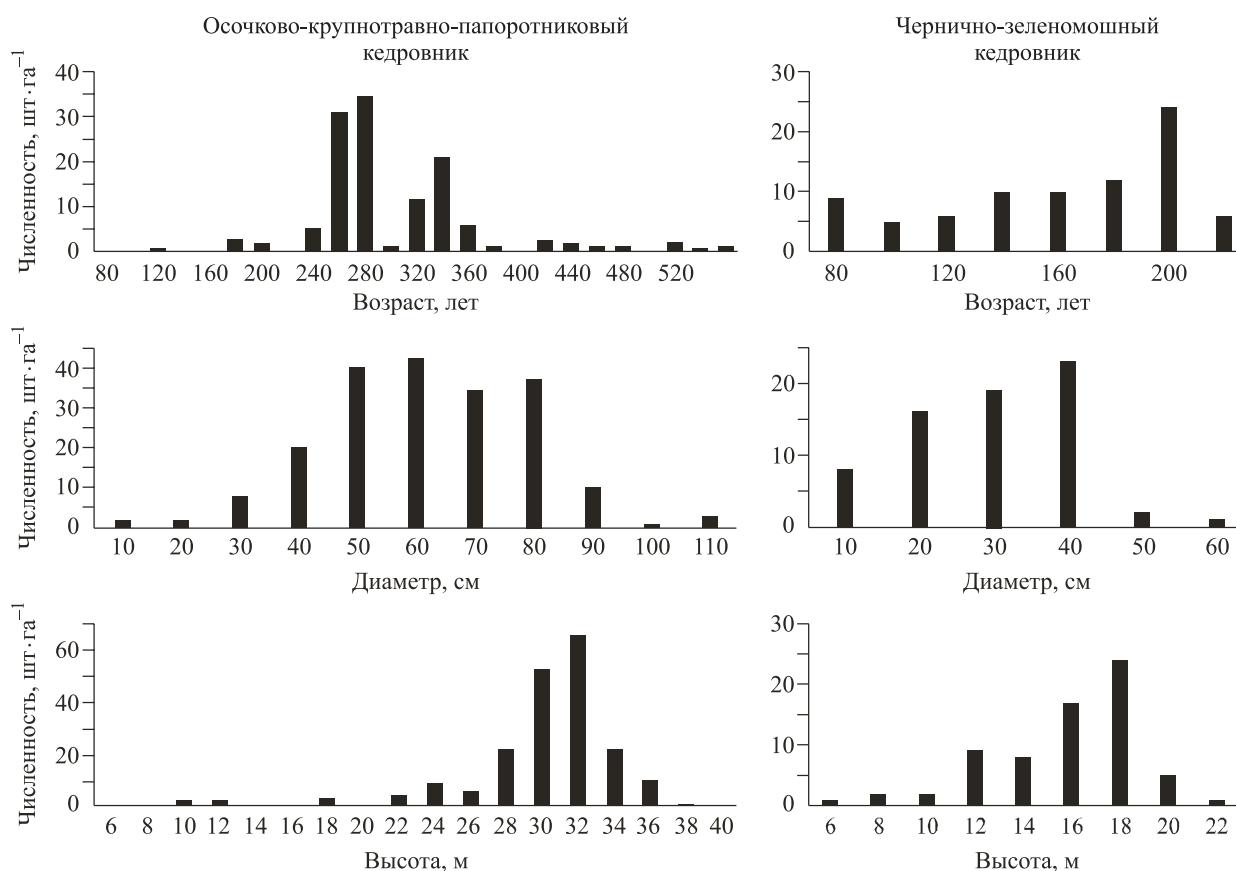


Рис. 2. Структура древостоев сибирского кедра в кедровниках черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом и горно-таежном чернично-зеленомошном.

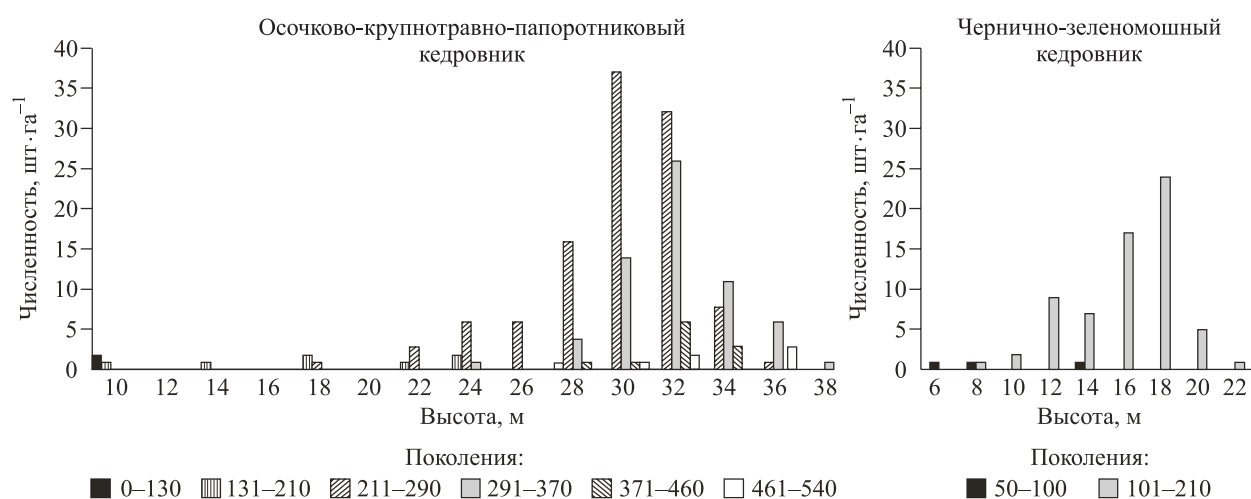


Рис. 3. Распределение по высоте деревьев сибирского кедра различных возрастных когорт в кедровниках черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом и горно-таежном чернично-зеленомошном.

ется. Отмечено только некоторое численное преобладание деревьев в возрасте  $(80 \pm 10)$  и  $(200 \pm 10)$  лет (рис. 3).

Следовательно, возрастная структура древостоя относится к абсолютно разновозрастному типу со слабовыраженной циклическостью возобновления.

Ряд распределения древостоя по диаметру на высоте 1.3 м имеет незначительную левостороннюю асимметрию и низкую вершину (коэффициент асимметрии  $-0.12$ , эксцесс  $-0.43$ ).

Структура древостоя по высоте имеет островершинное распределение с существенной левосторонней асимметрией (коэффициент асимметрии  $-1.03$ , эксцесс  $1.01$ ).

**Сравнение распределений возрастных рядов** наиболее четко отражает динамику восстановительных процессов, обеспечивающих устойчивость ценопопуляций сибирского кедра в различных природно-климатических и фитоценологических условиях. Многие исследователи сходятся во мнении, что в естественном ходе динамики лесных экосистем развитие структуры древостоя идет от одновозрастного к разновозрастному (Фалалеев, 1963; Казимиров, 1971; Дыренок, 1984 и др.). Особенности распределения деревьев по возрасту позволяют реконструировать процессы динамики экосистем. Так, в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике при высокой конкуренции со стороны крупнотравья (борец северный и др.) и крупных лесных папоротников (кочедыжник женский, щитовник распростертый, диплазиум сибирский и др.) возобновление сибирского кедра формируется преимущественно под пологом сомкнутых био групп пихты сибирской, где раз-

виваются микрогруппировки с доминированием кислицы обыкновенной.

Внедрение молодых особей сибирского кедра в полог древостоя возможно только в моменты достижения деревьями пихты сибирской предельного возраста и распада био групп (Коновалова, Данилина, 2019; Konovalova, Danilina, 2019). Обратный процесс – смены сибирского кедра на пихту сибирскую, в том числе для осочково-крупнотравно-папоротникового кедровника – описан в работе В. И. Полякова и И. В. Семечкина (2004). В целом в каждой отдельной пространственной группировке всегда происходит циклическая смена доминирования сибирского кедра и пихты сибирской. В результате такого периодического выхода молодых поколений в полог древостоя в локальных условиях и формируются отдельные всплески численности возрастного ряда сибирского кедра. Его многовершинность обеспечивается длительным накоплением взрослых особей сибирского кедра в пологе древостоя (на протяжении 300–400 лет), что подтверждается правосторонней асимметрией возрастного ряда. Устойчивость ценопопуляции сибирского кедра в поздне сукцессионном черневом кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом обеспечивается мозаичностью синузальной структуры и сочетанием древесных био групп, находящихся на разных стадиях развития в границах элементарной популяции сибирского кедра, и высокой продолжительностью жизни ее отдельных особей (до 560 лет).

В условиях же горно-таежного чернично-зеленомошного кедровника, где в живом напочвенном покрове доминируют зеленые мхи и кустарнички, не оказывающие конкурентно-

го влияния на подрост сибирского кедра (см. табл. 2), возобновление носит более стабильный характер. Левосторонняя асимметрия возрастного ряда свидетельствует о непрерывности возобновления и постоянной насыщенности ценопопуляции молодыми поколениями. Некоторое снижение численности особей сибирского кедра в возрасте 80–180 лет связано с существенным отпадом деревьев старше 60 лет из-за недостаточности освещенности под пологом материнского древостоя (Поликарпов и др., 1986). Отсутствие в возрастном ряду такой выраженной многовершинности (только два всплеска в возрасте  $(80 \pm 10)$  и  $(200 \pm 10)$  лет), как в черневом кедровнике, объясняется непрерывным пополнением древостоя молодыми особями в местах отпада единичных деревьев господствующего полога. Такой вариант возрастной динамики возможен только в абсолютно разновозрастном древостое с равномерным смешением поколений и достаточно благоприятными для образования возобновления условиями.

В обоих случаях (в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом и горно-таежном чернично-зеленомошном кедровниках) увеличенное число деревьев зрелого возраста (медиана в обоих распределениях смещена вправо относительно средней величины) свидетельствует о слабой интенсивности отпада зрелых особей, что является одним из признаков устойчивости ценопопуляций (Восточноевропейские леса..., 2004). Обе возрастные структуры отражают состояние, при котором поддерживается стабильный баланс между появлением и отмиранием особей, что является необходимым условием устойчивости ценопопуляций во времени и пространстве (Корчагин, 1964; Дыренков, 1984; Hörnberg et al., 1995).

**Распределение числа деревьев по диаметру** определяется видом и интенсивностью изреживания древостоя (Кузьмичев, 2013). Примечательно, что и для черневого осочково-крупнотравно-папоротникового, и для горно-таежного чернично-зеленомошного кедровников форма этого распределения близка к нормальной с одинаковой незначительной левосторонней асимметрией, но для чернично-зеленомошного кедровника – с более пологой вершиной. В обоих случаях распределения деревьев по диаметру являются унимодальными и отсутствуют какие-либо всплески численности, присущие возрастным рядам. Такое сглаживание кривой распределения обеспечивается различной интенсивностью радиального роста отдельных

деревьев, реализующих свой генетически обусловленный потенциал роста в индивидуальных условиях произрастания, детерминированных природно-климатическими условиями и конкурентными взаимоотношениями внутри фитоценоза. В результате на примере двух существенно отличающихся по природно-климатическим условиям поздесукцессионных кедровников обнаружено, что распределение деревьев по диаметру отличается от возрастного строения древостоя вопреки некоторым представлениям (Смолоногов, 1970; Дыренков, 1984 и др.).

Несмотря на то что учет естественного возобновления сибирского кедра на ПП (см. табл. 2) показал его более успешное образование в горно-таежном чернично-зеленомошном кедровнике, постоянное пополнение обоих древостоев молодыми поколениями проявилось в схожей более длинной левой ветви кривой распределения древостоев по диаметру (оба коэффициента асимметрии  $-0.12$ ). Меньшая продолжительность жизни деревьев сибирского кедра (не более 240 лет) в довольно суровых условиях горно-таежного пояса (V класс бонитета) стала причиной более пологого распределения деревьев по диаметру в чернично-зеленомошном кедровнике (эксцесс  $-0.43$ ). Напротив, в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике большая продолжительность жизни деревьев сибирского кедра (до 560 лет) в благоприятных природно-климатических условиях (II класс бонитета) приводит к некоторому увеличению числа деревьев, близких по диаметру к среднему значению (среднеквадратическое отклонение 17.54).

Развитие любого биогеоценоза идет в направлении усложнения его структуры, достигая своего максимума на поздесукцессионной стадии (Смирнова, 2011). Механизм формирования сложной **вертикальной структуры** монодоминантных древостоев обеспечивается разновозрастностью и генетической разнородностью ценопопуляций, влиянием конкурентных взаимоотношений, а также мозаичностью лесорастительных условий (за счет различий микрорельефа, освещенности, почвенно-гидрологических условий, преобразования почвенных и микроклиматических условий ключевыми видами, состава и структуры нижних ярусов растительности и т. д.). Обследованные древостои относятся к типу вертикально сомкнутых (Семечкин, 2002), характерному для абсолютно разновозрастных древостоев. Кроны сомкнуты на высоте от 9 до 37 м в осочково-крупнотрав-

но-папоротниковом и от 5 до 21 м – в чернично-зеленомошном кедровнике. Несмотря на разновозрастную структуру обоих кедровников, распределение деревьев по высоте не позволяет выявить разграниченные ярусы древостоев, т. е. структура древостоев настолько сложна и мозаична, что даже наличие выраженных волн возобновления в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике не создает отдельных ярусов полога (см. рис. 3). Центральную часть распределения по высоте составляют деревья менее интенсивного роста старшего поколения и лидирующие в росте деревья молодых поколений.

В связи с нелинейной зависимостью между диаметром и высотой деревьев форма распределения древостоев по высоте несколько отличается от распределения по диаметру. Постоянное пополнение древостоя молодыми поколениями приводит к увеличению числа различных по высоте деревьев в нижней части полога (большая, чем в распределении по диаметру, длина левой ветви распределения) (см. рис. 2) как в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом (коэффициент асимметрии  $-2.16$ ), так и в горно-таежном чернично-зеленомошном (коэффициент асимметрии  $-1.03$ ) кедровниках. Накопление в древостоях старших поколений сибирского кедра приводит к увеличению числа деревьев, близких по высоте к средней в большей степени, чем в распределении по диаметру (среднеквадратическое отклонение в черневом осочково-крупнотравно-папоротниковом кедровнике 4.11, в горно-таежном чернично-зеленомошном 3.08).

В целом в условиях обилия осадков, повышенного почвенного плодородия и мощного развития нижних ярусов растительности черневого осочково-крупнотравно-папоротникового кедровника, являющихся оптимальными для сибирского кедра, наблюдается существенно более слабое образование молодых поколений в связи с высокой конкуренцией со стороны травяного яруса растительности и пихты сибирской. В этих условиях основную роль для формирования устойчивого потока поколений ценопопуляции сибирского кедра играют выраженная «синузальность разного порядка» (Сукачев, 1972) и динамика «возрастных парцелл» (Дылис, 1969). Ограничение площади постоянных наблюдений одной парцеллой с доминированием сибирского кедра может привести к ошибочному выводу о деградации черневых кедровников и их неизбежной смене на пихтарники (Поляков, Семечкин, 2004; Поляков, 2007). Однако при включении

в анализ площади устойчивого произрастания элементарной популяции сибирского кедра со всей присущей данному выбранному типу экотопа (в рассматриваемом примере это нижняя часть покатых склонов световой экспозиции на хорошо дренированных горных лесных бурых почвах) мозаикой горизонтальной структуры биогеоценоза устойчивость ценопопуляций сибирского кедра без антропогенных нарушений становится очевидной. Отсутствие в избыточно влажном климате крупных лесных пожаров и редкость эпифитотий (Кедровые леса..., 1985) обеспечивают высокую продолжительность жизни сибирского кедра и способствуют устойчивости черневых кедровников. В результате циклического процесса мозаичного возобновления сибирского кедра его возрастная структура имеет выраженные всплески численности, что присуще черневым кедровникам (Поликарпов, 1970; Семечкин, 2002). Многовековая продолжительность этого процесса приводит к некоторому выравниванию строения древостоя по диаметру и высоте, к унимодальному распределению вариационных рядов, сходному со структурой древостоев, часто наблюдаемой в поздне-сукцессионных насаждениях ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. и других лесообразователей южной тайги (Дыренок, 1984; Ставрва, 2012 и др.).

В менее благоприятных природно-климатических условиях горно-таежных лесов структура древостоя сибирского кедра в поздне-сукцессионном чернично-зеленомошном кедровнике формируется постепенным, непрерывным пополнением древостоя молодыми особями без образования крупных возрастных парцелл. Подобный тип возрастной динамики описан для некоторых типов кедровников Урала и Западной Сибири (Бех, Воробьев, 1998; Смолоногов, Залесов, 2002).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поздне-сукцессионный статус изученных биогеоценозов и широкое распространение данных типов леса в двух крупнейших лесорастительных провинциях Алтае-Саянской горной области позволяют рассматривать полученные результаты как типичные для избыточно влажной и влажной климатических фаций приенисейской части Саян, пространственная структура которых сформирована в ходе длительной сукцессии и дает образец устойчивости во времени. Структуры древостоев сибирского кедра,



устойчиво существующих на поздне-сукцессионных стадиях развития черневого осочково-крупнотравно-папоротникового и горно-таежного чернично-зеленомошного кедровников, имеют существенные отличия. Это является результатом различных механизмов протекающих в них структурных преобразований, в основе которых лежат конкурентные взаимоотношения (внутрипопуляционные и межвидовые) и эколого-ценотическая регуляция возобновительных процессов. Устойчивость (резистентность) черневых кедровников осочково-крупнотравно-папоротникового типа леса обеспечивается высокой продолжительностью жизни деревьев сибирского кедра (свыше 560 лет), неоднородностью (синузиальностью) травяного покрова, связанной с различиями микробиотопов, и сложным взаимодействием ценопопуляций сибирского кедра и пихты сибирской. Устойчивость горно-таежных кедровников чернично-зеленомошного типа леса определяется более массовым, почти непрерывным возобновлением сибирского кедра и постоянным переходом его подроста в древостой.

В качестве общей особенности поздне-сукцессионных кедровников двух различных типов леса можно отметить сходное строение древостоев по диаметру и высоте, имеющих унимодальное распределение и существенную левостороннюю асимметрию структур по высоте. Поскольку происходящие в древостоях процессы саморегулирования различаются, такое размерное строение древостоя, по-видимому, отражает некоторые общие закономерности функционирования устойчивых поздне-сукцессионных экосистем, обеспечивающие максимально эффективное взаимодействие ключевых видов со средой в различных природно-климатических условиях. Последнее предположение требует проведения дальнейших исследований.

*Работа выполнена в рамках базового проекта № 0356–2017–0741 и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 18–05–00781 А).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области. Л.: Гидрометеоздат, 1967. 504 с. [Agroklimaticheskiy spravochnik po Krasnoyarskomu krayu i Tuvinskoj avtonomnoj oblasti (Agroclimatic handbook of Krasnoyarsk Krai and Tuva Autonomous Oblast). Leningrad: Gidrometeoizdat, 1967. 504 p. (in Russian)].
- Бех И. А., Воробьев В. Н. Потенциальные кедровники / Проблема кедра. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. Вып. 6. 123 с. [Bekh I. A., Vorob'ev V. N. Potentsialnye kedrovniki (Potential Siberian stone pine forests) / Problema kedra (Problem of the Siberian stone pine). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN (Sib. Br. Rus. Acad. Sci. Publ.), 1998. Iss. 6. 123 p. (in Russian)].
- 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 лесн. почвоведению. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1968. С. 494–531. [Vishnyakova Z. V., Zuyeva K. G., Kuznetsova T. S., Chagina E. G. O vzaimodeystvii lesa i pochvy (On the interaction of forest and soil) // Les i pochva: tr. Vsesoyuz. nauch. konf. po lesn. pochvovedeniyu (Forest and soil. Proc. All-Union Sci. Conf. For. Soil Sci.). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Book Publ., 1968. P. 494–531 (in Russian)].
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2-х кн. / Отв. ред. О. В. Смирнова. Кн. 1 / Авторы: Агафонова А. А., Бобровский М. В., Ведерникова О. П., Вишневская И. Г., Диденко Е. Г., Евстигнеев О. И., Жукова Л. А., Закамская Е. С., Зимин М. В., Калякин В. Н., Леонова Н. Б., Лямцев Н. И., Мокрицкий В. А., Носова Л. М., Османова Г. О., Паленова М. М., Полянская Т. А., Потапов П. В., Прокопьева Л. В., Прудников Е. А., Скочилова Е. А., Смирнова О. В., Смирнов В. Э., Смирнова С. И., Торопова Н. А., Турубанова С. А., Ханина Л. Г., Чумаченко С. И., Шестакова А. А., Шестакова Э. В., Шорина Н. И., Ярошенко А. Ю. М.: Наука, 2004. 575 с. [Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. V 2 kn. / Отв. ред. О. В. Смирнова. Кн. 1 (East-European forests: the history in Holocene and contemporaneity. In 2 books / O. V. Smirnova (Resp. Ed.). Book 1 / Authors: Agafonova A. A., Bobrovskiy M. V., Vedernikova O. P., Vishnevskaya I. G., Didenko E. G., Evstigneev O. I., Zhukova L. A., Zakamskaya E. S., Zimin M. V., Kalyakin V. N., Leonova N. B., Lyamtsev N. I., Mokritskiy V. A., Nosova L. M., Osmanova G. O., Palenova M. M., Polyanskaya T. A., Potapov P. V., Prokop'eva L. V., Prudnikov E. A., Skochilova E. A., Smirnova O. V., Smirnov V. E., Smirnova S. I., Toropova N. A., Turubanova S. A., Khanina L. G., Chumachenko S. I., Shestakova A. A., Shestakova E. V., Shorina N. I., Yaroshenko A. Yu. Moscow: Nauka, 2004. 575 p. (in Russian)].
- Горбачев В. Н. Почвы Восточного Саяна. М.: Наука, 1978. 200 с. [Gorbachev V. N. Pochvy Vostochnogo Sayana (Soils of the Eastern Sayan). Moscow: Nauka, 1978. 200 p. (in Russian)].
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 174 с. [Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov (The structure and dynamics of taiga spruce forests). Leningrad: Nauka. Leningrad. Br., 1984. 174 p. (in Russian)].
- Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с. [Dylis N. V. Struktura lesnogo biogeotsenoza (Structure of forest biogeocenosis). Moscow: Nauka, 1969. 55 p. (in Russian)].
- Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 140 с. [Kazimirov N. I. El'niki Karelii (Spruce forests of Karelia). Leningrad: Nauka. Leningrad. Br., 1971. 140 p. (in Russian)].

- Кедровые леса Сибири / Отв. ред. А. С. Исаев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 225 с. [Kedrovyye lesa Sibiri (The Siberian stone pine forests of Siberia). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1985. 225 p. (in Russian)].
- Коновалова М. Е., Данилина Д. М. Структура ценопопуляций ключевых видов черневых кедровых лесов Западного Саяна на климаксовой стадии развития // Экология. 2019. № 3. С. 189–195 [Konovalova M. E., Danilina D. M. Struktura tsenopopulyatsiy klyuchevykh vidov chernevykh kedrovyykh lesov Zapadnogo Sayana na klimaksovoy stadii razvitiya (Cenopopulation structure of key species in climax Siberian pine chern forests of the Western Sayan mountains) // Ekologiya (Ecology). 2019. N. 3. P. 189–195 (in Russian with English abstract)].
- Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Сельхозгиз, 1964. С. 63–131. [Korchagin A. A. Vnutrividovoy (populyatsionny) sostav rastitelnykh soobshchestv i metody ego izucheniya (Intraspecific (population) composition of plant communities and methods for its study) // Polevaya geobotanika (Field Geobotany). V. 3. Moscow, Leningrad: Nauka, 1964. P. 63–131 (in Russian with English title and contents)].
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2013. 208 с. [Kuz'michev V. V. Zakonomernosti dinamiki drevostoev (The regularities of tree stand dynamics). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 2013. 208 p. (in Russian)].
- Назимова Д. И., Ермоленко П. М. Динамика синузальной структуры при восстановительных сукцессиях в черневых кедровниках Западного Саяна // Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. С. 54–87 [Nazimova D. I., Ermolenko P. M. Dinamika sinuzial'noy struktury pri vosstanovitel'nykh suksessiyakh v chernevykh kedrovnikakh Zapadnogo Sayana // Dinamika lesnykh biogeotsenozov Sibiri (Dynamics of synusial structure during recovery successions in the chern Siberian stone pine forests of the Western Sayan // Dynamics of forest biogeocenoses of Siberia). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1980. P. 54–87 (in Russian)].
- ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустroительные. Метод закладки. М.: Государственный комитет СССР по лесному хозяйству, 1983. 60 с. [OST 56-69-83. Probnye ploshchadi lesoustroitel'nye. Metod zakladki (Forest planning sample plots. The method for establishing). Moscow: Gosudarstvenny komitet SSSR po lesnomu khozyaystvu (USSR State Committee on Forestry), 1983. 60 p. (in Russian)].
- Побединский А. В. Изучение лесовосстановительных процессов. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1962. 53 с. [Pobedinskiy A. V. Izuchenie lesovosstanovitel'nykh protsessov (Study of forest restoration processes). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Book Publ., 1962. 53 p. (in Russian)].
- Поликарпов Н. П. Комплексные исследования в горных лесах Западного Саяна // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. С. 26–79 [Polikarpov N. P. Kompleksnyye issledovaniya v gornyykh lesakh Zapadnogo Sayana // Voprosy lesovedeniya (Complex studies in mountain forests of the Western Sayan // Questions of forest science). Krasnoyarsk, 1970. P. 26–79 (in Russian)].
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 226 с. [Polikarpov N. P., Chebakova N. M., Nazimova D. I. Klimat i gornyye lesa Yuzhnoy Sibiri (Climate and mountain forests of the South Siberia). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1986. 226 p. (in Russian)].
- Поляков В. И. Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с. [Polyakov V. I. Chernevye kedrovniki Zapadnogo Sayana: kontrol' i prognozirovaniye khoda rosta (Siberian stone pine chern forests of the Western Sayan: control and forecast of a growth trend). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN (Sib. Br. Rus. Acad. Sci. Publ.), 2007. 181 p. (in Russian with English summary)].
- Поляков В. И., Семечкин И. В. Динамика и устойчивость разновозрастных черневых кедровников Западного Саяна // Лесоведение. 2004. № 2. С. 12–19 [Polyakov V. I., Semechkin I. V. Dinamika i ustoychivost' raznovozrastnykh chernevykh kedrovnikov Zapadnogo Sayana (Dynamics and stability of an uneven-aged the Siberian stone pine forests of the Western Sayan) // Lesovedenie (For. Sci.). 2004. N. 2. P. 12–19 (in Russian with English abstract)].
- Семечкин И. В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с. [Semechkin I. V. Struktura i dinamika kedrovnikov Sibiri (The structure and dynamics of the Siberian stone pine forests of Siberia). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN (Sib. Br. Rus. Acad. Sci. Publ.), 2002. 253 p. (in Russian with English title, summary and contents)].
- Смирнова О. В. Методология исследования экосистем с популяционных позиций // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 15–21 [Smirnova O. V. Metodologiya issledovaniya ekosistem s populyatsionnykh pozitsiy (The methodology of study ecosystems with a population perspective) // Izv. Penza gos. ped. univ. im. V. G. Belinskogo (Proc. V. G. Belinskiy Penza St. Pedagogical Univ.). 2011. N. 25. P. 15–21 (in Russian with English abstract)].
- Смолоногов Е. П. О некоторых закономерностях строения простых и сложных древостоев // Динамика и строение лесов на Урале. Свердловск: Урал. науч. центр АН СССР, 1970. С. 13–36 [Smolonogov E. P. O nekotorykh zakonomernostyakh stroeniya prostykh i slozhnykh drevostoev (Some regularities of the structure of simple and complex stands) // Dinamika i stroeniye lesov na Urale (Dynamics and structure of forests in the Urals). Sverdlovsk: Ural Sci. Center USSR Acad. Sci., 1970. P. 13–36 (in Russian)].
- Смолоногов Е. П., Залесов С. В. Эколого-лесоводственные основы организации и ведения хозяйства в кедровых лесах Урала и Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Урал. гос. лесотех. ун-т, 2002. 186 с. [Smolonogov E. P., Zalesov S. V. Ekologo-lesovodstvennyye osnovy organizatsii i vedeniya khozyaystva v kedrovyykh lesakh Urala i Zapadno-Sibirskoy ravniny (Ecological-silvicultural bases for organization and management in the Siberian stone pine forests of the Urals and the West Siberian plain). Yekaterinburg: Ural. St. For. Engineer. Univ., 2002. 186 p. (in Russian)].

- Ставрова Н. И. Структура популяций основных лесообразующих видов на европейском Севере России: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. СПб.: Ботан. ин-т РАН, 2012. 442 с. [*Stavrova N. I. Struktura populyatsiy osnovnykh lesoobrazuyushchikh vidov na Evropeyskom severe Rossii: dis. ... d-ra biol. nauk: 03.02.08 (Population structure of the main forest-forming species in the European North of Russia: doctor biol. sci. (DSc) dissertation). St. Petersburg: Botan. in-t RAN (Bot. Inst. Rus. Acad. Sci.), 2012. 442 p. (in Russian)*].
- Структура и динамика таежных лесов / В. А. Соколов, А. С. Аткин, С. К. Фарбер, Л. И. Аткина, А. И. Бондарев, И. Л. Тимошенко, О. П. Втюрина, Л. А. Хиневич. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. изд. фирма, 1994. 168 с. [*Struktura i dinamika taezhnykh lesov (Structure and dynamics of taiga forests) / V. A. Sokolov, A. S. Atkin, S. K. Farber, L. I. Atkina, A. I. Bondarev, I. L. Timoshchenko, O. P. Vtyurina, L. A. Khinevich. Novosibirsk: Nauka. Sib. Publ. Co., 1994. 168 p. (in Russian)*].
- Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 1. 419 с. [*Sukachev V. N. Osnovy lesnoy tipologii i biogeotsenologii (Bases of forest typology and biogeocoenology). Leningrad: Nauka. Leningrad. Br., 1972. V. 1. 419 p. (in Russian)*].
- Типы лесов гор Южной Сибири / Под ред. В. Н. Смагина. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 336 с. [*Tipy lesov gor Yuzhnoy Sibiri (Forest Types of the Mountains of the Southern Siberia) / V. N. Smagin (Ed.). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1980. 336 p. (in Russian)*].
- Фалалеев Э. Н. Возрастное строение, рост и развитие пихтовых лесов Сибири // Мат-лы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока: тр. конф. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1963. С. 209–216 [*Falaleev E. N. Vozrastnoe stroenie, rost i razvitie pikhtovykh lesov Sibiri (Age structure, growth and development of the Siberian fir forests) // Mat-ly po izucheniyu lesov Sibiri i Dal'nego Vostoka: tr. konf. (Materials on Study of Forests in Siberia and the Far East: Proc. Symp.). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Book Publ., 1963. P. 209–216 (in Russian)*].
- Bakker F. A. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. P. 145–156.
- Bilek L., Remes J., Zahradnik D. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia // *For. Syst.* 2011. V. 20. Iss. 1. P. 122–138.
- Closset-Kopp D., Schnitzler A., Aran D. Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges // *Biodivers. Conserv.* 2006. V. 15. P. 1063–1093.
- Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration pattern and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp forest // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. P. 291–298.
- Hytteborn H., Maslov A. A., Nazimova D. I., Rysin L. P. Boreal forests of Eurasia // *Ecosystems of the World*. Amsterdam: Elsevier, 2005. V. 6 (Coniferous forests). P. 23–99.
- Konovalova M. E., Danilina D. M. Cenopopulation structure of key species in climax Siberian pine forest of the Western Sayan mountains // *Rus. J. Ecol.* 2019. V. 50. N. 3. P. 234–240 (Original Russian text © M. E. Konovalova, D. M. Danilina, 2019, publ. in *Ekologiya*. 2019. N. 3. P. 189–195).
- 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 Ecol.* 2001. V. 157. P. 1–11.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. 3<sup>rd</sup> English Ed. Amsterdam: Elsevier, 2012. 990 p.
- Nazimova D. I., Danilina D. M., Stepanov N. V. Rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains // *Bot. Pacif.* 2014. V. 3. Iss. 1. P. 39–47.

## DIMENSIONAL AND AGE STRUCTURE OF MOUNTAIN SIBERIAN STONE PINE FORESTS OF THE CIS-YENISEI SAYAN

М. Е. Коновалова<sup>1</sup>, Е. Г. Коновалова<sup>2</sup>, Е. Н. Цветков<sup>2</sup>, Д. Д. Генов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Science, Siberian Branch  
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

<sup>2</sup> Divnogorsk College of Forest Technologies  
Zavodskaya str., 1/1, Divnogorsk, Krasnoyarsk Krai, 663094 Russian Federation

E-mail: markonvalova@mail.ru, yekaterina2351@mail.ru, egoreogr@mail.ru,  
ktotodrugoyneon@mail.ru

The structure of the Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour stands was studied using the example of late-successional chern Siberian stone pine forests with sedge, tall herbaceous and large forest ferns and mountain-taiga Siberian pine forests with bilberry and green hypnum mosses that are widespread in the North-Altai-Sayan and the East-Sayan (respectively) mountain forest vegetation province of the Altai-Sayan mountain ecoregion. A comparative structure analysis of stands by age, diameter and height was carried out in two significantly different climatic zone conditions. The Siberian stone pine stand in the chern sedge, tall herbaceous, large forest ferns Siberian stone pine forest has a wider age range (from 60 to 560 years) and a cycle type of long-term dynamics. The age composition of the Siberian stone pine stand in the mountain-taiga blueberry, green hypnum moss Siberian stone pine forest has a smaller amplitude (from 60 to 220 years) and belongs to an absolutely uneven-aged structure type. Despite the differences in the age composition of stands, the long-term development of both late-successional Siberian stone pine forests led to the formation of similar unimodal distributions of the data of stands structure by diameter and height, which, apparently, provide the most effective interaction of the keystone species with the environment. The dynamic stability of chern sedge, tall herbaceous, large forest ferns Siberian stone pine forest under conditions of abundant rainfall, high soil fertility and powerful development of lower layers vegetation is provided by the increased spatial heterogeneity of phytocenosis, a complicated interaction between the Siberian stone pine and the Siberian fir *Abies sibirica* Ledeb. populations and high lifespan of the Siberian stone pine trees. The resistance of mountain-taiga blueberry, green hypnum moss Siberian stone pine forests structural-functional organization in less favorable climatic zones conditions is formed by mass, almost permanent natural regeneration of the Siberian stone pine and stable tree recruitment in separate gaps. Thus, fundamental differences in the structure and dynamics of the Siberian stone pine coenopopulations in hyperhumid and humid climatic facies of the Altai-Sayan ecoregion are shown on the example of two representative objects. The results of the study can help predict main possible trends in the forest ecosystems transformation in different scenarios of natural and anthropogenic changes.

**Keywords:** mountain *Pinus sibirica* Du Tour stands, late-successional stage, tree stands' structure, age, diameter, and height.

**How to cite:** Konovalova M. E., Konovalova E. G., Tsvetkov E. N., Genov D. D. Dimensional and age structure of mountain Siberian stone pine forests of the Cis-Yenisei Sayan // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N 3. P. 51–62 (in Russian with English abstract and references).