

На правах рукописи



Возмищева Анна Степановна

**ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА
ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ
НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА
(НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК»)**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2016

Работа выполнена в секторе геоботаники Федерального государственного бюджетного учреждения науки Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Крестов Павел Витальевич

Официальные оппоненты: **Гуков Геннадий Викторович**
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
ФГБОУ ВПО Приморская государственная
сельскохозяйственная академия, профессор
кафедры лесоводства
Коротков Владимир Николаевич
кандидат биологических наук ФГБОУ ВО
Московский государственный университет имени М.
В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник
кафедры геоботаники

Ведущая организация: ФГБУН Институт водных и экологических проблем
ДВО РАН, г. Хабаровск

Защита состоится 05 июля 2016 г., в 10:00 на заседании диссертационного совета Д 005.003.02 на базе ФГБУН Биолого-почвенного института ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159.

Факс: +7 423 2310193, e-mail: info@biosoil.ru

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100-лет Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте ФГБУН Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан 19 апреля 2016 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



В.Ю. Баркалов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Широколиственно-кедровые леса (ШКЛ) – наиболее продуктивные и ценные лесные экосистемы российского Дальнего Востока. Они представляют типичную коренную растительность северной подзоны умеренной зоны (Krestov et al. 2006), которая, помимо Восточной Азии, охватывает горную часть Центральной и Восточной Европы (Попов, 1949; Ellenberg, 1988) и Восточную часть (Аппалачи) Северной Америки (Shelford, 1963; Greller, 1988), где коренная растительность подверглась сильным изменениям либо практически уничтожена. Большая протяженность ареала ШКЛ с севера на юг определяет многообразие структурно-функциональной организации и сценариев развития их сообществ в ходе естественной динамики. Область распространения ШКЛ традиционно делится на 3 климатические фации: южных кедровников с пихтой цельнолистной и грабом; типичных кедровников с широколиственными породами и северных кедровников с темнохвойными породами (Колесников, 1956). Более высокая эксплуатационная ценность деревьев, произрастающих в северных широколиственно-кедровых лесах, по сравнению с южными (плотная древесина, низкая степень фауности), способствовала заметному сокращению распространения ненарушенных экосистем и их существенному отступлению от биоклиматической границы между бореальной и умеренной растительными зонами (Krestov et al., 2006). Антропогенное влияние привело к изменению северной границы ареала ШКЛ, что выразилось в замещении менее устойчивых в условиях дефицита тепла ШКЛ более устойчивыми ельниками. Для оптимизации лесопользования, сохранения и восстановления экосистем естественных ШКЛ важно понимание процессов и механизмов поддержания разнообразия и устойчивого развития данной формации на уровнях ценопопуляций ключевых видов и экосистем.

Проведение исследований, направленных на долговременный мониторинг растительности, целесообразно на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), характеризующихся низкой степенью нарушенности растительного покрова и минимальным антропогенным воздействием. Такие условия могут быть обеспечены только на территории ООПТ, поэтому заповедник «Бастак», расположенный в Еврейской автономной области (ЕАО), был выбран полигоном для исследований.

Степень разработанности темы. В последние десятилетия в Европе и Северной Америке, а относительно недавно и в Азии, стали развиваться новые подходы к исследованиям механизмов функционирования экосистем смешанных листопадных и умеренных хвойных лесов, которые открывают большие возможности для понимания процессов поддержания разнообразия и устойчивости дальневосточных ШКЛ – одного из сложнейших биомов умеренных листопадных лесов мира. Необходимость исследования динамики лесных экосистем на разных уровнях организации связана, с одной стороны, с разной направленностью процессов, приводящих к изменениям, а с другой – с необходимостью понимания механизмов, поддерживающих устойчивость леса на разных уровнях организации, и их вклада в лесообразовательный процесс в целом. Так, динамика на уровне сообществ характеризуется постоянным выходом лесного ценоза из состояния равновесия в связи с выпадением сенильных деревьев и, как следствие, нарушением целостности полога. В то же время вся экосистема стремится к компенсации данных изменений и перехо-

ду в климаксовое состояние. Динамика естественных лесных сообществ выражается в постоянном балансе режимов узколокальных изменений древостоя (по сути – нарушений, disturbance regimes) в виде выпадения отдельных деревьев как естественного завершения жизненного цикла и режимов восстановления древостоя до сомкнутого состояния (Shugart et al., 2010).

Изучению естественной динамики, особенностям видовой, пространственной и возрастной структуры, а также возобновительным процессам естественных ШКЛ уделялось внимание в исследованиях многих авторов (Ивашкевич, 1927, 1929, 1933; Фишер, 1939; Цымек, 1950; Коркешко, 1952; Дылис, Виппер, 1953; Щербатов, 1953; Колесников, 1956; Ярошенко, 1958, 1961; Иванова и др., 1963; Моисеенко, 1963, 1965; Смагин, 1965; Чернышев, 1969; Комин, Семечкин, 1970; Бузыкин, 1974; Алексеев, 1975; Маслов, 1990; Кудинов, 1994, 2000, 2004, 2007; Будзан, 2000; Крестов, Ишикава, 2000; Алексеенко, 2004; Корякин, 2007; Манько и др., 2008, 2009, 2010; Комарова, 2010, 2011). Основное внимание авторов в данных работах было сконцентрировано на особенностях динамики леса на уровне экосистем; исследования проводились без использования массовых данных по возрастам и дендрохронологического анализа процессов развития древостоя. При этом структура и динамика ШКЛ с использованием подходов, основанных на детальной проработке пространственно-временного континуума, практически оставалась без внимания и детально освещалась только в единичных работах (Ishikawa et al., 1999; Крестов, Ишикава, 2000; Nakamura, Krestov, 2005; Ухваткина и др., 2011; Омелько, Ухваткина, 2013; Wang et al., 2014; Omelko et al., 2016). Наименее исследованными в этом аспекте остаются северные кедровники.

Объект исследования. Старовозрастные сообщества ШКЛ естественного происхождения северной климатической фации.

Цель работы – изучить процессы формирования пространственной и возрастной структуры и выявить закономерности динамики ненарушенных северных ШКЛ на уровне лесных сообществ.

Задачи:

1. Определить количественное участие ключевых видов деревьев в исследуемых сообществах.
2. Проанализировать пространственную структуру древостоя ненарушенных ШКЛ северной климатической фации.
3. Охарактеризовать их возрастную структуру.
4. Восстановить историю формирования древостоя за 200-летний период развития сообществ; проанализировать основные факторы и степень их влияния на данный процесс.
5. Выявить особенности динамики экосистем широколиственно-кедровых лесов северной климатической фации на уровне сообществ.

Научная новизна. Впервые для ШКЛ северной климатической фации с позиций дендрохронологии проанализированы пространственные и временные закономерности возобновительных процессов 9 ключевых видов деревьев в зависимости от структуры и состояния древесных ярусов. Выявлены статистически достоверные закономерности пространственного и возрастного распределения ключевых видов в сообществах. На большом фактическом материале (ширина годичных колец) проанализирована динамика выхода деревьев в полог за 250-летний период развития сообществ.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты работы вносят существенный вклад в познание структурно-функциональных особенностей динамики коренных ШКЛ в ходе естественных смен. Теоретические обобщения могут быть использованы специалистами в области лесоведения и лесной экологии; сотрудниками заповедников; преподавателями ботанических дисциплин. Полученные данные могут быть использованы как научная база для разработки методических пособий и рекомендаций по лесовосстановлению. Разработанная программа построения проекций крон деревьев "Crowns" (Патент № 2015611166, 2015) может применяться для решения задач экологии и биологии, а также в смежных областях. Материалы исследования имеют практическое значение как часть программы мониторинга динамики явлений и процессов в природном комплексе заповедника «Бастак»; результаты включены в «Летопись природы» заповедника. Методы анализа и полученные данные могут быть использованы в учебном процессе для студентов биологических и экологических специальностей.

Методология и методы диссертационного исследования. Методология исследования разработана с учетом научных публикаций отечественных и зарубежных авторов в области биологии, лесной экологии и математического статистического анализа. При решении конкретных задач использовались новейшие и общепринятые методики сбора и анализа данных, многократно апробированные на большом фактическом материале в работах ведущих исследователей в области структурно-функциональной динамики древостоя, организации и развития лесных экосистем, в восстановлении их истории в разных регионах мира.

Положения, выносимые на защиту:

1. Главным фактором поддержания состава и структуры экосистем широколиственно-кедровых лесов и обеспечения их непрерывного долговременного функционирования является перманентная неоднородность древостоя, формируемая микрогруппировками и окнами, периодически появляющимися в результате естественного отмирания одного или нескольких деревьев, а также одновременное сосуществование структурно-функциональных элементов древостоя разного размера, находящихся на разных стадиях развития.

2. Общая закономерность распределения ключевых видов деревьев на разных стадиях их возрастного развития заключается в постепенном переходе от контактно-озного, сгруппированного распределения ключевых видов на стадии их подростка к случайному распределению деревьев генеративного и сенильного возрастного состояния.

3. Режим формирования световых окон определяется чередованием значительных и умеренных изменений структуры полога и индицируется числом деревьев, показавших ускорение роста. Динамика широколиственно-кедрового лесного сообщества в целом характеризуется периодами чередования ускорений роста темнохвойных и лиственных деревьев, а также *Pinus koraiensis*. Выходу деревьев ключевых видов в верхний полог предшествуют 2–3 события ускорений роста, связанных с образованием световых окон. Процесс формирования структурно-функциональной неоднородности лесного сообщества контролируется периодическим выходом в полог главного эдификатора северных ШКЛ – *Pinus koraiensis*.

Степень достоверности результатов. Обоснованность и достоверность выводов подтверждаются большим объемом фактического материала, собранного и

проанализированного автором самостоятельно в ходе полевых исследований на четырех постоянных пробных площадях, общим размером 3 га, а также применением современных методов обработки и анализа данных.

Апробация работы. Результаты исследований и материалы диссертационной работы были представлены на: Всероссийской конференции, посвященной 100-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР Колесникова Бориса Павловича «Леса российского Дальнего Востока: 150 лет изучения» (Владивосток, 2009); VI школе-семинаре молодых ученых, аспирантов и студентов «Территориальные исследования: Цели, результаты и перспективы» (Биробиджан, 2011); Всероссийской дендрохронологической конференции «РусДендро-2011» (Екатеринбург, 2011); Всероссийской конференции, посвященной 75-летию образования ДальНИИЛХа «Проблемы устойчивого управления лесами Сибири и Дальнего Востока» (Хабаровск, 2014); IV Международной научно-практической конференции «Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия» (Чебоксары, 2015); конференциях-конкурсах молодых ученых Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток, 2010, 2011, 2015); заседаниях лаборатории дендрохронологии ИЭРиЖ УрО РАН (2015), заседаниях отдела лесных и почвенных ресурсов БПИ ДВО РАН.

Личный вклад автора. Все этапы работы выполнены автором лично. Им осуществлены постановка цели и задач исследования, выбор методов и программы работ; проведены полевые работы; собран материал в следующих объемах: проведение измерений на 4 постоянных пробных площадях общим размером 3 га, заложенных для долговременного мониторинга в заповеднике «Бастак»; выполнено 125 геоботанических описаний микрогруппировок древостоя и 119 геоботанических описаний прогалин лесных сообществ; проведены обмеры 2746 деревьев с диаметром ствола на высоте груди более 4 см и обмеры 12 874 особей подроста; с деревьев диаметром более 10 см взято 392 возрастных керн; проведена камеральная обработка кернов и подсчет годичных колец; измерена ширина 27 489 годичных колец; осуществлен анализ и интерпретация данных, сформулированы выводы.

Публикации. Материалы диссертации представлены в 7 работах, 2 опубликованы в рецензируемых журналах. Получено одно авторское свидетельство на программу построения проекций крон деревьев "Crowns".

Связь работы с научными темами. Работа проведена при финансовой поддержке экспедиционного гранта ДВО РАН под руководством автора (11-III-Д-06-008 «Организация и проведение экспедиции с целью комплексного изучения бореальных хвойных лесов Еврейской Автономной Области», 2010 г.), а также в рамках исследований по проектам РФФИ (07-04-00654, 09-04-00796, 11-04-92112, 13-04-01453).

Структура и объем диссертации. Диссертация включает в себя введение, основную часть, выводы, список литературы (361 источников, из них 241 на иностранном языке) и 2 приложения. Объем диссертации составляет 174 страницы. Работа иллюстрирована 24 рисунками и содержит 8 таблиц.

Благодарности. Я глубоко признательна всем исследователям хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока и других регионов за возможность обращения к их опыту и результатам исследований в процессе выполнения работы. Выражаю благодарность родным и близким за огромную поддержку. Неоценимой счи-

таю помощь и участие своего научного руководителя П.В. Крестова как в данном исследовании, так и в формировании области научных интересов в целом. Признательна сотрудникам заповедника «Бастак», особенно И.Н. Былкову и Е.С. Лонкиной за помощь в проведении полевых работ. Благодарна сотрудникам отдела лесных и почвенных ресурсов, особенно О.Н. Ухваткиной и А.М. Омелько, за помощь на всех этапах работы, советы и дружеское отношение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Исследования широколиственно-кедровых лесов

В главе приводится обзор истории изучения ШКЛ в контексте оригинальных дальневосточных и мировых подходов к исследованию структуры и динамики лесного сообщества. Показано, что, несмотря на огромный объем накопленного материала, процессы оконной динамики, развитие пространственной структуры и закономерности возобновительных процессов ШКЛ северной климатической фации характеризуются низкой изученностью.

Глава 2. Природные условия заповедника «Бастак»

В главе дана характеристика физико-географических условий района исследований: географического положения, рельефа, климата, гидрографии, почв, распределения растительности. Охарактеризован видовой состав ШКЛ заповедника «Бастак». Исследованные лесные сообщества относятся к типу «холодно-влажные лишайные кедровники с пихтой, липой и желтой березой» согласно типологии Б.П. Колесникова (1956) и ассоциации *Ribes maximum-wiczianii-Pinetum koraiensis* в системе эколого-флористической классификации (Krestov et al., 2006).

Глава 3. Материалы и методы

Ревизия постоянных пробных площадей. В работе использованы данные, полученные в результате исследований на 4 постоянных пробных площадях (ППП), общей площадью 3 га, заложенных в заповеднике «Бастак». В 2007-2010 гг. получены метрические данные древостоев, в том числе диаметр на высоте 1,3 м, жизненное состояние, координаты положения дерева на пробной площади и проекций крон (всего 15 620 деревьев и особей подроста); проведено картирование травяного и кустарникового ярусов; на двух ППП взяты возрастные керны с деревьев диаметром на высоте груди больше 10 см; дополнительно отобраны 62 керны с деревьев *Pinus koraiensis*, произрастающих за пределами пробных площадей.

Построение картосхем пробных площадей. Для всех четырех ППП с помощью программы построения проекций крон деревьев "Crowns" (Дроздов и др., 2015) были созданы карты размещения древостоя, на которых в заданном масштабе были отражены проекции крон и площади поперечного сечения стволов деревьев на высоте 1,3 м, а также положение каждого индивидуума подроста.

Вертикальная структура древостоя. Выделение ярусов древостоя проводилось по принятым в лесоведении методикам. При определении границ между ярусами использован метод *K*-средних (Steinhaus, 1956; Lloyd, 1957).

Взаимосвязь элементов вертикальной структуры. Пространственное размещение деревьев и особей подроста (559 распределений) проанализировано с помощью функции парной корреляции $g(r)$; для построения статистически достоверных имитационных интервалов (simulation envelopes), оценки отклонения от нуля-

гипотезы и достижения 5 % уровня значимости использовано 99 генераций модельного процесса методом Монте-Карло (Stoyan, Stoyan, 1994; Wiegand, Moloney, 2014). Функция $g(r)$ рассчитана с помощью программного обеспечения «Programita» (Wiegand, Moloney, 2004). Проверены нуль-гипотезы: полная пространственная однородность (complete spatial randomness) – анализ горизонтальной структуры деревьев в пределах яруса (один тип точек); случайное маркирование (random labeling) – анализ горизонтальной структуры деревьев в пределах яруса (два типа точек); тороидальный сдвиг (toroidal shift) – анализ горизонтальной структуры деревьев в пределах яруса, при условии вероятности разного времени формирования их мозаик (два типа точек); независимое случайное размещение (antecedent conditions) – анализ горизонтальной структуры деревьев разных ярусов (два типа точек). Проведен сравнительный анализ распределений между исследованными видами, ярусами и сообществами.

Методика выделения микрогруппировок. Под микрогруппировкой понимается небольшая, связанная с соседними микрогруппировками и всем фитоценозом часть сообщества, характеризующаяся ярусностью (Ярошенко, 1961, 1969). Микрогруппировки выделены в ходе полевых исследований по признакам всех ярусов лесного сообщества; в каждой микрогруппировке выполнено геоботаническое описание. Контуры микрогруппировок уточнены в камеральных условиях по картам размещения древостоя. Далее микрогруппировки были классифицированы в типы микрогруппировок по признакам сходства состава ярусов.

Методика выделения световых окон и изучения их параметров. Световое окно (СО) – прогалина в верхнем ярусе древостоя, образованная в результате вывала одного или многих деревьев, площадью более 10 м², высота отдельно стоящих деревьев внутри которой не превышает 15 м (Ishikawa, 1990). СО были выделены на основе карт размещения древостоя по пробным площадям. Для каждого СО были измерены размер и отношение высоты краевых деревьев к площади СО.

Зависимость подроста от параметров светового окна и типа микрогруппировки. Подрост был подразделен на три высотные группы, функционально связанные с нижними ярусами лесного сообщества: низкий (менее 0,5 м высотой, развитие подроста происходит в пределах травяного яруса), средний (0,51–1,5 м, развитие происходит внутри кустарникового яруса) и высокий (выше 1,51 м, выход подроста из кустарникового яруса). Распределение трех высотных групп подроста оценено с помощью параметров численности и встречаемости в зависимости от типа микрогруппировки и параметров СО.

Первичная камеральная обработка кернов. Производилась в соответствии с общепринятыми методиками подготовки материала для дендрохронологического анализа (Шиятов и др., 2000) с помощью светового микроскопа SteReo Discovery V12 в центре коллективного пользования ФГБУН Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Возрастная структура. Для ППП № 1 возрастная структура рассчитана для 162 деревьев 7 ключевых видов, а для № ППП 5 – для 168 деревьев 9 ключевых видов. Дополнительно проанализированы керны, отобранные с 62 деревьев *Pinus koraiensis* за пределами площадей. Вычисление числа годовичных колец деревьев, пораженных стволовыми гнилями, производилось геометрическим методом (Baker, 1992). В данной работе под ключевыми видами естественных сообществ понимаются виды, имеющие на разных стадиях развития экосистем исключительное зна-

чение в формировании структуры и поддержании функционирования и динамики сообщества, которое непропорционально выше по сравнению с остальными видами и не зависит от относительной численности и общей биомассы (Denslow et al., 1991; Power et al., 1996; Смирнова и др., 2015).

Анализ возрастной структуры. Измерение ширины годичных колец и перекрёстная датировка (Douglass, 1919; Schweingruber et al., 1990) проведены с помощью программ TSAP-Dos (Rinn, 2003), COFECOA (Holmes, 1995). С использованием характеристической функции (Black, Abrams, 2003, 2005) была проведена датировка формирования СО в пологе и ответной реакции деревьев в виде резкого ускорения ростовых показателей – ускорений роста (УР). В зависимости от количества прореагировавших на образование СО деревьев, УР подразделены на значительные (> 25 % деревьев за 5 лет после формирования СО ускорили рост) и умеренные (< 25%).

Глава 4. Пространственная и временная структура широколиственно-кедровых лесов

В ШКЛ идет непрерывный процесс направленного изменения пространственной, возрастной и функциональной структур, общая картина которых характеризует состояние и устойчивость их экосистем.

4.1. Вертикальная структура

Для экосистем ШКЛ характерны развитые древесный, кустарниковый и травяной ярусы. Моховой ярус отсутствует или фрагментарный. Доминантами древостоев описанных лесных сообществ являются *Pinus koraiensis* и комплекс умеренных листопадных широколиственных видов: *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica*, *Tilia amurensis*. В формировании ярусов всегда участвует *Picea ajanensis*. В подчиненных ярусах древостоя обычны *Abies nephrolepis*, *Acer mono*, *A. tegmentosum*, *Ulmus laciniata*, а также молодые и угнетенные деревья видов, формирующих верхний ярус. В случае выпадения большого числа деревьев верхнего яруса в ходе естественной динамики, темнохвойные виды наряду с лиственными породами первой величины повсеместно занимают свободное пространство и затем выходят в I ярус.

Сильно варьирующие высотные пределы подчиненных ярусов древостоя (от 6 до 16–19 м), высокое видовое разнообразие, совместное участие деревьев первой и второй величины в сложении яруса, а также выраженная дифференциация деревьев первой величины по высоте, указывают на более динамичный характер подчиненных ярусов по сравнению с верхним ярусом. Разнообразие и обилие деревьев второй и третьей величины указывают на продолжительный период формирования подчиненных ярусов. В то же время эти ярусы являются своеобразным резервуаром, в котором формируется потенциал развития верхнего яруса древостоя, где завершают прегенеративные стадии возрастного развития хвойные и сравнительно быстрорастущие лиственные деревья первой величины.

Высокая доля деревьев определенного вида в верхнем ярусе не является обязательным условием его успешного возобновления в северных ШКЛ. Различный характер участия видов в сложении ярусов и сообществ в целом, определяется соотношениями численности данных видов в прошлые стадии развития древостоя и оказывает существенное влияние на дальнейшую естественную динамику сообществ. Ни в одном из исследованных фитоценозов не выявлено полного доминиро-

вания *Pinus koraiensis*. Отмечен прерывистый характер распределения *Pinus koraiensis* по диаметру: в ряде последовательных ступеней толщины вид может отсутствовать. Сходные закономерности выявлены и для других ключевых видов.

4.2. Горизонтальная структура

Всего на четырех исследованных ППП выделено 125 микрогруппировок древостоя, которые были классифицированы в 6 типов микрогруппировок: темнохвойная, широколиственно-кедровая, кедровая, ясенево-кедровая, широколиственно-хвойная, широколиственная, и 119 СО. В результате анализа выявлена высокая гетерогенность и мозаичный характер распределения деревьев всех ярусов. Все типы микрогруппировок присутствуют в каждом исследованном сообществе.

4.3. Возрастная структура

Древостой на ППП – абсолютно разновозрастный. Проанализирована связь между диаметром, высотой и возрастом деревьев. Установлено, что диаметр и высота *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis*, вышедших в полог, увеличиваются с возрастом в этом периоде роста почти линейно (табл. 1). Диаметр *Tilia amurensis* после выхода в полог увеличивается с возрастом, однако высота от возраста не зависит. Не выявлено статистически достоверной связи между диаметром и возрастом, высотой и возрастом для *Abies nephrolepis*, *Acer mono*, *Betula costata*, *B. platyphylla* и *Fraxinus mandshurica*.

Возраст и диаметр *Pinus koraiensis* сильно связаны ($r=0,83$; $n=120$; $P<0,001$). Несмотря на относительно равномерное распределение деревьев по диаметру, наблюдается снижение их числа в возрасте 140–180 лет (рис. 1).

Выявлено кратковременное снижение участия вида в составе сообществ в прошлом в течение 40 лет, а также резкое (выше средних показателей радиального прироста) увеличение диаметров деревьев возрастом 140–180 лет, что обусловлено процессами оконной динамики и реакцией вида на формирование СО. Данные результаты распределения деревьев по возрасту и диаметру говорят о том, что структура распределения деревьев по диаметру не всегда отражает возрастную структуру древостоя.

Глава 5. Мозаичность древостоя широколиственно-кедровых лесов

5.1. Динамика взаимосвязи элементов вертикальной структуры

С помощью функции парной корреляции $g(r)$ проанализирована горизонтальная структура ярусов, выявлены закономерности ее динамики, установлен вклад ключевых видов в данный процесс, показана динамика влияния горизонтальной структуры верхних ярусов на формирование мозаики подроста ключевых видов.

Результаты анализа показывают, что распределение подроста в лесной экосистеме не зависит от вида подроста и условий конкретного фитоценоза. В целом горизонтальная структура ценопопуляций ключевых видов повторяет закономерности, выявленные при анализе распределения всей совокупности деревьев в имматурном состоянии: агрегированное распределение с высокой сгруппированностью на расстоянии 1–2 м и с тенденцией к снижению плотности распределения при увеличении расстояния между особями. Более равномерное распределение всего подроста, по сравнению с размещением отдельных видов, вероятно, обусловлено максимальным использованием ресурсов местообитания при высокой плотности.

Сила связи таксационных показателей (*) ключевых пород

Вид	Пары параметров	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>R</i> ²	<i>F</i>
<i>Abies nephrolepis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	97	0,56 -0,08 0,16	< 0,001 0,449 0,123	0,3	24,24
<i>Acer mono</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	16	0,88 0,47 0,38	< 0,001 0,054 0,137	0,23	1,92
<i>Betula costata</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	15	0,66 0,15 0,32	< 0,001 0,430 0,082	0,21	1,55
<i>Betula platyphylla</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	15	0,22 0,37 0,21	0,42 0,16 0,45	0,13	0,86
<i>Fraxinus mandshurica</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	20	0,44 -0,03 0,41	0,046 0,907 0,065	0,22	2,41
<i>Picea ajanensis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	34	0,73 0,58 0,66	< 0,001 < 0,001 < 0,001	0,46	13,03
<i>Pinus koraiensis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	51	0,76 0,65 0,76	< 0,001 < 0,001 < 0,001	0,59	34,75
<i>Tilia amurensis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	29	0,49 0,24 0,72	0,005 0,206 < 0,001	0,53	14,6

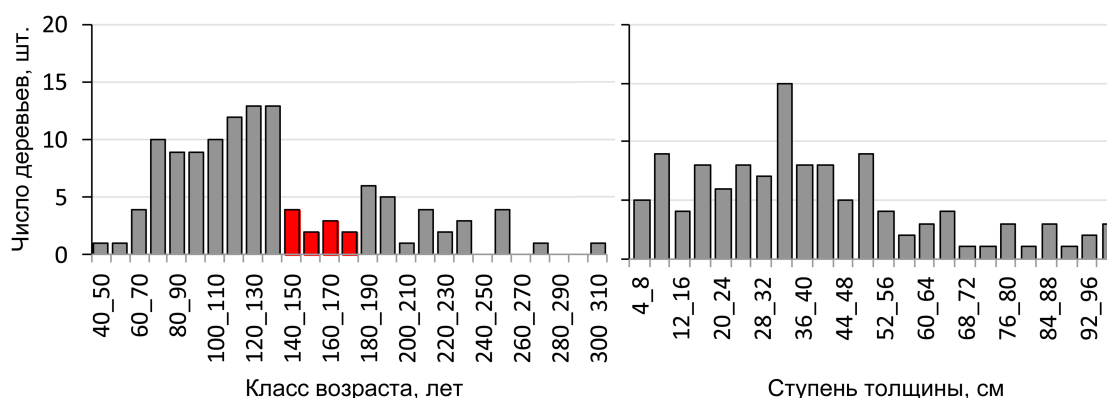


Рис. 1. Распределение проанализированных деревьев *Pinus koraiensis* по возрасту (слева) и диаметру (справа).

Структура подроста большинства видов при невысокой численности характеризуется формированием групп меньшего размера, а при большей – крупного размера. Во всех сообществах выявлена тенденция к произрастанию подроста моновидовыми группами, которые попарно «перекрываясь» в пространстве, постепенно образуют большие неоднородные по составу многовидовые группы (рис. 2). Сте-

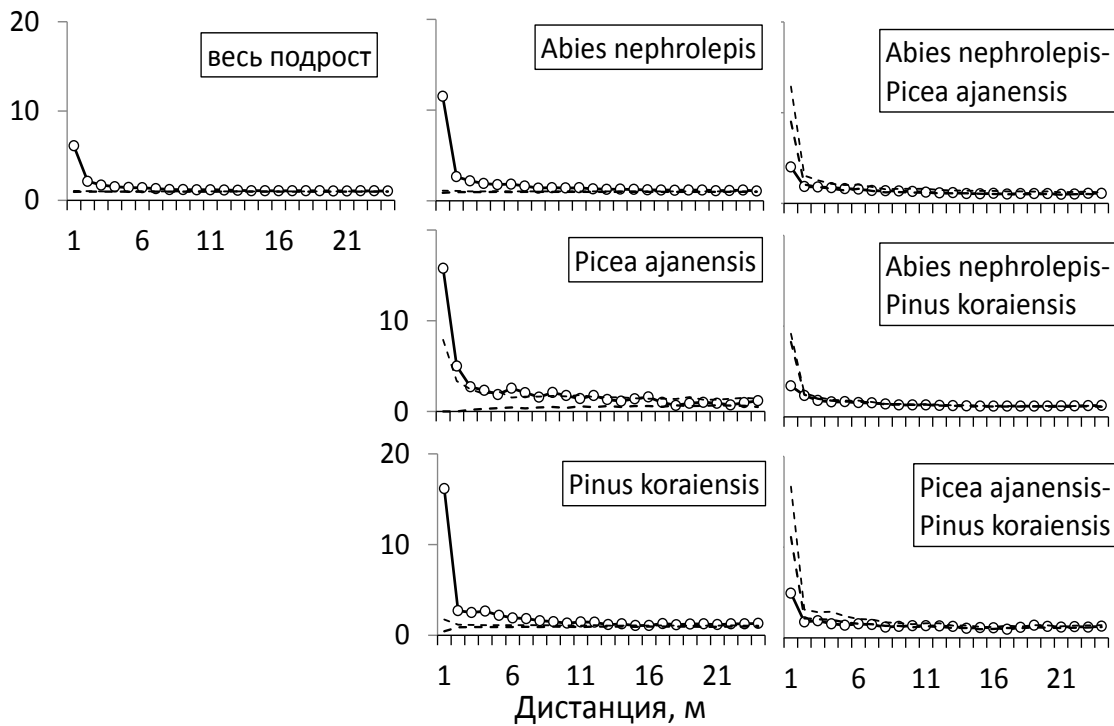


Рис. 2. Оценка распределения подроста хвойных пород на ППП № 4. По оси абсцисс – значение функции $g(r)$; сплошные линии – значение функции, пунктирные – границы имитационного интервала; использованы нуль-гипотезы «complete spatial randomness» для оценки размещения деревьев всего яруса и каждого вида и «random labeling» для оценки структуры пар видов (Wiegand, Moloney, 2004).

пень сгруппированности (СС) – вероятность группового размещения деревьев каждого вида – тем выше, чем меньше расстояние между особями. Попарно взаимоотношение видов характеризуется обратной зависимостью: деревья избегают произрастания на близком расстоянии друг от друга.

По мере выхода деревьев в полог происходит разбивка крупных многовидовых групп подроста на агрегации первого, второго и т.д. порядков и одновременное выпадение особей из состава мелких моновидовых групп подроста (рис. 3). Изменение горизонтальной структуры постепенно переходит от контагиозного к случайному распределению. Так, во всех исследованных сообществах не выявлено достоверной сгруппированности между какими-либо тремя и более видами во втором ярусе древостоя. Вероятно, данное обстоятельство также объясняется различным временем формирования структуры ценопопуляции каждого вида и выходом деревьев во второй ярус древостоя в микрогруппировках при проявлении благоприятных условий.

Формирование горизонтальной структуры древостоя определяется наличием смешанных групп, состоящих из деревьев подчинённого и верхнего яруса древостоя. Однако характер участия видов в составе таких групп – неодинаков. Структура верхнего яруса более гомогенна по сравнению с каждым отдельным видом. Зависимость размещения подроста от структуры первого и второго яруса древостоя имеет видоспецифичный характер и имеет отличительные черты в зависимости от условий конкретного фитоценоза. Обнаружено отрицательное влияние деревьев *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* верхнего яруса и положительное влияние тех же видов в подчинённом ярусе на еловый и пихтовый подрост. Выявлено отсутствие

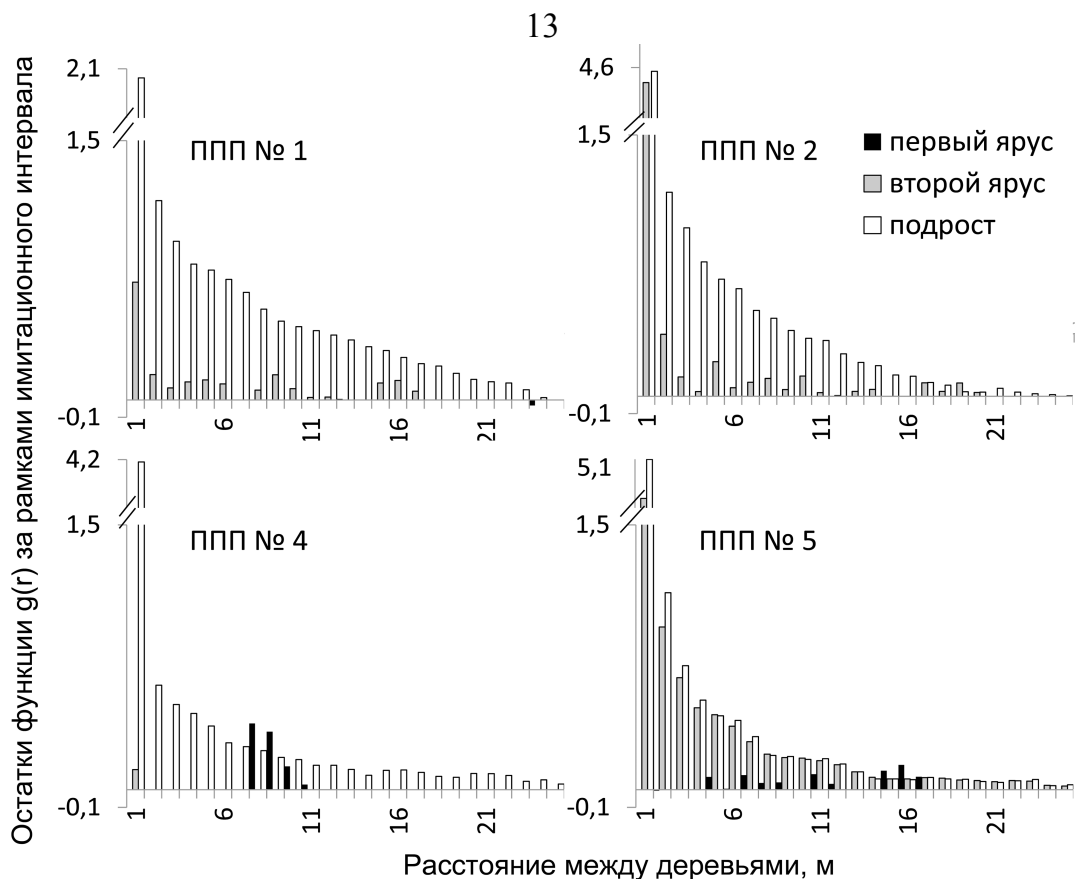


Рис. 3. Сгруппированность особей древесных пород в подросте, I и II ярусах древостоя.

однозначных (во всех сообществах) как положительных, так и отрицательных связей остальных ключевых видов подроста и деревьев верхнего яруса. Таким образом, изреживание сгруппированного подроста по мере роста определяется не только видовой принадлежностью деревьев в составе полога.

5.2. Взаимосвязь элементов горизонтальной структуры

5.2.1. Численность подроста в окнах и под сомкнутым пологом

Выделяется три типа распределения подроста разного размера. 1 тип – возобновление преимущественно в окнах как у *Betula costata*. Мелкий подрост этого вида в массе встречается и под пологом, и в окнах (рис. 4). Уже на стадии среднего подроста происходит его существенная дифференциация – под сомкнутым пологом он малочисленный, основная его масса сосредоточена в окнах. К этому же типу относятся *Pinus koraiensis* и *Fraxinus mandshurica*. Однако наиболее резкая дифференциация по численности в окнах и под пологом происходит у этих видов уже на стадии крупного подроста. *Abies nephrolepis* и *Tilia amurensis* также принадлежат к этому типу, но их мелкого подроста больше под пологом, чем в окнах. 2 тип – нейтральный по отношению к пологу (*Acer mono* и *Ulmus laciniata*). 3 тип представляет *Picea ajanensis*, у которой под пологом крупного подроста существенно больше, чем в окнах.

5.2.2. Встречаемость и численность подроста в микрогруппировках

Теневыносливые виды, потенциальные строители подчиненного яруса древостоя, *Abies nephrolepis* и *Acer mono*, под пологом наиболее часто встречаются в микрогруппировках, слагающих основу верхнего яруса ШКЛ. В то же время, боль-

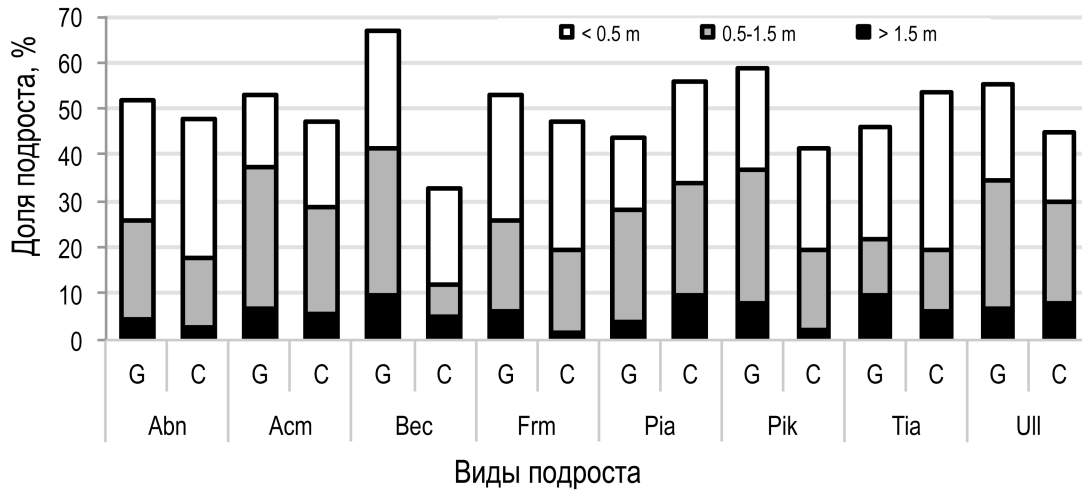


Рис. 4. Численность особей подростка в световых окнах (G) и под пологом леса (C). Виды деревьев: Abn – *Abies nephrolepis*, Acm – *Acer mono*, Bec – *Betula costata*, Frm – *Fraxinus mandshurica*, Pia – *Picea ajanensis*, Pik – *Pinus koraiensis*, Tia – *Tilia amurensis*, Ull – *Ulmus laciniata*.

шая часть подростка этих видов сосредоточена в окнах (рис. 5). Наиболее успешно возобновление *Abies nephrolepis* под пологом происходит в широколиственных микрогруппировках. В то же время, *Acer mono* проявляет большую независимость от состояния полога. Его жизнеспособный подросток встречается как под кронами лиственных, так и хвойных пород. Подобный тип распространения характерен для *Ulmus laciniata*. Виды широколиственных деревьев, потенциальных конструкторов верхнего полога древостоя, *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis*, при возобновлении проявляют сильную зависимость от состояния верхнего яруса. Подрост *Betula costata* практически не встречается в микрогруппировках с участием *Pinus koraiensis* в верхнем пологе, а его основная часть сосредоточена в окнах и в смешанных микрогруппировках с доминированием широколиственных и темнохвойных видов, сформировавшихся также на месте окон.

Большой избирательностью по отношению к состоянию верхнего полога характеризуется *Tilia amurensis*. Ее мелкий подросток встречается повсеместно, однако встречаемость среднего подростка резко уменьшается в микрогруппировках с кедром, а основная доля крупного подростка приходится на микрогруппировки широколиственных и темнохвойных пород.

Распределение подростка *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis*, главных конструкторов северных ШКЛ, определяющих динамику лесного сообщества в целом, также неравномерно и зависит от типа микрогруппировки.

5.2.3. Встречаемость и численность подростка в микрогруппировках

Подрост большинства ключевых видов концентрируется на дистанции первых метров от края окна, что, с одной стороны, отражает потребности подростка в освещении, а с другой стороны, – защитную функцию древесного полога, ослабляющего развитие покрова светолубивых кустарников. На минимальных расстояниях от края окна развивается подросток *Ulmus laciniata*, *Tilia amurensis* и *Picea ajanensis*, что говорит о потребности данных видов в притенении. Возобновление *Ulmus laciniata* наиболее успешно происходит на границе полог – окно. Благоприятны условия в окнах древостоя для успешного возобновления *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* и

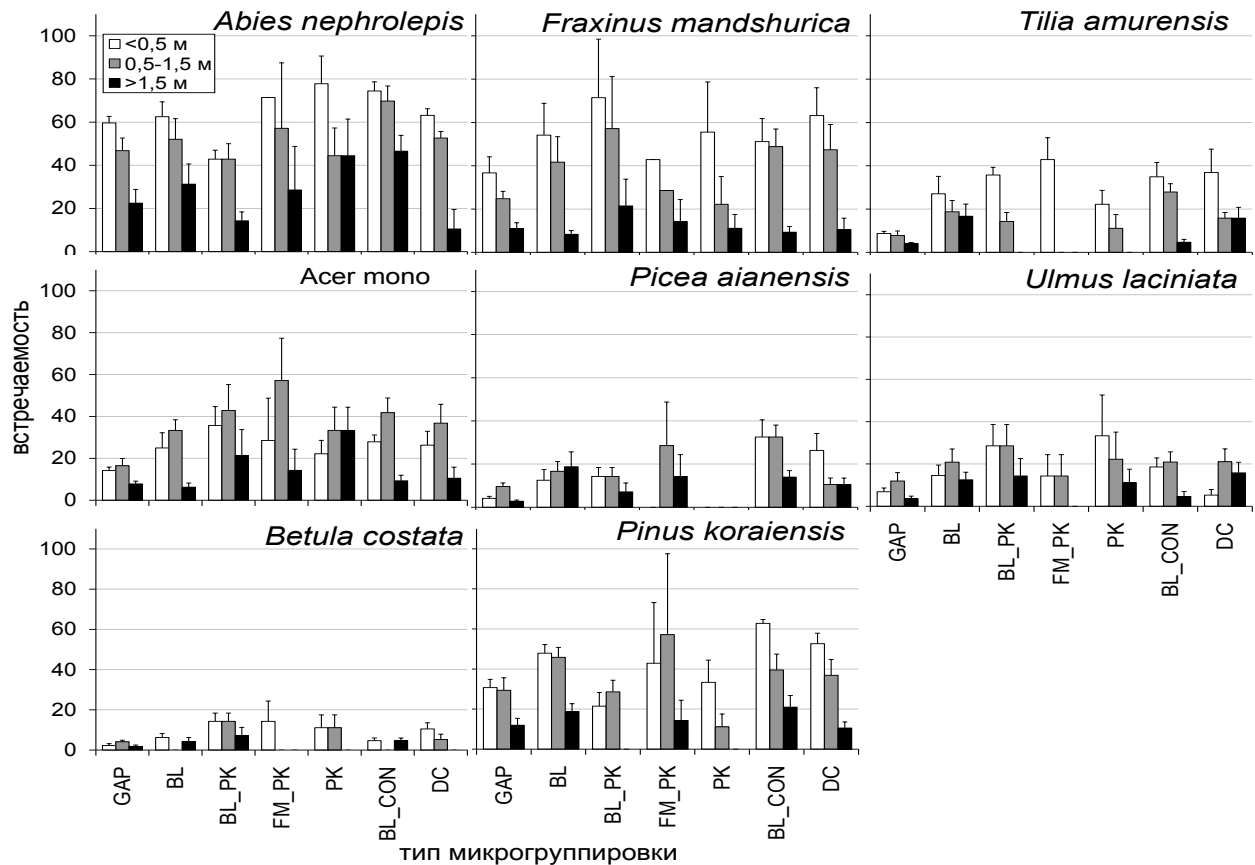


Рис. 5. Встречаемость подроста в типах микрогруппировок. Gap – окно; микрогруппировки: BL – широколиственная; BL_PK – широколиственно-кедровая; FM_PK – ясенево-кедровая; BL_C – широколиственно-хвойная; PK – кедровая; DC – темнохвойная.

Fraxinus mandshurica. Окна являются единственным возможным местообитанием для возобновления *Betula costata*.

Проанализирована зависимость размещения подроста от параметра отношения высоты окружающих окно деревьев (H) к площади окна (S) – показатель, имеющий высокую корреляцию с величиной ФАР (Runkle, 2000). В небольших и слабоосвещенных окнах успешно возобновляются только *Abies nephrolepis* и *Pinus koraiensis*. *Betula costata* возобновляется только в окнах, существенно превышающих по размерам окно, сформированное усыханием одного дерева.

Глава 6. Закономерности возрастного развития древостоя

6.1. Общая характеристика динамики роста деревьев

Проанализированы возрастные керны с 330 деревьев. Для 9 ключевых видов построена характеристическая функция (Black, Abrams, 2003), качественно и количественно отражающая способность видов ускорить радиальный прирост при улучшении условий в северных ШКЛ. Анализ пространственного распределения деревьев, показавших УР, позволил выявить оконную природу их выхода в полог и формирования ими микрогруппировок, возрастная структура которых зависит от времени образования СО, а также от деревьев и подроста, сохранившихся на месте вывала. Молодые деревья всех ключевых видов северных ШКЛ способны произрастать в условиях угнетения разной степени и продолжительности; они вырастают в полог после нескольких повторяющихся событий УР, сохраняют способность к увеличению радиального прироста даже после выхода в I ярус древостоя.

Средние числа деревьев, показавших УР в исследованных сообществах, близки: 2,5 и 3,1 % деревьев в год соответственно. Для 11 % деревьев *Abies nephrolepis* и 15 % *Tilia amurensis* вообще не выявлено УР, что свидетельствует об их большей экологической пластичности по сравнению с другими видами (табл. 2). Условия местопроизрастания, сформировавшиеся в сообществах северных ШКЛ, являются наиболее экстремальными для *Pinus koraiensis* (максимальные значения ГС – отношения среднего радиального прироста за 10 лет к среднему радиальному приросту за предыдущие 10 лет). Произрастая в условиях значительного угнетения со стороны окружающей растительности, при улучшении условий, кедр способен резко увеличить темп роста, сохраняя высокие показатели в течение продолжительного периода.

Наименьшей реакцией на образование СО характеризуются *Acer mono* и *Picea ajanensis*. Данные виды способны переносить периоды значительного угнетения, однако деревья *Picea ajanensis*, находясь в состоянии критического уровня стресса (серия очень узких годовичных колец), при улучшении условий либо не выходили из состояния угнетения, либо реагировали спустя некоторое время (через 3–9 лет). *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis* характеризуются избирательностью к условиям местопроизрастания: большая часть характеризуется невысокой степенью реакции на осветление полога. Однако часть проанализированных деревьев показала резкие ускорения радиального прироста в прошлом. Значительная степень реакции данных растений на улучшение условий (формирование СО) объясняется ростом в неблагоприятных условиях ранее. *Betula costata* и *Betula platyphylla* до момента выхода в верхние яруса древостоя произрастали в условиях более светлого полога по сравнению с другими видами. На это указывают минимальные значения изменения радиального прироста (ГС), а также наибольшие значения минимальной ширины годовичного кольца.

6.2. Периодичность в развитии древостоя

Большая часть деревьев *Betula costata*, *Tilia amurensis* и *Fraxinus mandshurica* характеризуется ускорением роста в возрасте 20–40 лет; *Pinus koraiensis* и *Larix ca-*

Таблица 2

Характеристика ускорений роста ключевых видов древостоя

Вид	N	МАХ возраст, лет	Деревья, показавшие УР, %	УР _{ср} , шт.	МАХ ГС, %
<i>Abies nephrolepis</i>	6523	210	89	1,7	809
<i>Acer mono</i>	2299	260	100	2,5	484
<i>Betula costata</i>	1562	260	94	3	278
<i>Betula platyphylla</i>	1092	190	100	2,2	254
<i>Fraxinus mandshurica</i>	2576	200	100	2,2	681
<i>Larix daurica</i>	610	210	100	2,6	771
<i>Picea ajanensis</i>	2830	220	100	1,8	510
<i>Pinus koraiensis</i>	5986	310	95	2,7	1045
<i>Tilia amurensis</i>	3168	280	87	2,9	853

Примечание. ГС – последующий радиальный прирост за 10 лет после образования СО (выраженное в % по отношению к предварительному приросту за 10 лет). N – число годовичных колец, УР_{ср} – среднее для деревьев количество ускорений роста.

janderi – в возрасте 40–70 лет, однако для лиственницы характерно возобновление на осветленных участках после крупномасштабных изменений состояния полога. Для *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* выявлено увеличение ростовых показателей в 30–70 лет; они реагируют даже на незначительное осветление полога (рис. 6).

На ППП №1 выявлено два события значительных изменений структуры полога на ППП № 1 и ППП №5, сопоставление дат которых не выявило их синхронности (рис. 7). Данные изменения спровоцировали ускорение ростовых процессов у значительного числа деревьев (максимум 37 и 27 % деревьев за 5 лет на ППП № 1 и ППП № 5 соответственно). Выявлено чередование периодов УР темнохвойных и лиственных деревьев, а также *Pinus koraiensis* в результате формирования СО. Анализ временных рядов показал, что самые мощные гармонические составляющие на ППП № 1 приходятся на период в 60 лет, а также в обоих исследованных сообществах – на период в 20 лет. То есть вращение деревьев в полог происходило с аналогичной периодичностью (20 лет). Несмотря на относительно равномерную скорость образования СО, по данным этого исследования цикличность процесса ускорения ростовых процессов обеспечивается неравномерным распределением деревьев, то есть наличием микрогруппировок. Таким образом, сгруппированность обеспечивает возможность улучшения роста большего числа деревьев при меньшей площади осветления полога (по сравнению с равномерным распределением).

В окнах больших размеров образуются преимущественно широколиственные микрогруппировки, а также широколиственно-кедровые микрогруппировки, хотя *Pinus koraiensis* помимо размера окон весьма требователен к условиям эдафотопы, образуя микрогруппировки на определенных участках. В противоположность ему, *Abies nephrolepis* стремится занять как места вывала одиночных деревьев, так и окна средних размеров, образуя в совокупности с *Picea ajanensis* темнохвойные микрогруппировки предотвращая успешное расселение и вращение в полог других видов сообщества. Микрогруппировки, формирующиеся в результате образования СО, – разновозрастны и находятся на разных этапах развития: на стадии активной деструкции древостоя в связи с большим возрастом деревьев; в относительно стабильном состоянии, с замедлением ростовых показателей подпологовой растительности; на стадии начального зарастания новообразованных окон. Направленность динамики, скорость и площадь каждой микрогруппировки – различны.

Глава 7. Динамика сообществ северных широколиственно-кедровых лесов

Пространственная структура фитоценозов в данном исследовании, аналогично результатам, полученным в ряде работ, рассмотрена в качестве индикатора развития сообществ, динамики, внутри- и межвидовой конкуренции, формирования световых окон, различий в условиях микроместообитаний и жизненных стратегий видов (Moloney, 2004; Zang et al., 2012, 2014) и позволяет охарактеризовать динамические процессы формирования и поддержания разнообразия в многовидовых растительных сообществах (Nishimura et al. 2002; Wiegand et al., 2007). Проанализированы пространственное распределение деревьев различных видов и классов высот, а также межвидовые и внутривидовые взаимодействия в условиях вертикального и горизонтального разделения полога.

Выявлен сгруппированный характер распределения подростка как всего яруса, так и каждого вида во всех изученных сообществах. Это в целом указывает на гетерогенность среды и, как следствие, на ограниченность условий для возобновления

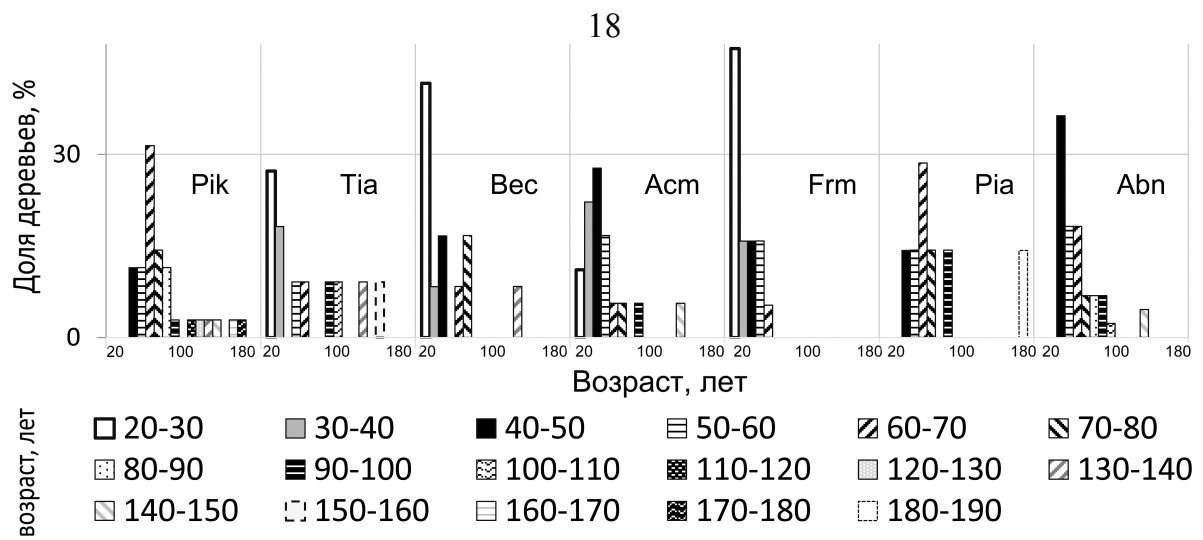


Рис. 6 Возраст первого в жизненном цикле деревьев ускорения роста ключевых видов. Обозначения видов как на рис. 4.

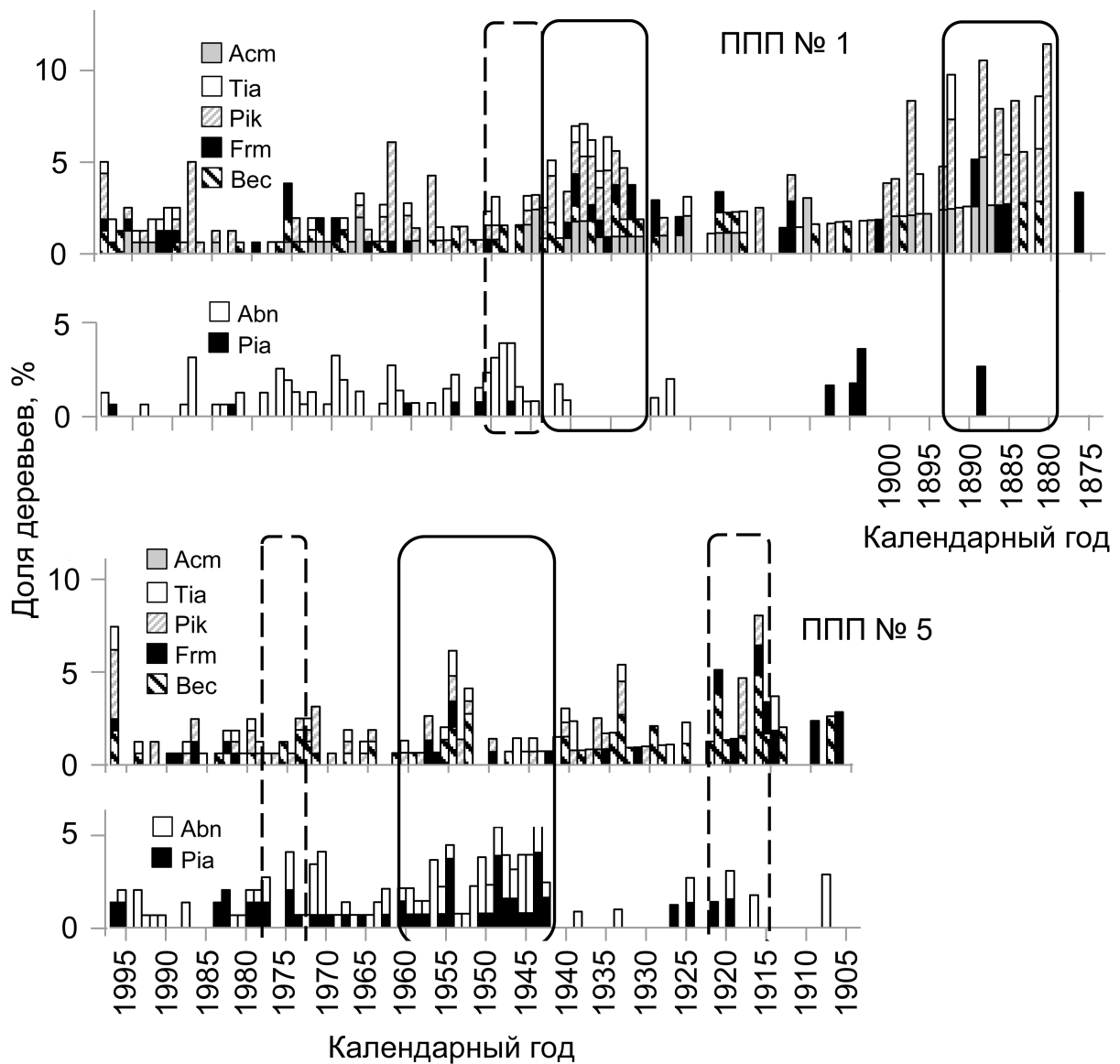


Рис. 7. Хронология ускорений роста ключевых видов (показаны последние 100 лет). Сплошная линия – периоды значительных ускорений роста (> 25 % деревьев за 5 лет), пунктирная – периоды ускорений роста (20–25 % деревьев за 5 лет). Обозначения видов как на рис. 4.

древесных пород в данных сообществах. Размер агрегаций подроста совпадает во всех фитоценозах как для всего яруса: особи сгруппированы на расстоянии до 25 метров, так и для каждого вида, с большей СС на меньшей дистанции между особями, что наблюдалось и в других исследованиях (Wiegand et al., 2000; Salas et al., 2006). В целом, размер групп подроста без учета видовой принадлежности – больше. Аналогичные закономерности были выявлены при исследовании тропических сезонных дождевых лесов в горах Хишуан, Китай (Lan et al., 2012), а также ШКЛ южной (Hao et al., 2007) и средней (Ухваткина, Омелько, 2011) частей ареала.

Выявлены многовидовые агрегации средних размеров (до 15 м) уже на стадии подроста, вероятно, в местах наиболее оптимальных условий для его роста и развития. Проанализировано взаимоотношение *Pinus koraiensis* и темнохвойных пород (*Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*). Установлено, что для подроста данных видов характерны группы радиусом до 20 м. Не обнаружено положительной локальной связи между *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, характерной для ШКЛ северо-востока Китая (Liu et al., 2014).

Проанализированы взаимоотношения *Pinus koraiensis* и широколиственных пород – потенциальных строителей полога *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis*. Деревья произрастают смешанными группами на дистанции между особями около 15 м, а также характеризуются сегрегацией на расстоянии 1–2 м. Аналогичные результаты, полученные в других работах (Hao et al., 2007; Zhang et al., 2007; Lee et al., 2014), выявили положительные ассоциации между *Tilia amurensis* и *Betula costata* и их одинаковые потребности в ресурсах, однако в нашей работе строгой связи между данными видами не обнаружено. В целом, горизонтальная структура подроста определяется формированием многовидовых групп (комбинации из 2–5 видов), размером до 20 м, в пределах которых каждый вид по отношению к другим характеризуется регулярным распределением на расстоянии 1–2 м.

В результате наших исследований выявлено изменение характера размещения деревьев в сторону случайного распределения по мере выхода в верхние яруса. Некоторые авторы указывают, что в качестве основной причины различий в структуре ценопопуляций на разных временных и пространственных масштабах может быть неоднородность мозаичности в сообществах (Riginos et al., 2005). Изменение структуры полога при этом оказывает влияние на совместное произрастание видов (эффекты первого порядка) (Mari, Takeda, 2004). В то же время в ненарушенных лесных сообществах, характеризующихся высоким структурным разнообразием, значение конкуренции (эффекты второго порядка) может значительно варьировать (Aakala et al., 2013). В результате наших исследований выявлено, что основной причиной гетерогенности среды и, как следствие, агрегированного характера распределения особей подроста в ШКЛ являются процессы оконной динамики. В качестве подтверждения этого может также выступать приуроченность большинства видов данных сообществ к СО разного размера (Возмищева и др., 2012). Теневыносливые виды произрастают в небольших СО, в то время как светолюбивые виды, характеризующиеся быстрыми темпами роста, для успешного роста и развития требуют СО большего размера. Таким образом, многообразие СО может способствовать совместному произрастанию этих видов в северных ШКЛ.

Полученные данные по возобновлению в смешанных ШКЛ на северном пределе их распространения позволяют выявить некоторые закономерности динамики древесных ярусов. Для старовозрастных сообществ характерно мозаичное строе-

ние; размер элементов мозаики и их видовой состав определяется масштабами нарушений верхнего полога в результате усыхания субсенильных деревьев, а также длительностью восстановительных процессов в окнах. Древостой сообществ формируется видами, которые по отношению к окнам могут быть классифицированы в 4 группы (по: Shugart, 1984): 1) виды, формирующие верхний полог, способные возобновляться под пологом; 2) виды, формирующие верхний полог, возобновляющиеся в окнах; 3) виды, формирующие подчиненные ярусы древостоя, способные возобновляться под пологом, и 4) виды, формирующие подчиненные ярусы древостоя, возобновляющиеся в окнах.

Возобновление *Pinus koraiensis* наиболее успешно происходит в СО, образующихся после вывала 2–3 деревьев верхнего полога. *P. koraiensis* относится к группе видов, требующих окон для возобновления и образующих окна при выпадении из древостоя. В то же время, распространение кедра – облигатного зоохорного вида – зависит от предпочтений животных, создающих кладовки с его семенами в старовозрастных микрогруппировках, где существует сомкнутый верхний полог и отсутствуют густые подлесок и травяной покров (Омелько и др., 2007). Первые годы (десятилетия) жизни кедра обычно проходят под сомкнутым пологом, где он достигает высоты 4–6 (8) м. Если за 60–80 лет не происходит осветления полога, подрост кедра погибает. Если СО формируется, кедр начинает активно расти, давая в этот период максимальные в своем жизненном цикле приросты по диаметру. В следующие 80–120 лет он достигает верхнего полога древостоя. Таким образом, имея самый продолжительный жизненный цикл, *P. koraiensis* формирует структуру всего лесного сообщества. Для поддержания непрерывного потока поколений (Чумаченко, Смирнова, 2009) кедра в сообществе всегда должны формироваться окна, поэтому задаваемая ими мозаичная структура является характерной для ШКЛ. В близких по структуре хвойно-широколиственных лесах с *Pinus strobus*, развивающихся в аналогичных климатических условиях востока Северной Америки (Oliver, 1981; Quinby, 1991; Carleton et al., 1996; Kearsley, Jackson, 1997), отмечены подобные закономерности смен широколиственных и хвойных деревьев.

Возобновление *Picea ajanensis* происходит преимущественно под пологом, особенно интенсивно – в микрогруппировках с большим участием широколиственных пород. Высокая СС подростка ели в широколиственно-кедровых лесах объясняется его высокой требовательностью к влагообеспеченности местообитания. Подрост выживает только на участках аккумуляции влаги: выворотах, валеже, пнях, микропонижениях рельефа (Манько, 1987). *P. ajanensis* не нуждается в окнах для возобновления, более того, избегает их, по-видимому, по причине чрезмерной инсоляции, но формирует окна при отмирании.

Betula costata успешно возобновляется только в окнах, но требует при этом еще большего осветления, чем *Pinus koraiensis*. Положение подростка вида в СО ближе к центру указывают на их большую требовательность к условиям освещения. Вид требует окон для возобновления и образует окна при выпадении.

Tilia amurensis чаще возобновляется и успешно развивается под относительно светлым пологом, образованным широколиственными видами. Также оптимальными являются условия на краю окна, в условиях притенения кронами краевых деревьев. Вид формирует микрогруппировки совместно с *Pinus koraiensis*, либо заполняет окна малого размера, образованных выпадением 1–2 деревьев. Сходные закономерности характерны для *Ulmus laciniata*.

Acer mono – теневыносливый широколиственный вид, подрост которого в массе был отмечен под сомкнутым пологом. Характеризуется как не требующий окон для возобновления и не создающий окон при выпадении из древостоя.

В северных ШКЛ *Abies nephrolepis* формирует подчиненный ярус древостоя. Характеризуется коротким жизненным циклом (180–200 лет), сильной теневыносливостью и толерантна к осветлению полога. Подрост *A. nephrolepis* обилен в окнах и в микрогруппировках с большим участием лиственных деревьев. В случае нарушений полога средней и высокой степени формирует сомкнутый ярус, существенно осложняющий возобновление других древесных видов.

В результате исследований выявлено, что молодые деревья ключевых видов северных ШКЛ способны переносить угнетение со стороны деревьев полога и реагировать на локальное естественно-динамическое выпадение последних. Широколиственные породы способны произрастать в таких условиях в течение 20–40 лет (*Betula costata*, *Tilia amurensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Acer mono*), а хвойные – 40–70 лет без потери способности выхода в полог при улучшении условий.

Другой особенностью видов, произрастающих в сообществах, характеризующихся высокой сомкнутостью и возрастом древостоя является выход в полог деревьев после нескольких УР. В результате наших исследований выявлено, что на одно дерево *Pinus koraiensis* в северных ШКЛ приходится в среднем 2,7 УР. Аналогичные результаты получены в исследовании ШКЛ северо-восточного Китая (Wang, Zhao, 2011; Zhu et al., 2015) и средней части ареала ШКЛ (Omelko et al., 2016). Однако высокое значение *GC*, количественно характеризующее УР, указывает на более экстремальную природу условий местопроизрастания *Pinus koraiensis* в северных районах (заповедник «Бастак»), где вид характеризуется максимальной реакцией в ответ на осветление полога.

В нашей работе выявлено чередование периодов массового УР деревьев и периодов УР единичных деревьев. В целом, режим нарушений северных ШКЛ, определяет форму оконной динамики как чередование периодов умеренных и значительных изменений структуры полога и обуславливает высокую мозаичность пространственной и разнородность возрастной структур.

Результаты наших исследований показывают, что формирование СО в пологе климаксовых сообществ – основной процесс, определяющий пространственные и временные закономерности лесных сообществ, влияющий на восстановительную динамику древесных пород в лесных экосистемах северных ШКЛ, что в целом согласуется с выводами других авторов (Oliver, Larson, 1996; Pickett, White 1985; Yamamoto, 1992). Вариабельность пространственной структуры, размера и частоты образования СО, а также взаимодействие между ними через динамику на уровне сообществ, приводит к мозаичности на ландшафтном уровне (Moloney, Levin 1996; Foster, Tilman 2000; Nakashizuka, 2001; Fraver et al., 2009).

Выводы

1. Неоднородность древостоя сообществ северных широколиственно-кедровых лесов выражается в варьирующем количественном участии видов как в сложении древостоя в целом, так и в формировании каждого яруса. В то же время, ключевые виды принимают участие в сложении всех ярусов.

2. Вертикальная структура сообществ характеризуется наличием хорошо дифференцированных ярусов: первый древесный, подчиненные второй и третий дре-

весные, кустарниковый и травяной. Мохово-лишайниковый ярус – фрагментарный. Подрост ключевых видов характеризуется контагиозным распределением на разных расстояниях между растениями (вплоть до 25 м) с большим числом групп радиусом от 1 до 2 м. Горизонтальная структура подроста определяется формированием многовидовых групп (комбинации из 2–5 видов) радиусом до 20 м, в пределах которых каждый вид по отношению к другим характеризуется регулярным распределением на расстоянии 1–2 м. По мере вставания подроста в подчиненный и верхний яруса древостоя происходит изреживание его агрегаций и переход от контагиозного к случайному распределению. Структура верхнего яруса во всех сообществах более гомогенна по сравнению с каждым отдельным видом в нем. Это, с одной стороны, указывает на гетерогенность условий произрастания деревьев экологически различных видов в прошлом, а с другой – создает гетерогенность условий для успешного роста и развития последующих поколений этих видов.

3. Горизонтальная структура сообществ определяется мозаичным характером распределения деревьев во всех ярусах, что выражается в чередовании разных микрогруппировок и световых окон. Все выявленные типы микрогруппировок (темнохвойная, широколиственно-кедровая, кедровая, ясенево-кедровая, широколиственно-хвойная, широколиственная) присутствуют в каждом исследованном фитоценозе. Характерно три типа распределения подроста: 1 тип – возобновление преимущественно в окнах (*Betula costata*, *Pinus koraiensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Abies nephrolepis* и *Tilia amurensis*), подрост концентрируется на дистанции первых метров от края окна; 2 тип – нейтральный по отношению к пологу (*Acer mono* и *Ulmus laciniata*), подрост распространен как под кронами лиственных, так и хвойных пород; 3 тип – возобновление преимущественно под пологом (*Picea ajanensis*), подрост приурочен к широколиственным микрогруппировкам.

4. Древостой старовозрастных ненарушенных лесов – абсолютно разновозрастный. Выявлено кратковременное снижение участия главного эдификатора – *Pinus koraiensis*, по достижении им возраста 140–180 лет, в сообществах северных широколиственно-кедровых лесов в прошлом, а также увеличение диаметров данных деревьев (выше средних показателей) в связи с процессами гар-динамики. Микрогруппировки, формирующиеся в результате образования световых окон, – разновозрастны и находятся на разных этапах развития; на стадии активной деструкции древостоя; в относительно стабильном состоянии, с замедлением ростовых показателей подпологовой растительности; на стадии начального зарастания новообразованных окон.

5. Выявлена оконная природа выхода в полог деревьев большинства видов. Все ключевые виды северных широколиственно-кедровых лесов в своем развитии характеризуются чередованием периодов замедленного прироста и событий ускорений роста в связи с образованием световых окон. Вставание в полог деревьев ключевых видов происходит посредством 2–3 событий ускорений роста. Молодые деревья широколиственных пород, в отличие от хвойных, не могут переносить длительный период замедленного прироста и при отсутствии улучшений условий освещенности выпадают из состава сообщества.

6. Режим естественных нарушений северных широколиственно-кедровых лесов в течение последних 200 лет определяет форму гар-динамики как чередования периодов умеренных (ускорения роста менее 25 % деревьев за 5 лет) и значительных (ускорения роста более 25 % деревьев за 5 лет) изменений структуры полога.

Выявлена цикличность данного процесса (циклы 20 и 60 лет). Динамика северных широколиственно-кедровых лесов на уровне сообществ характеризуется чередованием периодов ускорений роста темнохвойных и лиственных деревьев, а также *Pinus koraiensis*, в результате формирования световых окон. Постоянное, умеренное образование световых окон является не только естественным, но и необходимым условием для поддержания сложно устроенной мозаичной структуры, сформированной видами с разными экологическими характеристиками и продолжительностью жизни.

Список опубликованных работ

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:

1. Возмищева А.С., Лонкина Е.С., Крестов П.В. Размещение подроста в микрогруппировках и окнах северных широколиственно-кедровых лесов // Вестник КрасГАУ. 2012. № 3. С. 135–140.
2. Возмищева А.С., Перепелкина П.А. Влияние синузий травяно-кустарникового яруса на параметры подроста в северных и южных широколиственно-кедровых лесах Дальнего Востока [Электронный ресурс] // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 6. Режим доступа: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=23338>.

Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ:

3. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2015611166 Программа построения проекций крон деревьев Crowns / Дроздов А.С., Возмищева А.С., Омелько А.М. Зарегистрировано 26. 01. 2015. Опубликовано в Официальный бюллетень РОСПАТЕНТ «Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем». №2 от 20. 02. 2015.

Работы, опубликованные в материалах региональных, всероссийских и международных научных конференций:

4. Возмищева А.С. Особенности размещения подроста в широколиственно-кедровых лесах заповедника «Бастак» в зависимости от состояния верхних ярусов древостоя // Леса российского Дальнего Востока: 150 лет изучения: материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Колесникова Бориса Павловича. Владивосток, 2009. С. 102–108.
5. Возмищева А.С. Влияние структуры древостоя широколиственно-кедровых лесов на радиальный прирост хвойных пород заповедника «Бастак» // Территориальные исследования: цели, результаты и перспективы. Биробиджан, 2011. С. 58–60.
6. Возмищева А.С. Особенности пространственного распределения особей лесобразующих видов в широколиственно-кедровых лесах заповедника «Бастак» // Территориальные исследования: цели, результаты и перспективы. Биробиджан, 2011. С. 84–86.
7. Возмищева А.С. Пространственная структура подроста ключевых видов северных кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока // Роль особо охраняемых территорий в сохранении биоразнообразия: материалы IV Международной научно-практической конференции. Чебоксары, 2015. Т. 30, вып. 1. С. 79–84.

Возмищева Анна Степановна

**ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА
ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ НА СЕВЕРНОЙ
ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК»)**

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

03.02.01 – ботаника