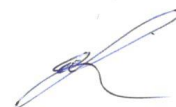


Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Биолого-почвенный институт  
Дальневосточного отделения Российской академии наук

*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

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.б.н., П.В. Крестов

Владивосток  
2016

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
ГЛАВА 1. ИССЛЕДОВАНИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ .....	11
ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК» .....	24
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	30
ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ .....	42
4.1. Вертикальная структура .....	43
4.2. Горизонтальная структура .....	56
4.3. Возрастная структура .....	64
ГЛАВА 5. МОЗАИЧНОСТЬ ДРЕВОСТОЯ ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ .....	68
5.1. Динамика взаимосвязи элементов вертикальной структуры .....	68
5.1.1. Динамика пространственной структуры ярусов .....	69
5.1.2. Динамика структуры распределения видов .....	71
5.1.3. Динамика влияния верхних ярусов на нижние яруса древостоя .....	74
5.1.4. Динамика взаимосвязи видов деревьев внутри яруса .....	83
5.2. Взаимосвязь элементов горизонтальной структуры .....	88
5.2.1. Численность подроста в окнах и под сомкнутым пологом .....	88
5.2.2. Встречаемость и численность подроста в микрогруппировках .....	89
5.2.3. Встречаемость и численность подроста в окнах древостоя .....	93
ГЛАВА 6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОЗРАСТНОГО РАЗВИТИЯ ДРЕВОСТОЯ .....	98
6.1. Общая характеристика динамики роста деревьев .....	98
6.2. Периодичность в развитии древостоя .....	101

ГЛАВА 7. ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ СЕВЕРНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ .....	112
7.1. Роль групп в лесной экосистеме .....	112
7.2. Группы в экосистемах широколиственно-кедровых лесов ....	116
7.3. Динамика сообществ .....	123
ВЫВОДЫ .....	129
СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ .....	131
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	133
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Значения функции парной корреляции древостоя широколиственно-кедровых лесов .....	162
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Взаимоотношение ключевых видов в подросте (нуль-гипотеза случайного маркирования (random labeling) .....	172

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы 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, одной из задач которых является организация долговременного мониторинга, целесообразно на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), характеризующихся не только низкой степенью нарушения естественного растительного покрова, но и минимальным ант-

ропогенным воздействием. Такие условия обеспечены только на территории ООПТ, поэтому заповедник «Бастак», расположенный в Еврейской автономной области (ЕАО), был выбран полигоном для исследований. Немаловажным аргументом, предопределившим выбор места исследования, является то обстоятельство, что в ЕАО основной эдификатор широколиственно-кедровых лесов *Pinus koraiensis* внесен в региональную красную книгу (Красная книга..., 2006).

**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 (Shugart et al., 2010), 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, как следствие, к состоянию равновесия в долгосрочной перспективе и переходу 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; Щербаков, 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; Алексеев, 2004; Корякин, 2007; Манько и др., 2008, 2009, 2010; Комарова, 2010, 2011 и др.). Основное внимание авторов в данных работах было сконцентрировано на особенностях динамики леса на уровне экосистем, 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 исследователей 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 естественно-го происхождения северной климатической фации.

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

В ходе исследования были поставлены следующие 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 лесных сообществах. На большом фактическом материале (ширина годичных колец, 23512 измерений) 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 широколиственно-кедровых лесов 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 и запатентованная «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. Как методы анализа, так и полученные данные могут быть использованы в ходе учебного процесса разработки методических указаний 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 количестве фактического материала в работах ведущих исследователей в области структурно-функциональной динамики дре-

востоя, 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 контактиозного, сгруппированного распределения ключевых видов на стадии их подроста 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); заседании 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 12874 особей подроста; с деревьев диаметром более 10 см взято 392 возрастных керна; 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, из них две в изданиях, рекомендуемых ВАК для защиты степени кандидата биологических наук; получено одно авторское свидетельство на программу ЭВМ «Программа 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 ряду грантов 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 считаю помощь и участие своего научного руководителя д.б.н. П.В. Крестова как в данном исследовании, так и в формировании области научных интересов в целом. Признательна всем 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 к.б.н. О.Н. Ухваткиной и к.б.н. А.М. Омелько, за помощь на всех этапах работы, советы и дружеское отношение.

## ГЛАВА 1. ИССЛЕДОВАНИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ

История изучения широколиственно-кедровых лесов насчитывает более 150 лет (Леса..., 2009). Первые сведения о кедровых лесах, дающие им схематичную характеристику, были получены во второй половине 19-го века первоисследователями природы вскоре после присоединения в 1858 году Приморья и Приамурья к России (Колесников, 1956). Первые ботанические и лесоводственные работы носили общий характер: были получены данные о флористическом составе, приведены примерные ареалы распространения древесных пород, показаны основные особенности размещения лесов (Maximowicz, 1859; Маак, 1861; Будищев, 1867; Комаров, 1898; 1901 и др.). В ряде работ В.Л. Комарова (1898, 1901, 1902) определены границы распространения эдификатора широколиственно-кедровых лесов – *Pinus koraiensis*. С конца XIX – начала XX века начались детальные исследования широколиственно-кедровых лесов.

Важное значение, определившее характер и особенности дальнейших исследований, имела разработка Г.Ф. Морозовым (1909) учения о лесообразовательном процессе. В работе 1909 года он писал: «Природа леса складывается из природы пород, природы их сочетаний, природы условий местопроизрастания, или иначе говоря, природа леса есть функция от этих трех переменных... кроме названных трех факторов лесообразования есть еще один... – это влияние человека». Г.Ф. Морозов отмечает, что основным фактором, определяющим природу пород, образующих насаждение, и свойства этих сложных образований, являются условия местопроизрастания. Основные положения этого процесса позднее сформулированы им в ряде работ (Морозов, 1916, 1917 и др.). Предпосылкой к формулировке основных положений учения о лесообразовательном процессе было создание учения о типах насаждений (Морозов, 1904, 1907), положившего начало типологическим исследованиям широколиственно-кедровых лесов на Дальнем Востоке.

На основе учения о типах насаждений Г.Ф. Морозова были построены первые детальные классификации лесов на Дальнем Востоке (Ивашкевич, 1915, 1916). В более позднем варианте классификации Б.А. Ивашкевич (1927) заме-

няет понятие «тип насаждения» на «тип леса», выделяет 7 лесоводственных областей, для каждой из которых существует свой определенный комплекс типов леса: основных, производных и временных. При этом ни один из кедровых типов лесов не относится к временным. Позднее Б.А. Ивашкевич (1929) предложил концептуальную схему развития девственного широколиственно-кедрового леса. Сопоставляя возраст 119 модельных деревьев кедра, срубленных в кедровниках на побережье Японского моря, с «пиками» числа деревьев этой породы на кривых распределения стволов по толщине и классам возраста, Б.А. Ивашкевич установил, что «пики» кедра отстоят друг от друга примерно на 40 лет. По его мнению, кедровый древостой состоит из ряда 35–40-летних поколений кедра, формирующихся в результате «взрывов» естественного возобновления этой породы и сменяющих друг друга в процессе развития насаждения. В онтогенезе основного лесообразователя – кедра – выделено 8 стадий, которые последовательно проходит каждое его поколение. На разных возрастных стадиях кедр имеет различные позиции в древостое – от господства в основном пологе (стадии спелости и перестойности) до участия только в подчиненных пологах после естественного распада основного его поколения.

Закономерности возрастного развития древостоя нашли отражение в третьей, итоговой классификации лесов, охарактеризованной в работе 1933 года (Ивашкевич, 1933). Основным отличием данной классификации от двух предыдущих является определение автором понятия «тип леса» с учетом его динамического характера: «тип леса – определенный ряд лесных сочетаний, развивающихся естественным путем в данных условиях местопроизрастания, одно из другого, в зависимости от развития древостоя, определяющего характер этих сочетаний, т. е. лишь при незначительном изменении условий местопроизрастания... возможно существование различных сочетаний древесных пород, кустарников, травянистых растений и мхов, объединяемых, однако, закономерно диалектически идущей сменой их» (Ивашкевич, 1933). При этом характер развития древостоя определяется особенностями господствующей древесной породой, а также условиями местопроизрастания.

Классификация растительности Ивашкевича в 1933 не получила широкого признания, и в дальнейших исследованиях широколиственно-кедровых ле-

сов, в том числе и типологических, вместо лесоводственных методик рядом исследователей (Соловьев, 1935; Кабанов, 1937; Колесников, 1938; Васильев, 1937; Сочава, 1944, 1946 и др.) используются методы фитоценологического направления изучения лесов. Б.П. Колесников (1938) отметил, что определенным типам кедровых лесов свойственен преобладающий комплекс экологически сходных видов, отражающий характерные особенности среды их местопроизрастания. В связи с этим возможно различать влажные, свежие, холодно-влажные и другие кедровники. Наряду с ними, в тех же типах леса, но в отдельных ярусах, в отдельные сезоны года или на отдельных элементах микрорельефа возможно успешное развитие растений иных экологических групп, что обуславливает сложность и противоречивость современных межвидовых отношений между компонентами кедровников.

В 1956 году вышла в свет монография «Кедровые леса Дальнего Востока» (Колесников, 1956). В работе автор делает подробный обзор существующих в то время классификаций кедровых лесов Дальнего Востока; определяет роль кедровых лесов в сложении лесного фонда Дальнего Востока и распределение их по территории; характеризует географические закономерности распространения кедра и кедровых лесов на Дальнем Востоке; приводит результаты исследования характерных особенностей и предлагает новую классификацию кедровых лесов.

Особенности структуры и динамики ШКЛ не позволяют однозначно определить вид, доминирующий в составе лесного сообщества в течение длительного времени. Сложная динамика приводит к частой смене доминантов древостоя. В то же время, лесообразовательный процесс определяется циклом развития наиболее долговечных видов деревьев, и *Pinus koraiensis* в ШКЛ выполняет роль главной породы, которая в определенных экологических условиях контролирует долговременную динамику всего лесного сообщества (Колесников, 1956). Тем не менее, вклад в лесообразовательный процесс вносят не только эдификаторы, но и виды, способные оказать на него влияние в определенных этапах развития лесного сообщества. В данной работе используется концепция ключевых видов, развиваемая ныне в биологии ценопопуляций (Смирнова и др., 2015).

Понятие «ключевой вид» (keystone species) впервые обосновано в работе R.T. Paine (1969) и конкретизировано в работе M.E. Power et al. (1996): «ключевые виды характеризуются значительным воздействием на функционирование сообществ или экосистем, влияние которого независимо от относительной численности и общей биомассы непропорционально выше по сравнению с остальными видами». Согласно О.В. Смирновой с соавт. (2015): «ключевые виды в процессе спонтанной смены поколений наиболее значимо (по сравнению с другими видами того же трофического уровня) преобразуют как местообитания элементарных популяций в целом, так и фрагменты этих местообитаний. Это ведет к изменению гидрологического, температурного, светового режимов; микро-, мезорельефа; строения почвенного покрова». В то же время исследования ряда авторов показывают, что подпологовая растительность ингибирует прорастание семян и развитие подроста деревьев первой величины (Day et al., 1988; Denslow et al., 1991; Nakashizuka, 1991).

В данной работе под ключевыми видами естественных сообществ понимаются виды, имеющие на разных стадиях развития экосистем исключительное структурное, функциональное и динамическое значение, которое непропорционально выше по сравнению с остальными видами и не зависит от относительной численности и общей биомассы (Lu et al., 2001; Jiang, Zhang, 2015).

По климатическим и географическим особенностям область распространения кедровых лесов на Дальнем Востоке Б.П. Колесников подразделяет на 3 субрегиона, для каждого из которых характерно преобладающее распространение определенных климатически замещающих типов кедровых лесов. Таким образом формация, соответственно, подразделяется на 3 климатические фации: северных кедровников с темнохвойными породами; типичных кедровников с широколиственными породами; южных кедровников с пихтой цельнолистной и грабом. При построении классификации Б.П. Колесниковым наиболее подробно охарактеризована фация типичных кедровников; в связи с крайне низкой изученностью северной и южной климатических фаций для них приводится только предварительная классификация и дается обобщенная характеристика. Б.П. Колесников (1956) указывает на то, что формы проявления и закономерности межвидовых отношений в кедровых лесах до времени

публикации его книги не привлекали к себе внимания. Даже при изучении процессов естественного возобновления кедров под пологом леса и на лесосеках, в которых межвидовым отношениям принадлежит решающее значение, они нередко выпадали из поля зрения исследователей или учитывались совершенно недостаточно (Колесников, 1956).

Между тем, острая и напряженная межвидовая борьба за свет, влагу и питательные вещества почвы между многочисленными видами, слагающими кедровники, так же как различные формы межвидовой взаимопомощи, сопровождают кедр на всем протяжении жизни его особей в составе кедрового леса – от стадии проростка до отмирания. Межвидовые отношения влияют на процессы динамики лесов, на структуру и производительность древостоев и на ряд других свойств и особенностей насаждений, имеющих весьма важное значение для лесного хозяйства (Колесников, 1956). В числе таких особенностей кедровых лесов, отражающих сложность межвидовых отношений внутри них, автор указывает следующие: многоярусность строения и вертикальная сомкнутость, групповое расположение растений, разновозрастность древостоев, а также особенности лесообразовательного процесса.

Естественной динамике, особенностям видовой, пространственной и возрастной структуры, а также возобновительным процессам естественных широколиственно-кедровых лесов уделялось внимание в исследованиях многих авторов (Ивашкевич, 1927, 1929, 1933; Фишер, 1939; Кисилев, 1948, 1953; Цыпек, 1950; Коркешко, 1952; Дылис, Виппер, 1953; Щербаков, 1953; Колесников, 1956; Ярошенко, 1958, 1961; Иванова и др., 1963; Моисеенко, 1963, 1965; Бабурин, 1965; Смагин, 1965; Чернышев, 1969; Комин, Семечкин, 1970; Бузыкин, 1974; Алексеев, 1975; Флягина, 1982; Ермоленко, 1990; Кудинов, 1994, 2000, 2004, 2007; Будзан, 2000; Крестов, Ишикава, 2000; Алексеенко, 2004; Корякин, 2007; Манько и др., 2008, 2009, 2010; Комарова и др., 2010, Комарова, 2011 и др.). Большинство перечисленных работ, прежде всего, по методологии исследования, носит лесоводственный характер. В методологии таких работ основой сравнительного анализа является экстраполяция данных, полученных на малых пробных площадях, на единицы площади 1 га и более, что было оправдано при необходимости скорейшего хозяйственного освоения леса.

Ареал широколиственно-кедровых лесов, помимо российского Дальнего Востока, охватывает территории КНДР, КНР и Японии. Многие зарубежные работы, направленные на детальное изучение закономерностей пространственной и возрастной структуры, роста и развития ШКЛ, проводились с использованием комплекса лесоводственно-экологических, геоботанических, статистических и др. методов, опробованных ранее при исследовании сообществ неморальных (Clements, 1916; Knapp, 1974), бореальных (Black, Bliss, 1978; Engelmark et al., 1993) и тропических (Whitmore, 1989; Hubbell et al., 1999) лесов. Аналогичные исследования на территории российского Дальнего Востока немногочисленны. Несмотря на большое число работ, структура и динамика данных лесов на уровне сообществ слабо изучена 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).

Несмотря на общепризнанный факт мозаичности древостоя, оценка возобновления в лесоводственных исследованиях до сих пор производится без его качественных разграничений, а самосев и подрост традиционно принято учитывать по 4–5 площадкам размером  $10 \times 10$  м, с дальнейшим пересчетом на 1 га (Щербаков, 1953; Смагин 1955; Соловьев, 1958; Бабурин, 1965). В то же время, большинством авторов указывается крайняя неоднородность распределения деревьев по учетным пробным площадям. Таким образом, низка вероятность объективности оценки возобновления, в лесоведении характеризующейся по двухбалльной шкале: удовлетворительное и не удовлетворительное. Например, Д.В. Будзан указывает на зависимость численности подростка в кедровниках от типа леса, полноты древостоя, степени сомкнутости древесно-кустарникового и травяного покрова, которая «колеблется в пределах от 2 до 50 тысяч экземпляров на 1 га с высокой степенью достоверности» (Будзан, 2000). Очевидно, что по данному заключению автора возможно лишь сделать вывод о высокой степени достоверности изменчивости численности.

Широколиственно-кедровые леса образованы видами, различными по экологическим характеристикам, продолжительности жизненного цикла, особенностям хода роста и развития (Krestov, 2003; Nakamura, Krestov, 2005; Ко-

марова, 2011). Разработаны шкалы теневыносливости видов древесных пород (Ивашкевич, 1915; Коркешко, 1952). Большинство авторов численность возобновления широколиственно-кедровых лесов оценивалась в зависимости от сомкнутости, полноты и типа леса, часто либо без учета видовой принадлежности, либо отдельно для *Pinus koraiensis* (Соловьев, 1937, 1948). В ряде исследований изучена зависимость подроста основных (в лесохозяйственном отношении) видов древостоя от характера верхних ярусов: полог хвойных, полог лиственных (Щербаков, 1953; Колесников, 1938; Соловьев, 1958); также отмечается отрицательный либо положительный характер распределения подроста в зависимости от деревьев отдельных видов, в то время как в естественных широколиственно-кедровых лесах смешанный характер древостоя в ряде случаев определяет комплексное влияние условий местопроизрастания, отличное от условий однопородного или однотипного (лиственные, хвойные) полога. Еще меньше работ, в которых оценивается подрост разных высотных групп: низкий, средний и высокий, в то время как на распределение низкого подроста значительное влияние оказывает характер распространения семян (способ переноса, предпочтения агентов и пр.). Результаты исследований С.Н. Моисеенко (1963) показали, что распределение низкого подроста кедра не зависит ни от полноты древостоя, ни от доли кедра в нем, однако с возрастом возрастает требовательность к освещению полога. Поэтому именно благонадежный подрост способствует более объективной оценке влияния полога на возобновление. Отсутствуют исследования влияния полога смешанного характера на возобновление. Однако, в условиях широколиственно-кедровых лесов северной климатической фации, под деревьями лиственных пород часто произрастают темнохвойные, принимающее значительное участие в сложении полога.

Традиционно, наличие нескольких ярусов древостоя считается одной из основных особенностей пространственной структуры широколиственно-кедровых лесов. Однако до сих пор не существует общепризнанной методики определения границ между ярусами, поскольку ярус – это как экологическое, так и фитоценологическое понятие. При этом границы и число ярусов варьируют в зависимости от типа сообщества, стадии развития, географических особенностей района исследований и прочих условий. Существует несколько способов

определения границ между ярусами: одни исследователи при разделении ярусов используют определенную высоту в качестве границ яруса, другие границу проводят по максимальной высоте типичных представителей того или иного яруса (Кудинов, 2007). Однако А.И. Кудинов справедливо указывает, что для более объективного разграничения ярусов необходим индивидуальный подход в каждом конкретном фитоценозе.

Мозаичность – другая характерная особенность пространственной структуры ненарушенных широколиственно-кедровых лесов. В зависимости от целей исследования, выделение элементов неоднородности производится как на уровне отдельных ярусов (синузии), всего фитоценоза (микрогруппировки, типы микрогруппировок по П.Д. Ярошенко (1958, 1969)), так и на уровне биогеоценоза (парцеллы по Н.В. Дылис (1969)). Куртинный характер распределения древостоя был отмечен А.Ф. Будищевым еще в 1867 году (цит. по Колесников, 1956) и в дальнейшем был более подробно охарактеризован Б.А. Ивашкевичем (1927, 1933), при этом куртины понимались аналогично понятию биорупп (Симон, 1926).

Какой-либо закономерности в чередовании древесных групп в пространстве в зависимости от условий среды установить невозможно; характерно, впрочем, чередование почти чистых небольших однородных групп кедра с группами лиственных пород, а на севере и в горах – с группами аянской ели и белокорой пихты (Колесников, 1956). Некоторые авторы до сих пор рассматривают биоруппы как единственный фактор, оказывающий значительное влияние на рост и развитие в них подроста (Будзан, 2000). Однако, помимо древостоя, влияние на возобновление древесных пород оказывает также характер травяной, кустарниковой и внеярусной растительности.

Для наименьшего элемента горизонтальной неоднородности сообществ, включающего растения всех ярусов, был предложен термин «микрогруппировка» (Ярошенко, 1958, 1961, 1969). В детальных исследованиях микрогруппировок хвойно-широколиственных лесов (Иванова и др., 1963) на пробных площадях размером 0,3–0,4 га было выделено 22 микрогруппировки, которые по признаку сходства ярусов сгруппированы в 5 типов микрогруппировок (микроассоциаций). Выявлено, что каждая микроассоциация характеризуется

определенными особенностями возобновления древесных пород, кустарников и лиан и соотношением степени константности видов травяного покрова.

Несмотря на более широкообъемлющее понятие «парцелла», автор термина пишет: «Парцеллы обособлены друг от друга в пространстве на всю вертикальную толщу. Как и биогеоценоз в целом парцеллы – понятие комплексное и включает на правах материальных участников обмена веществом и энергией растения, животное население, микроорганизмы, почву и атмосферу. Они не могут отождествляться ни с фитоценоотическими синузиями, ни с фрагментами ассоциаций, ни с микроассоциациями, являющимися фитоэлементом парцелл» (Дылис, 1978).

Формирование микрогруппировок тесно связано с образованием световых окон (gap) в верхнем ярусе древостоя. Под световым окном (CO) понимается прогалина в верхнем ярусе древостоя, площадью более 10 м<sup>2</sup>, высота отдельно стоящих деревьев внутри которой не превышает 15 м (Ishikawa, 1990). Смерть и / или выпадение дерева или группы деревьев инициирует образование светового окна в пологе. Такие деревья в мировой литературе носят название «gap maker» (Runkle, 1985). Закономерности формирования мозаичной структуры, выраженной в чередовании микрогруппировок и световых окон (CO) на разных этапах зарастания, нашло отражение в развитии концепции оконной мозаики лесных экосистем «gap mosaic concept» (McCarthy, 2001). Положения данной концепции сформулированы на основе исследований структуры и динамики лесов (Runkle, 1981, 1990; Foster, Reiners, 1983, 1986; Denslow, 1987; Veblen, 1989; Whitmore, 1989; Veblen, 1992; Yamamoto, 1993, 1996 и др.), а также отражены в исследованиях малонарушенных лесов Сибири и европейской части России (Смирнова и др., 1990; Коротков, 1991; Kuuluvainen et al., 1998; Drobyshev, 1999; Shibistova et al., 2002; Широков, 2005; Исмаилова, Назимова, 2007; Пукинская, 2007). На Дальнем Востоке России концепция оконной мозаики лесных экосистем пока еще не нашла широкого признания в исследованиях динамики и структуры лесов, в том числе и широколиственно-кедровых. В последние два десятилетия появились лишь единичные работы по данной тематике (Ishikawa et al., 1999; Крестов, Ишикава, 2000; Nakamura, Krestov, 2005; Ухваткина и др., 2011; Омелько, Ухваткина, 2013; Omelko et al., 2016).

Наряду с пространственно-видовой структурой, важной особенностью, позволяющей более полно охарактеризовать закономерности функциональной организации широколиственно-кедровых лесов, является возрастная структура. Все исследования возрастной структуры широколиственно-кедровых лесов в зависимости от применяемых методов анализа можно условно разделить на две группы: лесоводственные и геоботанические.

**Лесоводственный подход.** В его основе лежит метод подразделения деревьев на различные классы возраста. Методическая особенность данного подхода заключается в определении абсолютных возрастов модельных деревьев по спилам у шейки корня и дальнейшая экстраполяция результатов на весь фитоценоз по принципу сходства таксационных показателей модельных деревьев и деревьев исследуемого участка, а также отнесение деревьев к определенным классам возраста. Вторым методом является взятие буровых образцов также на максимально низкой высоте как со всех деревьев, так и с модельных.

**Геоботанический подход.** В основе лежит принцип деления на возрастные стадии деревьев в зависимости от онтогенетического состояния. Чаще всего используется визуальная оценка по критериям, подобранным для разных видов с учетом знаний особенностей их онтогенетического развития.

В естественных широколиственно-кедровых лесах применение геоботанического метода считается более предпочтительным в связи со сложностью отнесения угнетенных низкорослых деревьев хвойных пород к онтогенетическому состоянию с целью дальнейшей оценки возрастной структуры. Кроме того, изучение динамических аспектов древостоев с применением данных методов возможно лишь при длительных стационарных исследованиях.

Преимуществом лесоводственного метода является возможность получения близкого к действительному возраста каждого индивидуального дерева. Однако, для изучения динамики радиального прироста деревьев, необходимо использовать образцы древесины взятые на высоте отсутствия корневого влияния на изменение ширины годичных колец (Шиятов и др., 2000). Традиционно принятой универсальной высотой взятия буровых образцов принята высота

1,3 м. При этом возраст дерева определяется условно абсолютным, поскольку в связи с особенностями образования годичных колец, по причине выпадения последних, не учитывается их количество, и уж тем более невозможно изучить динамику изменения их ширины.

В лесах с относительно простой организацией древостоя возможно приблизиться к абсолютному возрасту, используя прибавление среднего количества лет, которого достигает дерево, определив его по другим образцам. Однако применение данного метода для анализа возрастной структуры естественных широколиственно-кедровых лесов связано с колебанием среднего возраста деревьев основных лесообразующих видов в пределах нескольких десятилетий (Комарова, 2010), что делает процесс подразделения деревьев на классы возраста условным процессом, кроме того зависящим в том числе и от характеристик условий местопроизрастания.

Отличительная черта естественных широколиственно-кедровых лесов – абсолютно разновозрастный характер древостоя (Ивашкевич, 1929, 1933; Дылис, Виппер, 1953; Соловьев, 1958; Моисеенко, 1963; Солодухин, 1965; Кудинов, 2004 и др.). Однако существует разные подходы к оценке разновозрастности. Детальный анализ подходов к изучению и типизации возрастной структуры приведен в работе «Возрастная структура древостоев и принципы её типизации» (Комин, Семечкин, 1970). Авторы выделяют 3 взгляда на характер возрастной структуры девственных лесов, отражающиеся в различных исследованиях:

- 1) все девственные леса представлены только абсолютно разновозрастными древостоями, в которых процессы отмирания старых и появления новых деревьев идут постепенно и непрерывно;
- 2) древостоям девственных лесов присуще только ступенчатое или цикличное возрастное строение как следствие неравномерности развития лесной растительности;
- 3) в девственных лесах присутствуют древостои с разнообразной возрастной структурой.

Абсолютно разновозрастные древостои предполагают неизменность средних и максимальных возраста, диаметра высоты, прироста и т.д. Сторонники ступенчатой или волнообразной возрастной структуры указывают на периодическое происхождение естественного возобновления под пологом материнских насаждений в связи с тем, что вероятность совпадения благоприятных условий для возобновления появляется только в определенные годы или периоды, что и обуславливает «взрывы» возобновления.

Первое исследование закономерностей возрастной структуры широколиственных лесов Дальнего Востока проведено Б.А. Ивашкевичем (1929). Автор предположил, что пиковые значения на кривой распределения числа деревьев по классам возраста и ступеням толщины указывают на наличие поколений, образующих насаждения. Материалы анализа Н.В. Дылиса и П.Б. Виппера (1953) не подтверждают выводов Б.А. Ивашкевича (1929): несмотря на неравномерный характер деревьев, возрастом 135–380 лет, ими не выявлено явных пиков сгущения в пределах классов возраста. Исследование возрастной структуры древостоя, проведенное К.П. Соловьевым (1958) в различных типах широколиственно-кедровых лесов, показало, что «формирование нового поколения широколиственно-кедрового леса, идущего на смену старого, завершается в различные промежутки времени – в 40, 60 и даже 100 лет». Данные К.П. Соловьева «не показывают однотипность расчленения всех древостоев кедра на поколения с промежутками в 35-40 лет». Результаты исследований С.Н. Моисеенко (1963, 1965) и Е.Д. Солодухина (1965) также не подтверждают наличие возрастных поколений. В своей монографии «Широколиственно-кедровые...» А.И. Кудинов (1994) пишет, что «взрывы» возобновления кедра и связанная с ними дифференциация древостоев на обособленные его поколения не нашла подтверждения ни в одной из работ, выполненных на массовом материале».

Детальные исследования, проведенные на двух постоянных пробных площадях размером 0,6 и 1 га, заложенных в ненарушенных широколиственно-кедровых лесах Уссурийского (южная фация кедровников) и Сихотэ-Алинского (средняя фация кедровников) заповедников Y. Ishikawa с соавторами (1999), позволило выявить периоды вращивания значительной доли деревьев в полог,

вслед за частичным нарушением полога в результате образования СО. Временной промежуток между данными периодами колеблется в пределах 35–100 лет. Таким образом, смешанный древостой, состоящий не только из *Pinus koraiensis*, но и из других лесообразующих пород сформировался посредством нескольких периодов ускорения роста деревьев, слагающих его. Промежуток между поколениями составил 35–100 лет.

Несмотря на большое число работ, посвященных изучению широколиственно-кедровых лесов, лишь небольшая доля из них характеризуется детальностью, позволяя рассматривать структуру и динамику широколиственно-кедровых лесов на уровне сообществ. Как видно из вышеизложенного, исследования с использованием индивидуалистического подхода на всех уровнях структурной организации – малочисленны. Большинство более или менее детальных исследований проведено в ненарушенных широколиственно-кедровых лесах южной и средней климатических фаций, в то время как структура и динамика сообществ северных кедровников характеризуется крайне низкой изученностью. Несмотря на более чем полувековой период со времени выхода монографии Б.П. Колесникова (1956), большинство обозначенных автором проблем естественной динамики ШКЛ до сих пор не утратили своей актуальности.

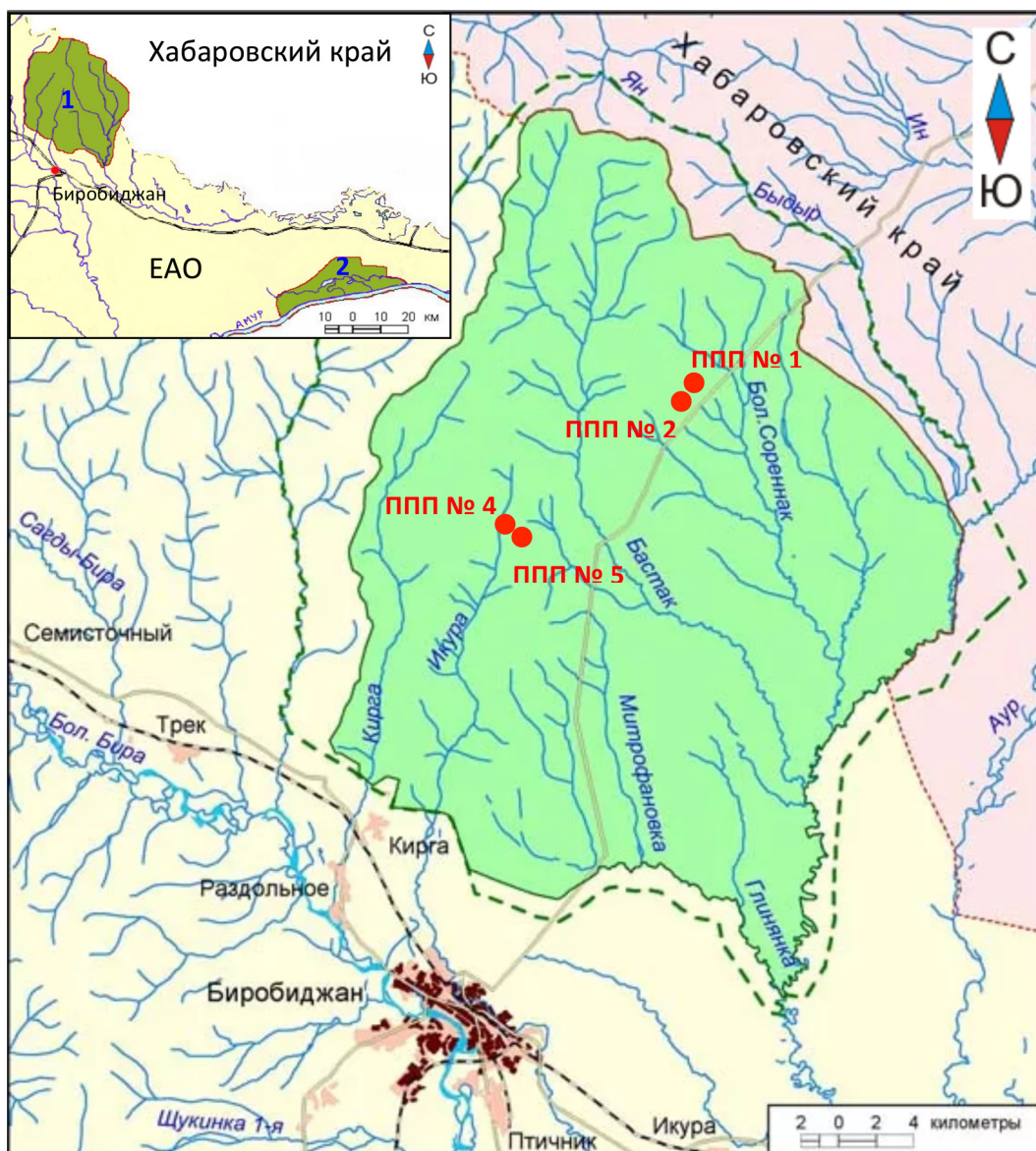
## ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК»

Заповедник «Бастак» образован постановлением Правительства РФ от 28.01.1997 (Калинин, Рубцова, 2007). Сведения о природно-климатических условиях района впервые приведены в работах В.Л. Комарова (1897), а затем уточнялись В.Н. Васильевым (1937), Г.Э. Куренцовой (1967), М.Х. Ахтямовым (1987). Физико-географическая характеристика заповедника «Бастак» дана во книге «Флора...» (2007), а также Т.А. Рубцовой и А.Ю. Калининым (2011).

Государственный природный заповедник «Бастак» расположен в Еврейской автономной области (ЕАО) на территории юга Дальнего Востока России (Калинин, Фетисов, 2007). Общая площадь заповедника – 127 094.5 га. Территория состоит из двух кластерных участков: «Центрального» и «Забеловского». Участок «Забеловский» находится в пойме среднего течения Амура, в восточной части Амуро-Сунгарийской равнины. Для участка характерен лесо-лугово-болотный равнинный вариант ландшафта зоны смешанных лесов (Куренцова, 1967). Кластерный участок «Центральный» охватывает юго-восточные отроги Буреинского хребта и северную часть Амуро-Сунгарийской равнины (рис. 1).

Поскольку объектом нашего исследования являются широколиственно-кедровые леса, работа проведена только на территории кластерного участка заповедника «Центральный» (далее – заповедник). Территория заповедника представлена горным и равнинным участками. В крайней северной части заповедника распространен среднегорный рельеф с преобладающими высотами более 800 м. Для этого типа рельефа характерны четко выраженные водоразделы, крутые склоны и глубокие речные долины с плоскими днищами. К югу высотные уровни горного рельефа понижаются до 400–500 м и менее. Эта часть заповедника имеет черты холмистой страны с нечетко выраженными водоразделами, небольшими превышениями плоских и округлых вершин над широкими долинами. В центральной части заповедника горный рельеф сменяется равнинным, где проходит северная граница Амуро-Сунгарийской низменности (Калинин, Фетисов, 2007).

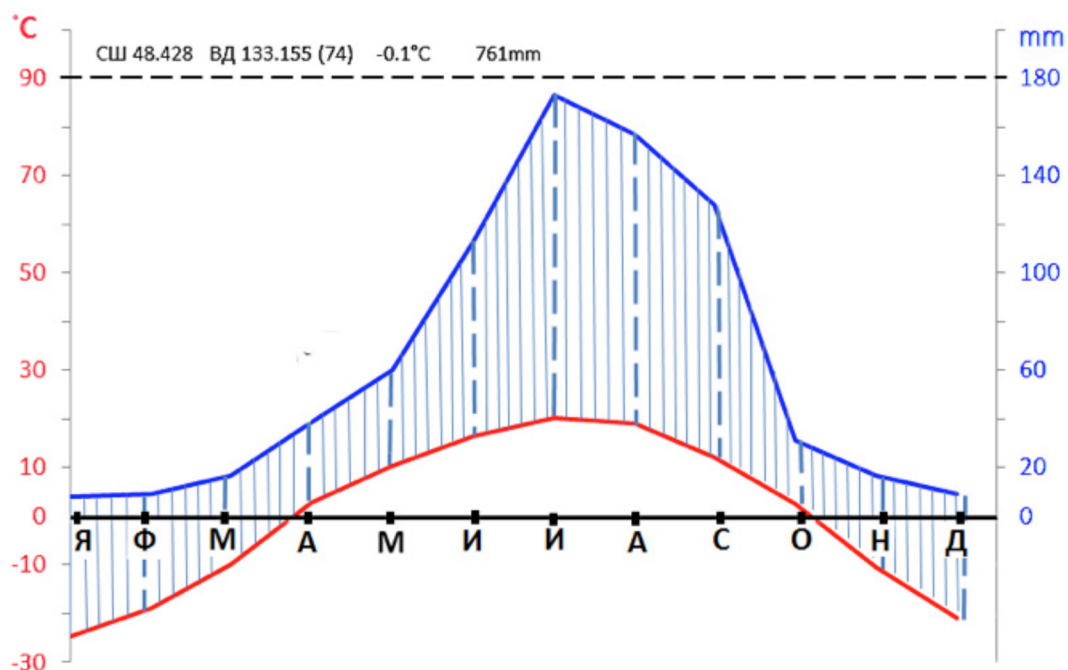
Климат заповедника умеренный муссонный. Зима – холодная и малоснежная. Весной наблюдается резкое увеличение температуры воздуха (рис. 2), ха-



**Рис. 1.** Карта государственного природного заповедника «Бастак»; 1 – участок «Центральный», 2 – участок «Забеловский», красными точками показано расположение постоянных пробных площадей (карта с официального сайта заповедника <http://www/bastak-eao.ru> с изменениями).

рактируется холодным и затяжным характером. Лето теплое и влажное. За летние месяцы не наблюдается значительных колебаний среднемесячных температур воздуха. На вторую половину лета приходится 40 % годового количества осадков (Куренцова, 1967). Осенью наблюдается резкое падение температуры от месяца к месяцу. В последний месяц осени осадки выпадают в виде снега (Калинин, Фетисов, 2007).

Метеостанция «Биробиджан» расположена в 15 км южнее заповедника «Бастак». Среднегодовая температура воздуха –  $-0,1^{\circ}\text{C}$ ; ежегодная сумма осад-



**Рис. 2.** Распределение среднемесячной температуры воздуха (основная ось ординат) и ежемесячной суммы осадков (вспомогательная ось ординат) на метеостанции в г. Биробиджан (по оси абсцисс – месяцы).

ков – 761 мм. Около 90 % осадков выпадает в виде дождя, в среднем 40 % которых приходится на период с июля по август. Максимальная температура испарения – в период с июня по август (рис. 2). Осенние месяцы характеризуются резким снижением температуры. Самый сухой месяц – январь. В целом, зима – холодная и малоснежная. Максимальная высота снежного покрова редко превышает 30 см. Низкое осадконакопление в зимние месяцы в сочетании с резким повышением температуры в начале вегетационного сезона ключевых видов деревьев широколиственно-кедровых лесов позволяет охарактеризовать климатические условия как экстремальные в районе исследований.

Речная сеть хорошо развита в горной части и в меньшем объеме на равнинной территории. К наиболее крупным рекам относятся: Бастак, Ин, Большой Сореннак, Глинянка, Кирга, Икура. Все реки являются левыми притоками Амура различного порядка (Калинин, Фетисов, 2007).

В зависимости от рельефа, на территории заповедника «Бастак» многообразие почв представлено горными буротаежными, буротаежными иллювиально-гумусовыми почвами, подбурами сухоторфянистыми, железисто- и гумусово-иллювиальными подзолами, таежными глеевыми мерзлотными и

олиготрофными торфяно-глеевыми почвами. Под широколиственно-кедровыми лесами формируются преимущественно бурые лесные почвы (Калинин, Фетисов, 2007).

Поскольку территория заповедника «Бастак» лежит на границе Буреинского хребта и Амура-Сунгарийской равнины в области контакта умеренной и бореальной растительных зон (Крестов, Рубцова, 2007), растительность здесь характеризуется большим разнообразием (Куренцова, 1967). Растительный покров заповедника в его современных границах в целом репрезентативно отражает разнообразие растительности средней части бассейна Амура, за исключением его долинной части. По геоботаническому районированию (Колесников, 1961), северная горная часть заповедника относится к Южноохотской подобласти темнохвойных лесов Евразийской хвойно-лесной области, а южная – к Маньчжурской провинции Дальневосточной хвойно-широколиственно-лесной области. Больше половины территории заповедника покрыто лесной растительностью. Горная часть заповедника характеризуется высотной поясностью растительного покрова (Крестов, Рубцова, 2007).

Растительность ЕАО, на территории которой находится заповедник «Бастак» была детально изучена в 1960-х годах (Колесников, 1961; Куренцова, 1967). Г.Э. Куренцова (1967), выделяет здесь 3 геоботанических района. Детальные флористические и геоботанические исследования Еврейской автономной области, организованные Т.А. Рубцовой послужили основой нового геоботанического районирования (Рубцова и др., 2016), в котором существенно уточнены границы районов, определенных Г.Э. Куренцовой. Согласно районированию Т.А. Рубцовой с соавторами (2016) заповедник находится в пределах 3 районов двух округов двух провинций и двух геоботанических областей: Быдырского района темнохвойных лесов с участием кедра корейского, производных лесов и горнотундровых группировок (Буреинско-Сихотэалинский округ Амурско-Охотской провинции Дальневосточной темнохвойнолесной подобласти Евразийской хвойно-лесной (таежной) области); Малохинганского района хвойно-широколиственных, долинных лесов и лугово-болотных сообществ и Ино-Урминского района кочковатых и моховых болот с лиственнично-белоберезовыми редколесьями и ерниковыми зарослями (соответственно Сутаро-

Биджанский и Средне-Амурский округа Амурско-Уссурийской провинции Дальневосточной хвойно-широколиственной области) (Рубцова и др., 2016). В результате хозяйственной деятельности последних десятилетий растительный покров был в значительной мере трансформирован. На сегодняшний день основу растительного покрова заповедника представляют вечнозеленые и летне-хвойные бореальные таежные и неморальные листопадные леса в сочетании с лиственничными редколесьями на участках прирусловых низин.

Растительный покров заповедника «Бастак» имеет выраженную высотную поясность. В верхних горных поясах он представлен каменно-березовыми лесами и тундроподобной растительностью, в темнохвойно-лесном поясе – пихтово-еловыми лесами, горными лиственничниками и лесами с участием лиственницы, лесами из березы плосколистной и осины, в предгорьях и в равнинной части – порослевыми дубняками, лиственничными редколесьями, ольшаниками и лугами; в широколиственно-хвойно-лесном поясе – широколиственно-елово-кедровыми и смешанными широколиственными лесами (Крестов, Рубцова, 2007).

Наиболее ценной и значимой формацией заповедника, характеризующейся максимальным разнообразием природной биоты, являются широколиственно-елово-кедровые леса (Крестов, Рубцова, 2007). По классификации Б.П. Колесникова (1956), данные лесные экосистемы относятся к фации северных кедровников. В системе эколого-флористической классификации они отнесены к порядку *Tilio amurensis-Pinetalia koraiensis* класса *Quercetea mongolicae*, объединяющему неморальные сообщества северной подзоны умеренной зоны на территории ЕАО, юга Хабаровского края, Приморского края и северо-восточного Китая (Рубцова и др., 2006; Krestov et al., 2006). Распространены в горных районах в высотных пределах 300–600 м над у. м. (Лонкина, 2010). Сообщества широколиственно-кедровых лесов характеризуется структурным и видовым разнообразием. В древостое, помимо темнохвойных видов деревьев *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, произрастают широколиственные и мелколиственные виды: *Acer mono*, *A. ukurunduense*, *Betula costata*, *B. davurica*, *Fraxinus mandshurica*, *Ligustrina amurensis*, *Maackia amurensis*, *Phellodendron amurense*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*; в подлеске обыч-

ны: *Corylus mandshurica*, *Eleutherococcus senticosus*, *Philadelphus tenuifolius*; внеярусная растительность представлена *Actinidia kolomikta*, *Schisandra chinensis*, *Vitis amurensis* (Krestov et al., 2006; Крестов, Рубцова, 2007; Возмищева и др., 2012). Травяной покров характеризуется высоким видовым разнообразием – в состав одного фитоценоза может входить до 80 видов, принимающих различное участие в сложении яруса. Среди травянистых растений обычны: *Aegopodium alpestre*, *Carex campylorhina*, *C. ussuriensis*, *Neomolinia mandshurica* и папоротники: *Athyrium sinense*, *Leptorumohra amurensis*, *Pseudocystopteris spinulosa*.

Исследованные лесные сообщества относятся к типу «холодно-влажные лесные кедровники с пихтой, липой и желтой березой» согласно типологии Б.П. Колесникова (1956) и ассоциации *Ribesi maximowicziani*-*Pinetum koraiensis* в системе эколого-флористической классификации (Krestov et al., 2006).

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы данные, полученные в результате детальных исследований на 4 постоянных пробных площадях общей площадью 3 га, заложенных на экологически равноценных местообитаниях в заповеднике «Бастак» (Флора..., 2007). Выбор участков для постоянных пробных площадей произведен с учетом критериев, рекомендованных для биогеоценотических и экологических исследований (Программа..., 1974; Luttmerding et al., 1999). При выборе лесного участка и закладке постоянной пробной площади учитывались:

- 1) однородность рельефа на всей площади пробы;
- 2) хорошо сформированный (выработанный) древостой с горизонтальной и вертикальной структурой, свойственной старовозрастным сообществам;
- 3) отсутствие признаков катастрофических нарушений в течение жизни старшего поколения формирующих древостой видов с наибольшей продолжительностью жизни;
- 4) положение на зональном местообитании (Осипов, 2000, 2006);
- 5) репрезентативность по отношению к типичной растительности данного высотного пояса.

Пробные площади различных размеров (от 0,64 до 1,0 га) в виде квадрата или прямоугольника привязаны к местности и ограничены по углам столбами. Вокруг каждой площади размечена буферная зона шириной 20 м для устранения (уменьшения) краевых эффектов при измерениях древостоя. Для удобства работы (съёмка деревьев и проекций крон на план и т.д.) пробная площадь была поделена на квадраты со сторонами 10 м. Углы пробной площади, буферной зоны и квадратов были обозначены на местности; для углов пробной площади определены географические координаты с помощью GPS приемника.

Нумерацию деревьев проводили от нулевого углового маркера. К каждому дереву была прикреплена бирка с уникальным порядковым номером. Была определена видовая принадлежность (Сосудистые растения..., 1985-1996) и жизненное состояние (здоровое, больное, сухое) каждого дерева. Окружность дерева измеряли на высоте 1,3 м при помощи рулетки.

Во время ревизии в 2007 году к имеющемуся комплексу измерений добавлены координаты каждого дерева, высота и координаты границ крон по четырём направлениям у всех живых особей древостоя (с точностью до 0,1 м). Также определялся диаметр, координаты и видовая принадлежность сухостоя и валежа. На каждой пробной площади с помощью мерных лент определены координаты и высота каждой особи подроста и его видовая принадлежность.

В 2009-2010 годах на двух постоянных пробных площадях проведено кернение деревьев с диаметром на высоте 1,3 м 10 и более см. В 2011 году дополнительно отобраны 62 керна с деревьев *Pinus koraiensis*, произрастающих за пределами пробных площадей.

Взятие кернов проводилось в соответствии со стандартными методиками отбора образцов древесины для дендрохронологического анализа (Шиятов и др., 2000). В полевых условиях определялся вид пробуренных деревьев, высота и диаметр на уровне взятия керна, а также характер образца древесины: наличие, отсутствие стволовой гнили. Проведено картирование синузального строения травяного и кустарникового ярусов на всех площадях.

Первичная обработка собранного в полевых условиях материала включала составление базы данных по пробным площадям с помощью MS Excel.

### ***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 груди (1,3 м), а также положение каждого индивидуума подроста.

### ***Вертикальная структура древостоя***

Многие авторы указывают на условность подхода к выделению ярусов (Сукачев, 1934; Колесников, 1956; Кудинов, 2004), признавая, однако, необходимость разделения древостоя на ярусы, характеризующиеся отличными функционально-экологическими особенностями. Для определения границ ярусов наряду с классическими подходами использован метод К-средних (Steinhaus, 1957; Lloyd, 1982).

### ***Взаимосвязь элементов горизонтальной и вертикальной структуры***

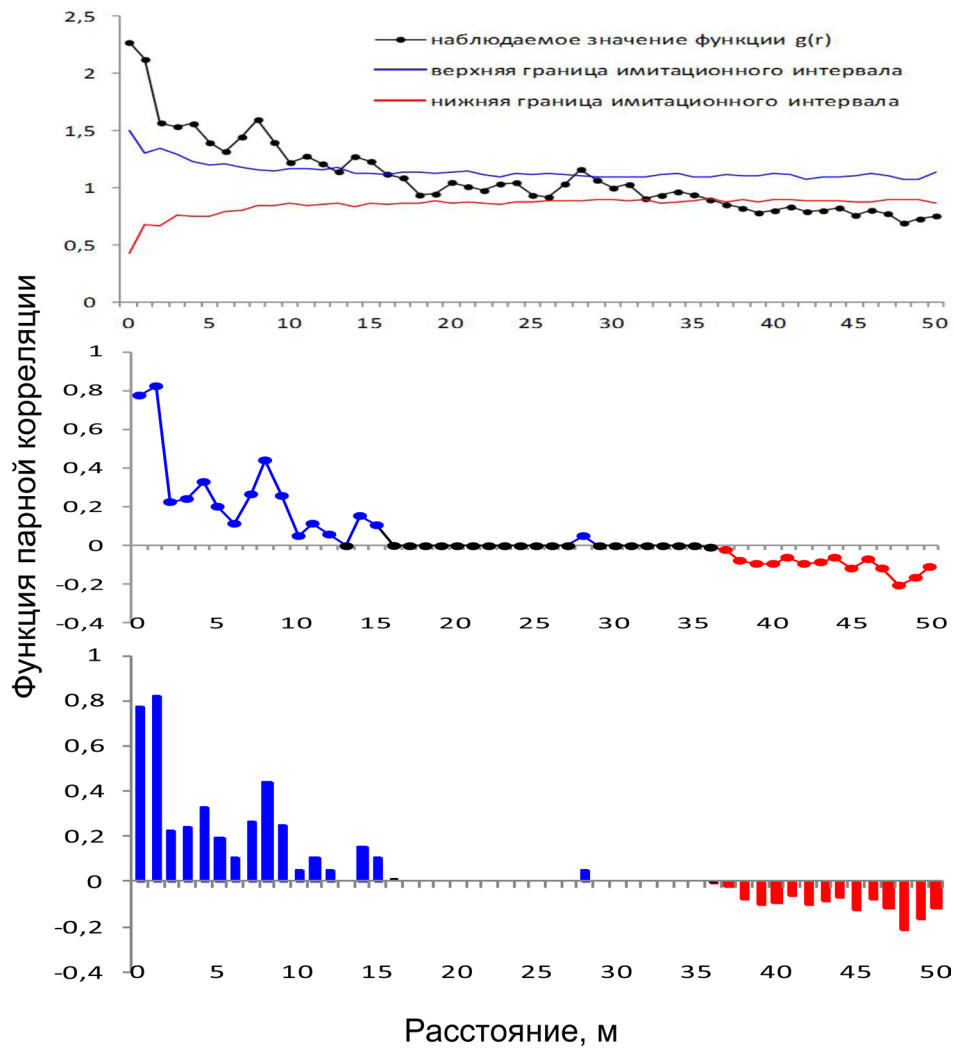
Пространственное размещение деревьев и особей подроста (559 распределений) проанализировано с помощью функции парной корреляции  $g(r)$ , которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии  $r$  от типичной особи (Stoyan, Stoyan, 1994; Wiegand K. et al., 2000, Wiegand T. et al., 2007).

Для построения статистически достоверных имитационных интервалов (simulation envelopes), оценки отклонения от нуль-гипотезы (рис. 3) и достижения 5 %-уровня значимости использовано 99 генераций модельного процесса методом Монте-Карло (Wiegand, Moloney, 2014). Функция  $g(r)$  рассчитана с помощью программного обеспечения «Programita» (Wiegand, Moloney, 2004). Графическое отображение результатов имеет вид, представленный на рис. 3.

Цветными линиями показаны верхняя и нижняя граница имитационного интервала – область реализации нуль гипотезы (рис. 3). Для различных типов взаимодействий (в зависимости от характера анализируемых выборок) проверены нуль-гипотезы полной пространственной однородности (complete spatial randomness), случайного маркирования (random labelling), тороидального сдвига (toroidal shift) и независимого случайного размещения (antecedent conditions). Проведен сравнительный анализ распределений между исследованными сообществами.

Гипотеза **полной пространственной однородности** (complete spatial randomness) протестирована для анализа горизонтальной структуры деревьев в пределах одного яруса (один тип точек). Проверяется вероятность произрастания деревьев в любой точке исследованного сообщества. Если функция принимает значение в пределах имитационного интервала, это указывает на – случайное распределение деревьев, если значение функции выходит за верхнюю границу имитационного интервала – распределение деревьев сгруппированное (агрегированное), если значение функции выходит за нижнюю границу имитационного интервала – тенденция к регулярному (сегрегированному) распределению деревьев на анализируемом расстоянии.

Гипотеза **независимого случайного размещения** (antecedent condition) протестирована для анализа горизонтальной структуры деревьев разных яру-



**Рис. 3.** Пример графического отображения результатов моделирования: зависимости значений функции парной корреляции от расстояния между деревьями. На среднем и нижнем графике рисунка показан принцип отображения результатов анализа, проиллюстрированных в настоящей работе, при этом за нулевую отметку приняты все значения функции, для которых подтверждается нуль-гипотеза.

сов (два типа точек). Проверяется вероятность произрастания деревьев нижнего яруса (первый тип точек) около фактически произрастающих деревьев верхнего яруса (второй тип точек). Если функция принимает значение в пределах имитационного интервала – мозаика деревьев нижнего яруса не зависит от распределения деревьев верхнего яруса, если значение функции выходит за верхнюю границу имитационного интервала – деревья нижнего яруса произрастают около деревьев верхнего яруса, если значение функции выходит за нижнюю границу имитационного интервала – деревья нижнего яруса избегают произрастания около деревьев верхнего яруса.

Гипотеза **тороидального сдвига** (toroidal shift) протестирована для анализа горизонтальной структуры деревьев двух типов точек в пределах одного яруса, при условии вероятности разного времени формирования их мозаик (деревья I яруса древостоя). Если функция принимает значение в пределах имитационного интервала – мозаики анализируемых типов точек в пределах яруса сформированы в разное время, если значение функции выходит за верхнюю границу имитационного интервала – взаимоотношение мозаик двух типов точек выражено в группировании деревьев, если значение функции выходит за нижнюю границу имитационного интервала – взаимоотношение мозаик двух типов точек выражено сегрегированным распределением деревьев.

Гипотеза **случайного маркирования** (random labelling) протестирована для анализа горизонтальной структуры деревьев двух типов точек в пределах одного яруса (подрост, II ярус древостоя), при условии формирования их мозаик под действием внешних факторов (например формирование световых окон). Если функция принимает значение в пределах имитационного интервала – структура анализируемых выборок совпадает, если значение функции выходит за нижнюю и верхнюю границы имитационного интервала – структура анализируемых выборок не совпадает, а взаимоотношение мозаик двух типов точек выражено сегрегированным распределением деревьев.

### ***Методика выделения микрогруппировок***

Фитоценоз – условно отграниченный и однородный контур растительности, часть фитоценотического континуума (Миркин и др., 1989), наименьшая единица расчленения растительного покрова, ниже которой – части единицы, выше – набор единиц (Ярошенко, 1958; Матвеева, 2006).

Основным элементом неоднородности фитоценозов является наличие микрогруппировок и окон возобновления. Под микрогруппировкой понимается небольшая, связанная с соседними микрогруппировками и всем фитоценозом часть сообщества, характеризующаяся ярусностью (Ярошенко, 1961, 1969). Поскольку в состав микрогруппировки входят все яруса растительного сообщества (Ярошенко, 1958, 1961, 1969), мозаичная структура фитоценозов проявляется в их горизонтальной и вертикальной дифференциации, обуслов-

ленной разными способами размножения и расселения растений, неоднородностью микрорельефа и микробиотопов, различным характером взаимодействия между растениями и другими особенностями (Комарова, 1992).

Рядом авторов указывается высокая субъективность подхода к выделению микрогруппировок (Миркин, 1986; Маслов, 1990). Тем не менее, признавая факт гетерогенности растительного компонента биогеоценоза, многие авторы проводят анализ элементов мозаичной структуры (Дылис, 1969; Москалюк, 2004; Широков, 2005), используя метод визуального выделения границ.

В наших исследованиях микрогруппировки выделены в ходе полевых работ по признакам всех ярусов лесного сообщества; в каждой микрогруппировке выполнено геоботаническое описание. Контурные микрогруппировки 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 м<sup>2</sup>, высота отдельно стоящих деревьев внутри которой не превышает 15 м (Ishikawa, 1990). СО были выделены на основе карт размещения древостоя по пробным площадям. Краем окна считается край крон окружающих его деревьев (Runkle, 1982). Для каждого окна в древостое были измерены размер и отношение высоты окружающих окно деревьев к площади окна – показатель, имеющий высокую корреляцию с величиной ФАР, доступной для развивающегося подроста (Yamamoto, 1989; Veblen, 1992; Runkle, 2000). При этом высота окна ( $H$ ) определяется по максимальной высоте дерева, кроны которого окружают окно, а площадь окна ( $S$ ) определяется как площадь участка не занятого кронами. Для каждого индивидуума подроста, находящегося в окне, было рассчитано расстояние до края окна.

### ***Зависимость подроста от параметров светового окна и типа микрогруппировки***

Высота подроста, наряду с его листовой массой, является одной из главных характеристик успешности возобновления. Эта величина слабо скоррели-

рована с возрастом, поскольку время, затрачиваемое деревом – потенциальным доминантом, на развитие от проростка до виргинильной стадии (по С.И. Чумаченко и О.В. Смирновой (2009), это время, когда становится заметным средообразующее воздействие дерева) – весьма различно и может, в случаях с кедром и елью, варьироваться от 6 до 100 лет (Щербаков, 1953; Комарова и др., 2010, наши наблюдения). Поэтому при анализе успешности возобновления весь спектр высот был разделен на 3 функциональные группы: низкий подрост (менее 0,5 м высотой, развитие 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). Весьма полезной характеристикой при определении благоприятных условий развития оказалась максимальная высота подроста.

В 1974 г. В.А. Чешев (1974) разработал шкалу оценки естественного возобновления *Picea schrenkiana* Fisch. & С.А. Меу., при этом разделяя подрост и самосев данного вида на 3 высотные группы. Отмечено, что для определения успешности естественного возобновления учет самосева и подроста следует вести по определенным высотным группам, а окончательную оценку давать по численности (густоте) благонадежного подроста. А.Т. Исаков и А.И. Бузыкин (2008) указывают на основной недостаток данного подхода – шкала разработана без учета местопроизрастания и, вслед за М.А. Проскуряковым (1983), в своей работе учитывают показатель встречаемости с учетом условий местопроизрастания. Согласно данному подходу, для того чтобы оценить успешность естественного лесовозобновления, необходимо иметь оценки численности и размещения подроста по площади (встречаемости). Эти показатели в значительной степени обуславливают строение и структуру древостоя (Кузьмичев, 1977). Таким образом, распространение подроста в разных типах микрогруппировок, а также зависимость от параметров СО выраженные через встречаемость и численность, позволяют проверить, существует ли закономерности в распределении подроста по микрогруппировкам; выявить микрогруппировки, в которых возобновление потенциальных доминантов сообществ происходит наиболее успешно, а также установить параметры СО, оказывающие наибольшее положительное или отрицательное влияние на подрост ключевых видов.

Для оценки достоверности зависимости количественных характеристик подростка от условий его развития, представленными категориальными переменными, был использован однонаправленный дисперсионный анализ (Hartley, 1967) с последующим тестом Tukey (Winer et al., 1991). Статистический анализ реализован с помощью пакета Statistica 9.0.

### ***Первичная камеральная обработка кернов***

Первичная обработка образцов древесины производилась в соответствии с общепринятыми методиками подготовки материала для дендрохронологического анализа: закрепление кернов в кернодержатели, черновая и чистовая зачистка поверхности керна скальпелем, а также дальнейшая окраска с целью увеличения контрастности границы годовичных колец (Шиятов и др., 2000). С помощью светового микроскопа Stereo Discovery V12 в центре коллективного пользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук были получены изображения с высоким разрешением поверхности возрастных кернов. Методика получения первичных рядов данных сводилась к измерению ширины годовичных колец, с точностью до 0,01 мм. Данные были внесены в отдельную базу данных.

### ***Возрастная структура древостоя***

Поскольку в данной работе основным приоритетом было получение как можно более точных и детальных материалов, для наибольшей статистической достоверности результатов, в связи с особенностями развития древесных пород широколиственно-кедровых лесов, взятие возрастных образцов проводилось на наиболее приемлемой высоте: со всех возможных деревьев, начиная с диаметра 10 см на высоте 1,3 м. В ряде случаев возможно было получить достоверный тренд изменения ширины годовичных колец, нивелируя влияние корневого эффекта уже на высоте 30 см. Однако часто образцы брались на высоте больше 1,3 м. В ходе статистической обработки для ППП № 1 учтены 7 видов деревьев (162 керна), а для № ППП 5 – 9 видов деревьев (168 керн). Дополнительно отобраны 62 керна с деревьев *Pinus koraiensis*, произрастающих за пределами пробных площадей.

Поскольку значительная доля деревьев (22 % на ППП № 1 и 10 % на ППП № 5) была в той или иной степени поражена стволовыми гнилями, вычисление количества годовых колец сгнившей части ствола производилось геометрическим методом (Baker, 1992). При определении возраста деревьев, дополнительно к количеству лет, вычисленных по кернам, прибавляли средний возраст видов на высоте кернения, произрастающих в широколиственно-кедровых лесах с высокой степенью сомкнутости полога (Соловьев, 1958; наши данные). Таким образом, понимая невозможность и условность выявления абсолютного возраста, в данной работе предпринята попытка приблизиться к действительному возрасту деревьев, с которых были взяты возрастные керны, для чего к учетному возрасту были добавлены:

- для деревьев лиственных пород, бурение которых проводилось на высоте до 0,5 м, к учетному возрасту по кернам добавлено 5 лет;
- для деревьев хвойных пород, бурение которых проводилось на высоте до 0,5 м, к учетному возрасту по кернам добавлено 10 лет;
- для деревьев лиственных пород, бурение которых проводилось на высоте 0,51–0,8 м, к учетному возрасту по кернам добавлено 7 лет;
- для деревьев хвойных пород, бурение которых проводилось на высоте 0,51–0,8 м, к учетному возрасту по кернам добавлено 20 лет;
- для деревьев лиственных пород, бурение которых проводилось на высоте 0,8–1,3 м, к учетному возрасту по кернам добавлено 10 лет;
- для деревьев хвойных пород, бурение которых проводилось на высоте 0,8–1,3 м, к учетному возрасту по кернам добавлено 30 лет.

Поскольку часть деревьев имела стволовую гниль, датировку (в данном случае необходимую) деревьев проводили по формулам:

$$V_{дер_{is}} = V_{кер_{is}} + 1/2 \times V_{дер_{Ds}} ср, \quad (1)$$

$$D = D_{дуп_i}, \quad (2)$$

$$D_{дуп_i} = D_{дер_i} - 2 \times L_{кер_i}, \quad (3)$$

где:  $V_{дер_{is}}$  – возраст дерева  $i$  вида  $s$ ,  $V_{кер_i}$  – возраст керна дерева  $i$ ;  $V_{дер_{Ds}} ср$  – средний возраст деревьев вида  $s$ , диаметр ствола которых равен  $D \pm 2$  см (кора);

$D_{дуп_i}$  – диаметр дупла дерева  $i$ ;  $D_{дер_i}$  – диаметр дерева  $i$ ;  $L_{кер_i}$  – длина керна дерева  $i$ .

### ***Анализ возрастной структуры***

Обработка образцов древесины проводилась в соответствии с общепринятым методическими требованиями древесно-кольцевого анализа (Stokes, Smiley, 1968; Шиятов и др., 2000; Cook, Kairiukstis, 1990). Измерение ширины годичных колец и перекрёстная датировка (Douglass, 1919; Schweingruber et al., 1990) проведены с помощью программ TSAP-Dos (Rinn, 2003), COFECHA (Holmes, 1995).

С помощью методики определения ускорений роста (boundary-line release criteria: Black, Abrams, 2003, 2004) была проведена датировка формирования СО в пологе и ответной реакции деревьев в виде резкого ускорения ростовых показателей. В основе метода В.А. Black и М.Д. Abrams лежит построение характеризующей функции (boundary-line) для каждого отдельного вида в конкретных условиях, качественно и количественно отражающей способность вида ускорить радиальный прирост при улучшении внешних условий. Далее вычисляется изменение ширины годичных колец (GC) методом построения скользящих средних (Nowacki, Abrams, 1997):

$$GC=(M2-M1)/M1 \times 100, \quad (4)$$

где: GC – изменение прироста, выраженное в %; M1 – средняя ширина годичного кольца за предыдущие 10 лет; M2 – средняя ширина годичного кольца за последующие 10 лет.

Затем выявляются факты превышения значений GC 20 % и 50 % значений характеризующей функции. В результате, ускорения роста (УР) были подразделены на второстепенные ( $\geq 20$  %) и основные ( $\geq 50$  %) (Black, Abrams, 2003; Buchanan, Hart, 2012). Поскольку учитываются лишь факты превышения 20–50-процентных порогов в течение нескольких лет, следующие за периодом замедленного прироста (PG), консервативность данного метода не позволяет выявить все факты увеличения радиального прироста (например в результате кратковременных изменений климатических характеристик). Однако это способствует успешному выявлению УР, а также изучению влияния СО на рост и

развитие деревьев подчиненных ярусов и изменение структуры фитоценоза в целом. Данные условия также необходимы для нивелирования влияния климатических факторов, выраженных в кратковременных флуктуациях радиального прироста (Lorimer, Frelich, 1989; Abrams, Orwig, 1995), а также кривой роста индивидуальных деревьев. В связи со спецификой данного метода из анализа были исключены 10 лет в начале и в конце каждой серии, а также, дополнительно, год взятия образцов, поскольку кернение проводилось в середине вегетационного периода, и образование годичного кольца деревьев в 2009 году было не завершено.

Поскольку в состав древостоя ШКЛ Дальнего Востока входят до 50 видов деревьев, ряд которых представлен сопутствующими видами, основным объектом данного исследования являются сочетания ключевых видов (Смирнова, 2009). Это обстоятельство обусловлено, прежде всего, отсутствием возможности верификации статистической достоверности полученных результатов для видов, доля участия в сложении сообществ которых незначительна. Однако для формирования более полноценной картины исторических процессов изменения структуры в ходе естественной динамики деревьев данных видов также учитывались в анализе (определялся их возраст, характер и степень синхронности вращаения в полог и пр.).

В ходе исследования датировалось каждое событие УР индивидуальных деревьев, позволяющее выявить изменение структуры полога; определялся диаметр и возраст прореагировавшего на осветление дерева. Однако такие изменения могут привести к асинхронной реакции деревьев различных видов, особенно учитывая различия в темпах их роста. Большинство авторов, исследования которых связано с датировкой УР, в качестве основной характеристики режимов нарушений используют показатель доли деревьев, показавших УР за определенный временной промежуток, высокие значения которого указывают на широкомасштабные нарушения (Ishikawa et al., 1999; Black, Abrams, 2004; Splechtna, Gratzner, 2004; Black et al., 2008; Arabas et al., 2008). В данном исследовании мы проанализировали хронологию УР отдельно для ППП № 1 и ППП № 5 с целью выявить значительные нарушения в том числе и на уровне сообществ. При этом, если в течение 5 лет доля деревьев, показавших УР, превыша-

ет 25 %, порог по отношению к общему числу деревьев – событие изменения структуры полога, вызвавшее увеличение радиального прироста, было определено как «значительное» (Nowacki, Abrams; 1997; Rubino, McCarthy, 2004; Hart et al., 2008; Buchanan, Hart, 2012). Анализ УР проводился только при условии возможности получить измерения минимум с 10 деревьев. Оценка цикличности выхода деревьев в полог в виде УР проведена посредством преобразования Фурье (Халафян, 2007). Исследование проводилось путем сопоставления периодограмм и графиков спектральной плотности. Для исключения случайных флуктуаций использовано сглаживание периодограммы окном Хэмминга. Статистический анализ реализован с помощью пакета Statistica 9.0.

#### ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ

Ненарушенные широколиственно-кедровые леса Дальнего Востока – динамическая система, характеризующаяся сложным и продолжительным циклом развития и находящаяся в равновесии с окружающей средой. Им свойственна специфическая ценотическая структура, которая отражает моментальное состояние системы в ее непрерывном процессе преобразования, носящем циклический характер. Применительно к растительным системам – фитоценозам, В.В. Мазинг (1973) выделял три аспекта структуры: структура, как синоним состава (видовой состав сообщества); структура, как синоним строения (пространственная структура: ярусность и мозаичность) и структура, как синоним совокупностей связей между элементами (функциональная структура).

Под видовым составом фитоценоза понимается набор видов растений в сообществе, характеризующийся количественными показателями (численность, проективное покрытие, ценотическая активность, степень доминирования и др.). В естественных ненарушенных лесах, находящихся в стабильном равновесии, видовое разнообразие характеризуется постоянством видового состава (Remmert, 1991; White et al., 1999).

Пространственная структура лесной экосистемы подразумевает как вертикальную, так и горизонтальную структурированность. При этом основным признаком вертикальной структуры широколиственно-кедровых лесов является наличие дифференцированных ярусов. Горизонтальная структура характеризуется мозаичностью, которая может быть обусловлена как реакцией растений на неоднородность местообитаний, вызванную факторами среды, так и эндогенными причинами, в качестве которых в лесных экосистемах выступает оконная динамика древостоя – постоянное формирование новых окон, изменяющих условия освещения и инициирующих процессы возобновления. Оконная динамика древостоя, также как и воздействие абиотических факторов, приводит к формированию горизонтальной структуры леса, элементами которой являются микрогруппировки в понимании П.Д. Ярошенко (1958, 1961, 1969).

Функциональная структура естественных ненарушенных ШКЛ определяется взаимоотношениями растений с биотическими и абиотическими фактора-

ми среды. Одним из важнейших инструментов интеграции пространственно-временной организации лесных сообществ является возрастная структура древостоя, анализ которой позволяет установить основные события, определяющие современное состояние лесной экосистемы с точностью до одного года.

Под динамикой естественных широколиственно-кедровых лесов понимается процесс направленного изменения их пространственной, возрастной и функциональной структуры, общая картина которых характеризует пространственно-временную структуру сообществ.

#### 4.1. Вертикальная структура

В северных ШКЛ выражены первый древесный ярус (I), второй древесный ярус (II), в сложных лесных сообществах – третий древесный ярус (III), а также кустарниковый и травяной ярусы. Моховой ярус отсутствует или фрагментарный. Подрост деревьев в своем развитии последовательно вступает в конкурентные отношения сначала с травяным, а затем и кустарниковым ярусом, функционально являясь компонентом этих ярусов на разных этапах.

Доминантами древостоев описанных лесных сообществ являются *Pinus koraiensis* и комплекс умеренных листопадных широколиственных видов: *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica*, *Tilia amurensis*. В формировании яруса 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 (табл. 1).

Кустарниковый ярус состоит из небольших и сомкнутых куртин *Corylus mandshurica* (площадь до 20 м<sup>2</sup>) и больших, но разреженных синузид *Philadelphus tenuifolius* и *Euonymus pauciflora*. В травяном покрове выражены синузиды *Carex pallida* + *C. campylorhina*, *Leptorumohra amurensis*, *Thalictrum filamentosum* + *Leptorumohra amurensis*, *Pseudocystopteris spinulosa*, *Athyrium sinense*. Внеярусная растительность: *Actinidia kolomikta*. Моховой покров фрагментарный, представлен видами *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

#### **Постоянная пробная площадь № 1**

На пробной площади отмечены 18 видов деревьев. I ярус формируют 152 дерева 10 видов, высотой от 17 до 40 метров (табл. 2). Во II ярусе древостоя

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоя на пробных площадях

Ярус	Состав по запасу	Число живых деревьев, шт.	Средние		Сумма площадей сечений, м <sup>2</sup> /га	Запас, м <sup>3</sup>
			Н, м	Д 1,3 м		
Постоянная пробная площадь № 1						
I	5Кк1Км1Бж1Ям1Ла1Пб, ед.: Кз КжЕаДмИг	153	23	42	20	247
II	3Кк2Пб2Ла1Км1Бж1Ям, +: КжЕа Иг, ед.: КзБкСаМаБх	292	10	13	9	111
Постоянная пробная площадь № 2						
I	3Пб3Бж2Ла1Ям1Кк, +: КмБхЕа	127	23	35	14	173
II	2Пб2Бж2Кк1Км1Кж1Бк1Ла, +: Кз ЯмБх, ед.: АвОрЧмЕаИг	578	11	12	8	125
Постоянная пробная площадь № 4						
I	3Кк2Пб2Бк1Бб1Еа1Ла, +: БжДм, ед.: КзКжОлБхИк	448	18	20	7	88
II	3Кк2Пб2Бб1Бк1Еа1Ла, +: БжДм, ед.: КзКжОлЯмЧмОсИкРаСа	1473	9	11	20	258
Постоянная пробная площадь № 5						
I	3Кк2Пб2Ла1Бб1Лк1Еа, +: ЯмДм, ед.: КжБк	165	20	36	10	120
II	2Пб2Еа2Кк1Бб1Ям1Лк1Ла, +: Бж Бк, ед.: КмКзКжБхДмИг	699	10	16	21	265

**Примечание.** Здесь и далее: Ав – *Aralia elata*, Бб – *Betula platyphylla*, Бж – *Betula costata*, Бк – *Betula lanata*, Бх – *Phellodendron amurense*, Дм – *Quercus mongolica*, Еа – *Picea ajanensis*, Иг – *Ulmus laciniata*, Ик – *Salix caprea*, Кж – *Acer ukurunduense*, Кз – *Acer tegmentosum*, Кк – *Pinus koraiensis*, Км – *Acer mono*, Ла – *Tilia amurensis*, Лк – *Larix cajanderi*, Ма – *Maackia amurensis*, Ол – *Alnus hirsuta*, Ор – *Juglans mandshurica*, Ос – *Populus tremula*, Пб – *Abies nephrolepis*, Ра – *Sorbus amurensis*, Са – *Ligustrina amurensis*, Чм – *Padus maackii*, Ям – *Fraxinus mandshurica*.

отмечено 291 дерево 14 видов, высотой от 6 метров. Подрост представлен 2800 молодыми растениями 17 видов.

Участие видов в сложении ярусов не одинаково и характеризуется неравномерным распределением. Доминантом I яруса по числу деревьев является *Pinus koraiensis*. К содоминантам отнесены *Abies nephrolepis*, *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis*. Несмотря на высокую долю деревьев *Abies nephrolepis*, данный вид занимает временные позиции в структуре I яруса связи с его биологическими особенностями (продолжительность жизни вида в

Распределение деревьев на пробных площадях по ярусам, %  
(I – верхний, II – подчиненный)

Вид	Доля деревьев, %											
	ППП №1			ППП №2			ППП №4			ППП №5		
	I	II	под-рост	I	II	под-рост	I	II	под-рост	I	II	под-рост
<i>Abies nephrolepis</i>	17,8	49,3	9,1	46,9	26,5	24,6	21	26	49,4	18	43	45,2
<i>Acer mono</i>	11,8	15,5	5,4	4,9	7,3	9,4	-	-	0,6	-	1	2,3
<i>Acer tegmentosum</i>	-	5,5	12,4	-	4,1	12,2	0,3	2,5	10,2	-	0,2	7,4
<i>Acer ukuruduense</i>	-	13,4	7,3	-	14,6	3,8	-	3,4	22,5	-	2	19,1
<i>Alnus hirsuta</i>	-	-	-	-	-	-	0,3	0,7	-	-	-	-
<i>Aralia elata</i>	-	-	0,9	-	0,3	1,3	-	-	-	-	-	0,1
<i>Betula costata</i>	11,8	1,4	2,0	22,2	14,9	0,1	3,5	0,6	0,4	2,5	0,4	0,4
<i>Betula lanata</i>	0,7	-	-	-	10,5	-	14	5,5	-	5,9	1,6	0,1
<i>Betula platyphylla</i>	-	-	-	-	-	-	23	5,3	-	11	2,2	0,1
<i>Fraxinus mandshurica</i>	15,8	5,5	51,9	4,9	7,6	19,2	-	0,1	0,3	10	1,4	4,8
<i>Juglans mandshurica</i>	-	-	0,6	-	0,8	0,1	-	-	-	-	-	-
<i>Ligustrina amurensis</i>	-	0,6	0,8	-	-	0,3	-	0,1	-	-	-	1,2
<i>Larix cajanderi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,9	1,8	-
<i>Maackia amurensis</i>	-	1,0	0,4	-	2,2	0,5	-	-	0,3	-	-	0,3
<i>Padus maackii</i>	-	-	-	-	0,3	-	0,3	0,1	0,2	-	-	-
<i>Phellodendr. amurense</i>	-	1,0	0,2	3,7	3,2	0,5	-	0,1	-	0,8	-	-
<i>Picea ajanensis</i>	2,0	1,0	0,1	7,4	0,5	1,0	9,1	19	3,7	13	28	1,8
<i>Pinus koraiensis</i>	25,7	1,4	3,8	2,5	4,3	20,7	20	28	6,2	17	7,4	15,1
<i>Populus tremula</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,2	0,2	-	-	-
<i>Quercus mongolica</i>	-	0,3	-	-	-	0,1	2,4	0,5	0,8	1,7	1	0,6
<i>Rhamnus davurica</i>	-	-	-	-	-	0,1	-	-	-	-	-	-
<i>Salix caprea</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-	-	-	-
<i>Sorbus amurensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	0,1
<i>Tilia amurensis</i>	13,2	3,1	0,6	7,4	2,4	1,7	5,6	6,5	5,1	15	10	1,7
<i>Ulmus laciniata</i>	1,3	0,7	4,5	-	0,5	4,6	0,1	-	-	-	0,2	-
Общее число, шт.	152	291	2800	81	370	2283	287	943	3750	119	503	4041
Высота (min), м	17,1	6,1	0,1	19,1	6,1	0,1	16,1	6,1	0,1	17,1	6,1	0,1
Высота (max), м	40	17	6	36	19	6	27	16	6	40	17	6

среднем достигает 120–130 лет (Колесников, 1956, наши наблюдения); средняя высота деревьев – 19 м, максимальная – 21 м; вид является типичным представителем деревьев второго порядка). *Abies nephrolepis* занимает доминирующее положение во II ярусе (49,3 %). Во II ярусе древостоя, наряду с видами, занимающими данную нишу в связи с их биологическими особенностями, присут-

ствуют и временные компоненты яруса, ожидающие благоприятных условий для продолжения роста и вхождения в I ярус. В процессе онтогенеза породы из господствующего полога могут временно находиться в нижних пологах (Кудинов, 2007). На ППП №1 в составе II яруса присутствуют молодые деревья *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica*, *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis*.

#### **Постоянная пробная площадь № 2**

На пробной площади отмечено 18 видов деревьев. I ярус сформирован 81 деревом 8 видов, высотой от 19 до 36 метров (табл. 2). Во II ярусе древостоя отмечено 370 деревьев 16 видов, высотой от 6 метров. К подросту отнесены 2283 молодых деревьев 17 видов.

Наиболее массовым по числу деревьев в I ярусе является *Abies nephrolepis* (46,9 %). Данный вид широко представлен в составе полога, однако его средние высоты в I ярусе не превышают 22 м, что ниже, чем средние высоты деревьев первой величины, и средние значения для всего яруса данного фитоценоза. Поэтому к доминантам I яруса была отнесена *Betula costata*, доля деревьев которой существенно выше остальных пород. Отмечены значимые показатели численности у *Picea ajanensis* и *Tilia amurensis* (по 7,4 %).

Самой массовой породой подчиненного яруса по числу деревьев является *Abies nephrolepis*. Поскольку доля подроста этого вида – наибольшая среди других пород, высока вероятность значительной доли участия *Abies nephrolepis* в сложении древостоя в будущем. Содоминантами II яруса являются *Acer ukurunduense* и *Betula costata* – порода первой величины. Обильны *Acer mono*, *Betula lanata* и *Fraxinus mandshurica*.

#### **Постоянная пробная площадь № 4**

На пробной площади отмечен 21 вид деревьев. I ярус древостоя сформирован 287 деревьями 12 видов, высотой от 16 до 27 метров (табл. 2). Во II ярусе древостоя отмечено 943 дерева 18 видов, высотой от 6 метров. К подросту отнесены 3750 молодых деревьев 15 видов.

Данные о распределении деревьев по категориям высот, наличие большого числа сухостоя *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* среднего и

большого диаметра, а также значительное участие в составе древостоя *Betula lanata* и *Betula platyphylla* указывают на массовое выпадение деревьев I яруса несколько десятилетий назад. Средняя высота деревьев верхнего яруса – 18 метров, в связи с чем в сообществе наблюдается конкуренция между наиболее массовыми видами *Pinus koraiensis* и *Betula platyphylla*. К содоминантам были отнесены *Betula lanata* и *Picea ajanensis* – породы первой величины.

Невысокая доля подроста и деревьев II яруса *Picea ajanensis* свидетельствует о дальнейшем снижении участия вида в составе полога.

*Tilia amurensis* по числу деревьев в данном фитоценозе относится к сопутствующим видам. Несмотря на то, что липа является породой первой величины, количественная представленность исключает возможность данного вида занять доминирующее положение ближайшие несколько десятилетий.

Незначительная доля деревьев *Betula costata* во всех ярусах не превышает 4 %. Поэтому данный вид ближайшие несколько десятилетий не будет выполнять роль эдификатора сообщества.

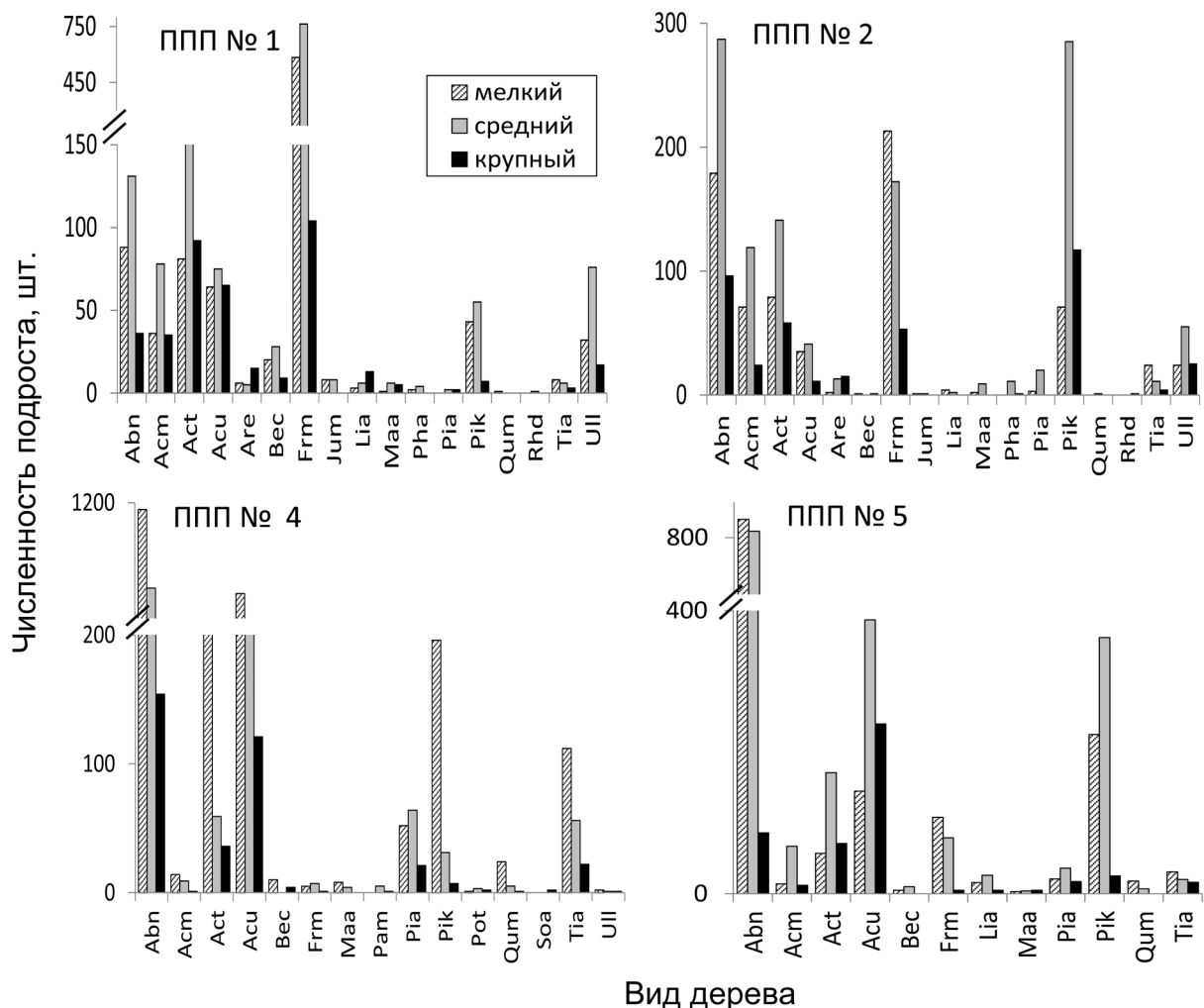
### **Постоянная пробная площадь № 5**

На пробной площади отмечено 19 видов деревьев. К I ярусу древостоя относятся 119 деревьев 11 видов, высотой от 17 до 29 метров (табл. 2). Во II ярусе древостоя отмечено 503 дерева 14 видов, высотой от 6 метров. К подросту отнесены 4041 молодых деревьев 16 видов.

Участие видов в сложении ярусов характеризуется неравномерным распределением. Доминантами I яруса являются *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis*, *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*. Во II ярусе и в подросте *Abies nephrolepis* также занимает абсолютно господствующее положение.

Распределение подроста по группам высот позволило оценить успешность возобновления ключевых видов и выявить вероятностные сценарии изменения состава древостоя в ходе естественной динамики.

Наибольшая доля подроста (58 %) на ППП № 1 приходится на мелкие (до 50 см) деревья *Fraxinus mandshurica* (рис. 4), что связано с высокой долей генеративных деревьев в составе I яруса, а также с высокой продукцией семян данного вида. На момент исследования, мелкий и средний подрост ясеня (до 150 см) наряду с *Acer mono* занимает исключительное (среди подроста) поло-



**Рис. 4.** Распределение численности подроста древесных видов по категориям высот на пробных площадях. Виды деревьев (здесь и далее): Abn – *Abies nephrolepis*, Acm – *Acer mono*, Act – *Acer tegmentosum*, Acu – *Acer ukurunduense*, Alh – *Alnus hirsuta*, Are – *Aralia elata*, Bec – *Betula costata*, Bel – *Betula lanata*, Bepl – *Betula platyphylla*, Frm – *Fraxinus mandshurica*, Jum – *Juglans mandshurica*, Lad – *Larix cajanderi*, Lia – *Ligustrina amurensis*, Maa – *Maackia amurensis*, Pam – *Padus maackii*, Pha – *Phellodendron amurense*, Pia – *Picea ajanensis*, Pik – *Pinus koraiensis*, Pot – *Populus tremula*, Qum – *Quercus mongolica*, Rhd – *Rhamnus davurica*, Sac – *Salix caprea*, Soa – *Sorbus amurensis*, Tia – *Tilia amurensis*, Ull – *Ulmus laciniata*.

жение под пологом *Pinus koraiensis*. Вероятно, в случае выпадения последних в ближайшее время, зарастание новообразованных СО будет происходить за счёт подроста данных видов, наряду с *Abies nephrolepis* из подчиненного яруса древостоя, произрастающей повсеместно.

Низкая доля подроста и взрослых деревьев *Picea ajanensis*, единственного конкурента *Pinus koraiensis* среди хвойных пород, исключает возможность значимого участия данного вида в составе полога ближайšie 100–150 лет – (минимальный возраст породы в I ярусе древостоя, по Манько, 1967).

На ППП № 2 высокая доля подроста *Pinus koraiensis* незначительно уступает *Abies nephrolepis*, несмотря на низкую долю виргинильных и генеративных деревьев в пологе. Большая часть подроста *Pinus koraiensis* на момент исследования произрастала на стадии среднего и крупного подроста (рис. 4). Поскольку крупные деревья из-за их малого числа (2 дерева) не способны обеспечить массовое возобновление, велика вероятность высокой степени доминирования деревьев этого вида в составе полога в прошлом (табл. 2).

Высокая доля имматурных и виргинильных деревьев *Fraxinus mandshurica* указывает на возможность увеличения степени доминирования вида в составе полога при благоприятных экологических условиях.

Несмотря на высокую долю деревьев *Betula costata* в I и II ярусах, подрост данного вида практически отсутствует (представлен всего 2 молодыми деревьями). В данном фитоценозе сложились неблагоприятные условия для возобновления этой породы, состояние подроста которой признано неудовлетворительным.

Низкая продолжительность жизненного цикла, незначительная доля имматурных и виргинильных деревьев *Betula platyphylla* свидетельствует о последующем снижении степени доминирования вида в пользу *Pinus koraiensis*, имеющего значительную долю подроста и деревьев малого диаметра.

На ППП № 4 высокая доля среднего и крупного подроста *Abies nephrolepis*, а также большое число деревьев I и II ярусов свидетельствует о дальнейшем усилении фитоценологических позиций вида. В отличие от ППП № 1 и ППП № 2 в данном сообществе *Acer ukurunduense* численно преобладает над *A. tegmentosum* как на стадии подроста, так и в составе II яруса древостоя.

Характер распределения подроста *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* по группам высот указывает на благоприятные условия для участия данных видов в составе сообщества в дальнейшем, чему будет способствовать также значительное участие кедра и липы в составе верхних ярусов древостоя.

Низкая доля мелкого подроста *Picea ajanensis* и значительная доля деревьев в составе полога вероятно указывает на неблагоприятные условия возобновления на момент исследования.

Степень доминирования *Pinus koraiensis* во II ярусе древостоя на ППП № 5-ниже, чем в I (табл. 2). Количественное участие кедра в формировании

подчиненного яруса позволяет отнести его лишь к сопутствующим видам. Однако высока вероятность увеличения показателя участия во II ярусе за счет увеличения ростовых показателей среднего на момент исследования подроста – наиболее массовой категории высот третьего яруса.

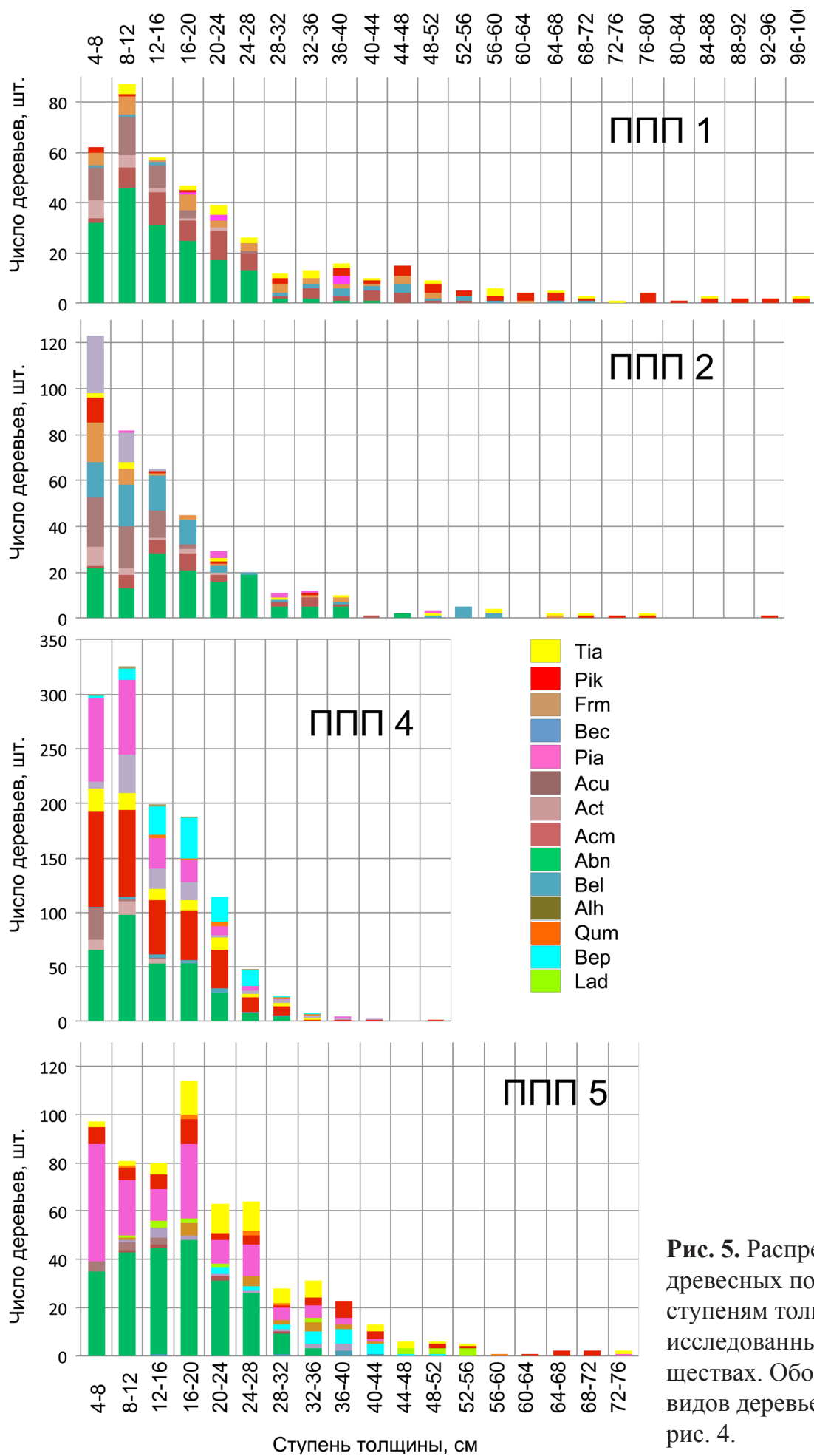
Отсутствие подроста *Betula lanata*, *B. platyphylla* и *Larix cajanderi* (рис. 4) наряду с низкой долей деревьев подчиненного яруса и широким присутствием в верхнем ярусе древостоя (табл. 2) позволяет индцировать образование крупного СО около 120–130 лет назад в сообществе на ППП № 4 и указывает на снижение участия данных видов в составе сообщества в ближайшие несколько десятилетий после выпадения крупных деревьев данных видов.

Ряды распределения деревьев по диаметру характеризуют процессы роста и дифференцировки древостоя и позволяют объяснить возникновение разных совокупностей деревьев в сообществе (Василенко, 2008).

Характер распределения *Pinus koraiensis* по диаметру на ППП № 1: низкая доля деревьев с диаметрами 4–28 см и 68–76 см, а также полное отсутствие деревьев в ряде ступеней толщины (рис. 5) свидетельствует о периодическом прекращении возобновления этих пород в прошлом. Учитывая факт низкой доли подроста *P. koraiensis* (рис. 4) и невысокую долю деревьев малого диаметра (табл. 2), велика вероятность снижения степени доминирования этого вида в составе полога, на ППП № 1, что сопоставимо со схемой возрастного развития кедровников Б.А. Ивашкевича (1029, 1933) и Б.П. Колесникова (1956), согласно которой на определенном возрастном этапе кедр выпадает из древостоя и наступает фаза преобладания лиственных пород.

Большинство деревьев *Betula costata* в распределении сконцентрировано в ступенях толщины 28–56 см. Невысокая доля деревьев меньшего диаметра свидетельствует о дальнейшем снижении степени доминирования этого вида в составе полога.

Несмотря на относительно равномерное распределение *Tilia amurensis* по ступеням толщины (рис. 5) и высокую долю генеративных деревьев, в подросте нами было встречено всего 17 особей (0,6 %) (табл. 2). Учитывая высокую долю генеративных деревьев, можно говорить об изменении локальных экологических условий, исключающих успешное возобновление данного вида.



**Рис. 5.** Распределение древесных пород по ступеням толщины в исследованных сообществах. Обозначение видов деревьев как на рис. 4.

Равномерное распределение *Fraxinus mandshurica* по ступеням толщины, высокая доля деревьев средних диаметров, большая численность подроста, а также биологические особенности указывают на то, что данный вид в дальнейшем способен составить конкуренцию *Pinus koraiensis* в верхнем пологе, при снижении степени доминирования последнего. Несмотря на высокую требовательность ясеня к влажности почв (Любарский и др., 1961), высокая доля подроста указывает на благоприятные эколого-фитоценотические условия для успешного произрастания *Fraxinus mandshurica* в данном фитоценозе повсеместно.

Снижение доли деревьев *Abies nephrolepis* в 4-см ступени толщины (рис. 5) указывает на выпадение деревьев малого диаметра из состава древостоя, хотя равномерное распределение по ступеням толщины, вплоть до 40-сантиметровой, а также массовая доля подроста указывает на то, что пихта на момент исследования является наиболее успешным среди деревьев второй величины.

Содоминантом II яруса является *Acer mono*. Характер распределения деревьев по диаметру указывает на устойчивое участие данного вида в формировании сообщества.

Промежуточное положение (между кустарниковым и II ярусом древостоя) занимают виды третьей величины: *Acer tegmentosum* и *Acer ukurunduense*. В силу своих биологических особенностей, эти виды не способны заполнить всю глубину яруса. *Acer ukurunduense* относится к светолюбивым видам; средняя продолжительность его жизненного цикла ниже, чем у теневыносливого *Acer tegmentosum* (Коркешко, 1952; Кудинов, 1994; наши наблюдения); произрастает он преимущественно в окнах. Поэтому, несмотря на большую долю подроста *Acer ukurunduense*, по сравнению с *Acer tegmentosum*, последний преобладает во II ярусе древостоя. Учитывая высокую сомкнутость полога, увеличение доли *Acer ukurunduense* в составе II яруса возможно лишь при увеличении числа и площади СО в результате выпадения деревьев первой величины.

Высокая доля старовозрастных деревьев *Abies nephrolepis* и *Pinus koraiensis*, относящихся к слабоустойчивым по отношению к огню (Корякин, 2007), указывает на отсутствие пожаров в историческом прошлом фитоценоза. График распределения видов по ступеням толщины показывает наличие на проб-

ной площади деревьев малого диаметра.

На ППП № 2, отсутствие деревьев *Pinus koraiensis* в ряде ступеней толщины (4, 16, 24–28, 36–64 см) говорит о существовании периодов снижения возобновления вида (аналогично ППП № 1). Наибольшая доля древостоя приходится на 4-см ступень толщины, что, учитывая высокую долю среднего и крупного подроста, указывает на возможное увеличение участия вида в пологе.

Анализ распределения *Tilia amurensis* по ступеням толщины (рис. 5) показал низкую долю деревьев малого и среднего диаметров. Доля подроста вида незначительна (рис. 4). В составе I яруса *Tilia amurensis* в сообществе на ППП № 2 занимает подчиненное положение (табл. 2). В целом данные указывают на снижение доли участия в составе полога в ближайшее время.

Несмотря на присутствие генеративных деревьев *Picea ajanensis* в составе полога, доля подроста невелика (23 дерева). Практически отсутствуют деревья малого диаметра (4–16 см). В данном фитоценозе вид представлен деревьями с диаметрами 20–32 см. При их выпадении в результате естественного старения, *Picea ajanensis* минимум несколько десятилетий не будет принимать значительного участия в сложении полога.

Низкая доля подроста и деревьев *Betula costata* среднего и большого диаметра, а также большое число особей малого диаметра и ступеней толщины 48–56 см, свидетельствует о фрагментарном характере возобновления вида.

Выявлен неравномерный характер распределения *Abies nephrolepis* по диаметру. Отклонения от классической кривой (снижение численности при увеличении диаметра) указывает на выпадение деревьев малого диаметра (толщиной 4–8 см). Распределение доли подроста по категориям высот (рис. 4) показало наибольшую концентрацию на стадии среднего подроста (0,5–1,5 м), что также не согласуется с классическими представлениями о постепенном снижении доли подроста при увеличении его высоты. Возрастная структура среднего подроста более неоднородна, чем мелкого. С одной стороны к нему относятся молодые растения, получившие возможность усиленного роста в связи с локальным улучшением условий, с другой – сильно угнетенные экземпляры значительно более старшего возраста (Манько, 1967). Доля крупного подроста почти в 2 раза ниже доли мелкого подроста (в отличие от *Pinus*

*koraiensis*, у которого высокий подрост преобладает над низким). По нашему мнению эти данные указывают на то, что комплекс экологических факторов, действующих в данном фитоценозе на момент исследования не способствует успешному произрастанию молодых и угнетенных деревьев *Abies nephrolepis*.

Среди видов второй величины, способных в дальнейшем составить конкуренцию *Abies nephrolepis*, наиболее успешным признан *Acer mono* (по численности и представленности особей с диаметрами 4–44 см; по количеству и распределению по категориям высот подроста).

Распределение *Acer tegmentosum* и *Acer ukurunduense* на ППП № 2 характеризуется закономерностями, выявленными на ППП № 1.

На ППП № 4 анализ распределения деревьев по ступеням толщины позволил выявить низкое участие особей большого диаметра (рис. 5). Распределение численности по ярусам и отсутствие деревьев большого диаметра указывает на то, что ряд видов находится на стадии повышения фитоценотической значимости. Среди этих видов также присутствует *Pinus koraiensis* – главный эдификатор широколиственно-кедровых лесов. Отсутствие подроста и низкая доля деревьев в 4-см ступени толщины не позволяет отнести ценопопуляцию *Betula lanata* к регрессивной, поскольку высокая доля деревьев малого и среднего диаметром указывает на то, что вид будет ещё некоторое время принимать значимое участие в составе полога.

В целом, численность деревьев всех ярусов и распределение по диаметру указывает на то, что данный фитоценоз находится на стадии активной дифференцировки деревьев первой величины в подчиненном ярусе древостоя.

На ППП № 5 большая часть деревьев *Pinus koraiensis* имеют диаметры 4–20 см (рис. 5) и высоты в среднем 10 м, что по Б.П. Колесникову (1956) соответствует стадии наибольшего прироста *Pinus koraiensis* в высоту. В ходе естественной динамики в ближайшие несколько десятилетий вышеуказанные деревья кедра выйдут в I ярус, увеличив степень доминирования ныне произрастающих деревьев господствующего полога.

Несмотря на высокую долю деревьев *Tilia amurensis* в виргинильной и генеративной стадии, низкая доля подроста указывает на дальнейшее снижение степени доминирования в составе полога.

Кривая распределения *Picea ajanensis* по диаметру близка к классической: постепенное снижение числа деревьев при увеличении диаметра (рис. 5). Высокая степень доминирования во II ярусе (табл. 2), а также максимальные показатели высоты, характерные для данного вида (Манько, 1967), указывают на дальнейшее увеличение участия ели в составе полога. *Picea ajanensis* является основным конкурентом *Pinus koraiensis* в I ярусе. Однако, комплекс экологических факторов, действующих последние минимум 50–60 лет (средний возраст крупного подроста, Манько, 1967) не способствовал выходу в состав полога подроста *Picea ajanensis*, доля которого не превышает 2 %.

К сопутствующим видам I яруса относятся *Fraxinus mandshurica* и *Betula platyphylla*. Отсутствие подроста и деревьев малого и среднего диаметра *Betula platyphylla* позволило отнести ценопопуляцию вида к регрессивным.

Почти полное отсутствие деревьев *Fraxinus mandshurica* диаметром 4–16 см свидетельствует о последующем снижении участия вида в I ярусе. Доля подроста ясеня – довольно низкая (4,8 % от всего яруса). В целом вид характеризуется как «стабильно сопутствующий».

Высокая доля *Acer tegmentosum*, *Acer ukurunduense* и *Abies nephrolepis* в третьем ярусе усиливают действие конкурентного фактора.

Кривые распределения подроста *Abies nephrolepis* по категориям высот (рис. 4) и древостоя по диаметру (рис. 5), близки к классическим. Ближайшие несколько десятилетий пихта не утратит своих доминирующих позиций и будет играть значительную роль в сложении древостоя и фитоценоза в целом.

### **Общие закономерности сложения вертикальной структуры**

В результате анализа выявлено неодинаковое участие видов как в сложении фитоценоза в целом, так и в формировании каждого яруса древостоя. Однако ключевые виды в исследованных сообществах принимают участие в сложении всех ярусов. Сильно варьирующие высотные пределы подчиненных ярусов древостоя (от 6 до 16–19 метров), высокое видовое разнообразие, совместное участие деревьев первой и второй величины (Корчагин, 1956) 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.

Несмотря на высокую долю ряда видов в пологе, их подрост не всегда характеризуется высокой численностью по сравнению с другими видами яруса (например, *Betula costata* на ППП № 2, *Picea ajanensis* на ППП № 5, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* на ППП № 1 и др.); однако выявлена и обратная закономерность распределения: малое участие видов в верхних ярусах древостоя и высокая доля подроста (*Fraxinus mandshurica* и *Pinus koraiensis* на ППП № 2, *Ulmus laciniata* на ППП № 1 и ППП № 2) (табл. 2).

Высокая доля деревьев определенного вида в верхнем ярусе не является основным 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 полное доминирование одновременно во всех ярусах главного эдификатора – *Pinus koraiensis*. Также отмечено почти полное отсутствие *P. koraiensis* в нескольких ступенях толщины подряд. Схожие закономерности выявлены и для других ключевых видов.

#### 4.2. Горизонтальная структура

Доминантами древостоя описанных лесных сообществ являются *Pinus koraiensis* и комплекс умеренных листопадных широколиственных и мелколиственных видов: *Tilia amurensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Betula costata*. В формировании верхнего яруса 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 естествен-

ной динамики, темнохвойные виды, наряду с лиственными породами первой величины, повсеместно занимают свободное пространство, и затем выходят в верхний ярус. Однако *Abies nephrolepis*, занимающая межъярусное положение, несмотря на большое обилие, характеризуется невысокой продолжительностью жизни и значительным отпадом.

Основным свойством горизонтальной структуры является мозаичность, обусловленная гетерогенностью эдафотопы, локальными нарушениями целостности древостоя различным характером взаимодействия растений и др. Мозаичность фитоценоза выражается в наличии микрогруппировок. В связи с эдификаторной ролью древесных пород при изучении мозаичности лесов особенно важно установить характер размещения по площади деревьев, подроста и подлеска (Маслов, 1990).

Сомкнутость крон на ППП № 1 – 80 % (рис. 6). Наибольшая (29 %) сомкнутость крон у *Pinus koraiensis*, доминанта I яруса по числу деревьев.

*Abies nephrolepis* в I ярусе на ППП № 1 имеет наибольшую долю деревьев после *Pinus koraiensis* (табл. 2) и является абсолютным доминантом II яруса (49,3 %), однако общее проективное покрытие вида составляет всего 28 %, (рис. 6). Среди остальных пород, кроны которых слагают полог, наибольшие показатели проективного покрытия у *Acer mono* (22.2 %), *Betula costata* (16.5 %), *Fraxinus mandshurica* (12.6 %) и *Tilia amurensis* (15.8 %).

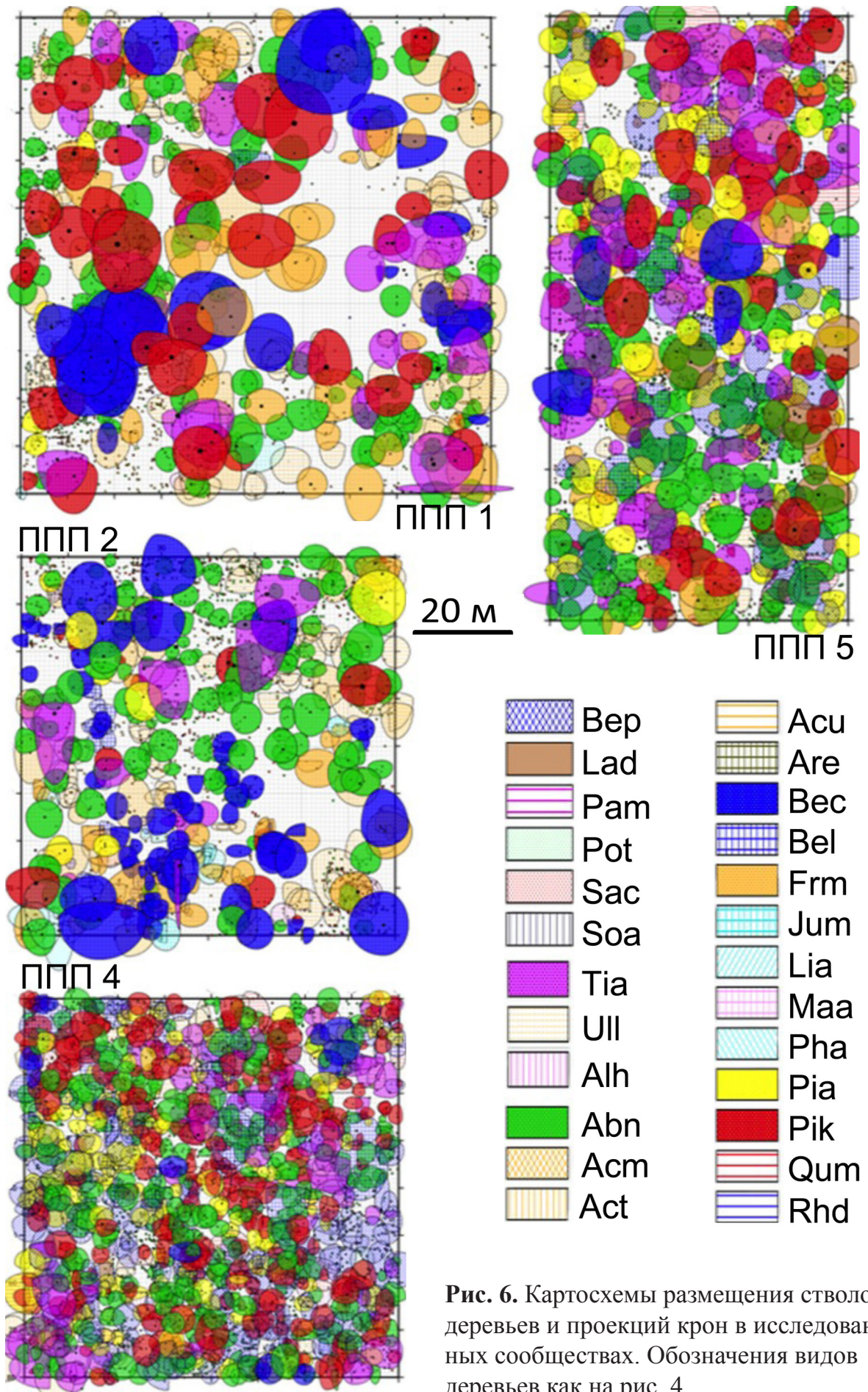
Сомкнутость крон I яруса – 58 %. Наибольшее проективное покрытие крон у *Pinus koraiensis* (23 %). Кроме кедра, полог верхнего яруса образован кронами *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis* (рис. 7).

Сомкнутость крон II яруса – 36 %. Основная доля от общего проективного покрытия приходится на кроны наиболее массовых видов: *Acer mono*, *Abies nephrolepis* и *Acer ukurunduense*.

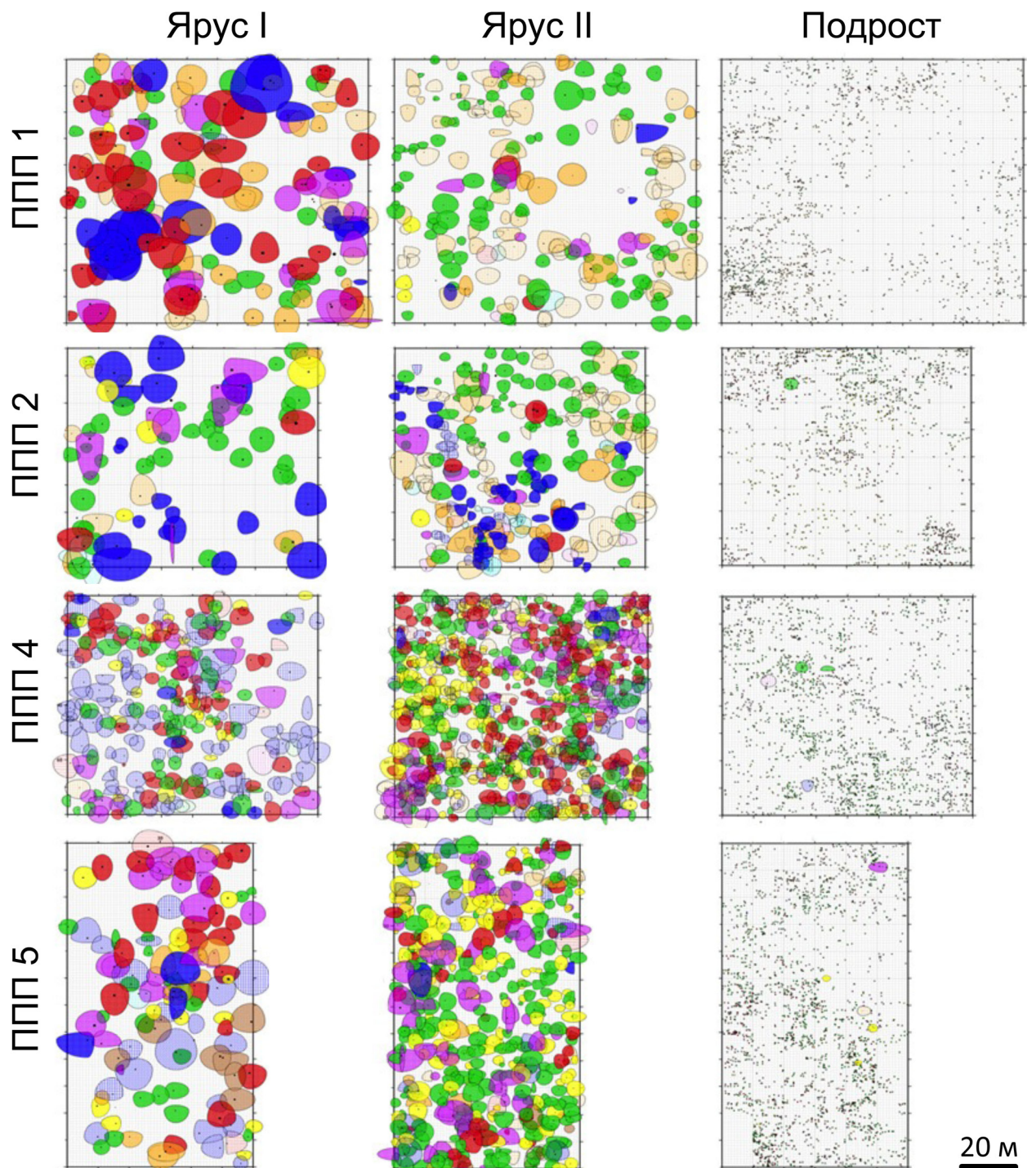
Общее распределение видов деревьев в I и II ярусах древостоя и их подроста имеет неравномерный характер.

На ППП № 2 общая сомкнутость крон – 84 % (рис. 7). Максимальное проективное покрытие у *Betula costata* и *Abies nephrolepis* – наиболее массовых видов I яруса.

Сомкнутость крон I яруса – 31 %. Несмотря на то, что доля деревьев *Abies*



**Рис. 6.** Картограммы размещения стволов деревьев и проекций крон в исследованных сообществах. Обозначения видов деревьев как на рис. 4.



**Рис. 7.** Размещение стволов деревьев и проекций крон первого, второго яруса древостоя и подроста в исследованных сообществах (обозначения видов деревьев как на рис. 6).

*nephrolepis* превышает таковую у *Betula costata* (более чем в 2 раза), в распределении сомкнутости крон этих видов наблюдается обратная закономерность.

Сомкнутость крон *Tilia amurensis* выше, чем у *Picea ajanensis*, несмотря на одинаковую долю деревьев этих видов.

В отличие от ППП № 1, на данной пробной площади сомкнутость крон II яруса выше, чем I и составляет 43 %. Во II ярусе древостоя разброс по площадям крон видов ниже, чем в I, как следствие – наибольшая сомкнутость крон во II ярусе наблюдается у массовых по числу деревьев видов.

Анализ диаметров крон показал, что:

- в I ярусе древостоя у *Betula costata* большая часть крон со средним и крупным диаметром, во II – средним и малым. Данные указывают, что данный вид имеет тенденцию к увеличению размаха кроны произрастая во II ярусе древостоя, а максимальных значений этого показателя вид способен достигнуть по выходу в I ярус древостоя;

- у *Abies nephrolepis* как в I, так и во II ярусах древостоя присутствуют деревья с большим, средним и маленьким диаметром крон, однако доля деревьев с крупными кронами в I ярусе – выше. Данные указывают на то, что одни деревья пихты увеличили размах кроны, произрастая во II ярусе, другие, имея средний диаметр кроны, достигают верхнего полога, после чего их крона увеличивается в размере.

Выявлен неравномерный характер общего распределения видов деревьев в 1 и 2 ярусах древостоя и их подроста.

Общая сомкнутость крон на ППП № 4 – 95 % (рис. 7). Наибольшее проективное покрытие у крон *Pinus koraiensis* (около 50 %). Ниже показатели у *Betula platyphylla*, *Picea ajanensis*, *Betula lanata*, *Abies nephrolepis* и *Tilia amurensis*. Все перечисленные виды преобладают в древостое по числу деревьев, за исключением *Tilia amurensis*, у которой доля деревьев как в I, так и во II ярусах древостоя не превышает 6 % (от всех деревьев яруса).

Сомкнутость крон I яруса древостоя – 75 %. Несмотря на то, что наибольшая доля деревьев представлена видами *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* и *Betula platyphylla*, проективное покрытие последнего вида выше.

Сомкнутость крон II полога – 88 %. Наибольшее проективное покрытие у видов – доминантов яруса.

Разброс по площади крон индивидуальных деревьев в I и II ярусах древостоя показал, что:

- у *Abies nephrolepis* как в I ярусе древостоя, так и во II присутствуют деревья

с широкой средней и узкой кроной. Данные указывают на то, что некоторые особи пихты увеличивают размах кроны после достижения верхнего полога, в то время как другие деревья этого вида достигают больших размеров диаметра кроны, произрастая во II ярусе;

- у *Pinus koraiensis* в I ярусе древостоя, в основном присутствуют деревья со средним и малым диаметром кроны. Доля деревьев с широкой кроной незначительна. Общее распределение видов в 1 и 2 ярусах древостоя и их подроста имеет неравномерный характер.

Общая сомкнутость крон на ППП № 5 – 94 % (рис. 6). Наибольшее проективное покрытие у *Abies nephrolepis* (42 %). В данном фитоценозе величина сомкнутости крон коррелирует с показателем численности видов.

Сомкнутость крон I яруса – 75 %. Наибольшими показателями проективного покрытия характеризуются кроны *Tilia amurensis*, *Pinus koraiensis* и *Betula platyphylla*. Сомкнутость *Abies nephrolepis*, самого массового в I ярусе вида, ниже вышеперечисленных пород.

Сомкнутость I яруса выше, чем I – 86 %. Обнаружена связь между численностью вида в ярусе (табл. 2) и величиной сомкнутости его крон (рис. 7) у всех пород, кроме *Tilia amurensis* и *Picea ajanensis*: численность последнего почти в три раза выше, однако величина проективного покрытия этих видов – практически одинакова.

Общее распределение видов в 1 и 2 ярусах древостоя и их подроста имеет неравномерный характер.

Анализ пространственной структуры позволил выделить 125 микрогруппировок, классифицированных в 6 типов по признаку сходства ярусов (табл. 3). Название типа микрогруппировок в дальнейшем нами было максимально сокращено, поскольку:

- 1) автором термина «микрогруппировка» (Ярошенко, 1958, 1969) не определено обязательное использование в названии микрогруппировок доминантов ярусов, как и нет общепринятого метода классификации микрогруппировок;
- 2) громоздкость названия типа микрогруппировки в случае перечисления всех доминант всех ярусов всех микрогруппировок, составляющих данный тип микрогруппировки;

## Характеристика типов микрогруппировок

Тип микрогруппировки	Доминанты I яруса	Доминанты подчиненных ярусов древостоя	Доминанты кустарникового яруса
Темнохвойная	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Picea ajanensis</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Picea ajanensis</i>	–
Широколиственно-кедровая	<i>Betula costata</i> , <i>B. lanata</i> , <i>Tilia amurensis</i> , <i>Pinus koraiensis</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Acer mono</i> , <i>A. tegmentosum</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Tilia amurensis</i>	<i>Actinidia kolomikta</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Eleutherococcus senticosus</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i>
Кедровая	<i>Pinus koraiensis</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Acer mono</i>	–
Ясенево-кедровая	<i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>Pinus koraiensis</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Pinus koraiensis</i>	–
Широколиственно-хвойная	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Betula costata</i> , <i>Picea ajanensis</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Acer mono</i> , <i>A. tegmentosum</i> , <i>Picea ajanensis</i>	<i>Acer ukurunduense</i> , <i>Actinidia kolomikta</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Eleutherococcus senticosus</i> , <i>Euonymus pauciflora</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i>
Широколиственная	<i>Betula costata</i> , <i>B. lanata</i> , <i>B. platyphylla</i> , <i>Tilia amurensis</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Acer tegmentosum</i> , <i>Picea ajanensis</i> , <i>Pinus koraiensis</i>	<i>Actinidia kolomikta</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Eleutherococcus senticosus</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i>

3) отражение в названии доминантов полога обусловлено наибольшей средообразующей ролью верхних ярусов древостоя.

Выделено 119 СО, размер которых коррелирует со степенью осветления полога (Weiskittel et al., 2003). При изучении динамики еловых лесов северо-запада России в связи с образованием окон М.Ю. Пукинская (2007) выделяет 3 размерные группы окон (малые – до 0,01 га; средние – 0,05–0,15 га и большие – от 0,3 га), указывая на образования малых окон вследствие выпадения 1–2 деревьев 1 яруса. Согласно автору, окна средних размеров образуются в результате выпадения группы деревьев, сопоставимой с высотой верхнего яруса древостоя. Поскольку широколиственно-кедровые леса характеризуются высокой сомкнутостью древостоя, а также широкой кроной таких лесообразующих пород как *Pinus koraiensis*, *Betula costata* и др., естественное выпадение даже одного дерева верхнего полога может привести к значительным измене-

ниям структуры полога, вследствие выпадения других деревьев, оказавшихся под влиянием вывала.

В исследованных сообществах СО, образованные в результате выпадения групп из 2-х и более деревьев (но не более 0,3 га площадью) определялись как средние. Поскольку широколиственно-кедровые леса являются динамической системой, СО, выявленные в данных сообществах, находятся на различных стадиях зарастания, при этом часть старых окон среднего размера на момент исследования только по показателю площади необходимо было отнести к малым. Для ликвидации данного эффекта был использован метод датировки СО, используя данные по изменению ширины годичных колец пограничных деревьев, кроны которых формируют СО. Максимальный отмеченный размер окна в исследованных сообществах – 443 м<sup>2</sup>, средний – менее 100 м<sup>2</sup>. Большинство окон было образовано в результате выпадения 1–2 деревьев верхнего полога. Некоторые СО средних размеров были разновозрастными и образовались в результате выпадения в разное время нескольких рядом стоящих деревьев и последующего смыкания соседних окон.

Заращение СО происходит за счет нескольких составляющих: бокового разрастания крон деревьев, окружающих окно; роста в высоту деревьев нижних ярусов, существовавших до образования окна; появления и разрастания подроста после образования окна (Восточноевропейские..., 1994).

### ***Общие закономерности сложения горизонтальной структуры***

В результате анализа выявлена высокая гетерогенность и мозаичный характер распределения всех ярусов. Однако все выявленные типы микрогруппировок присутствуют в каждом сообществе; несмотря на их неодинаковое соотношение, закономерности возобновления подроста проанализированных видов одинаковы во всех сообществах.

Выявлено, что в сообществах с высокой плотностью древостоя (ППП № 4) диаметры крон деревьев существенно ниже, чем в других, как в подчиненном, так и в относительно разреженном верхнем ярусе (рис. 7), что указывает на произрастание деревьев в условиях высокой конкуренции. Вероятно, что ход естественной динамики будет идти в направлении разреживания II яруса

древостоя как за счет выпадения *Abies nephrolepis*, характеризующейся большой долей деревьев генеративной стадии, так и выхода в верхний ярус *Pinus koraiensis* и *Picea ajanensis*.

### 4.3. Возрастная структура

Исследование возрастной структуры и восстановление истории развития древостоя производилось на 2 постоянных пробных площадях (ППП № 1 и ППП № 5), общим размером 1.72 га. В ходе статистической обработки для ППП № 1 учтены 7 видов деревьев (162 зерна), а для ППП № 5 – 9 видов деревьев (168 зернов). Для анализа дополнительно проанализированы зерна, отобранные с 62 деревьев *Pinus koraiensis*, произрастающих в относительной близости.

Выявлен абсолютно разновозрастный характер древостоя (табл. 4). Распределение деревьев по классам возраста показывает низкую долю деревьев старше 160 лет на ППП № 5. На пробной площади присутствует большое количество сухостоя *Abies nephrolepis* (96 шт.) и *Picea ajanensis* (85 шт.), диаметр которых соответствует возрасту 80–120 лет. Учитывая высокую сохранность этих деревьев, установлено, что большинство из них умерло в течение 20 последних лет (1990–2007 гг.). При удовлетворительном жизненном состоянии этих деревьев при закладке площади в 2002 году, в 2007 году зафиксирована гибель их большей части.

Проанализирована связь между диаметром, высотой и возрастом деревьев. Сила связи оценена с помощью шкалы Чеддока (табл. 5). В качестве минимального порога умеренной взаимосвязи параметров выбран коэффициент корреляции выше 0,3 на уровне значимости  $P > 0,05$ .

Зависимость высоты от возраста у генеративных особей выявлена только для *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis*; зависимость диаметра от возраста – для *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* (табл. 6). Для оставшихся четырех видов статистически достоверной взаимосвязи диаметра, высоты и возраста не выявлено, в том числе и *Abies nephrolepis* (треть проанализированных деревьев).

Таким образом, диаметр и высота *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis* вышедших в полог, линейно увеличиваются с возрастом; диаметр *Tilia amurensis*

Возрастная структура древостоя на исследованных сообществах

Вид	Возраст, лет								Итого, %
	40- 80	81- 120	121- 160	161- 200	201- 240	241- 280	281- 320	321- 360	
ППП № 1									
<i>Abies nephrolepis</i>	19	12	-	-	-	-	-	-	31
<i>Acer mono</i>	1	6	4	2	1	-	-	-	13
<i>Betula costata</i>	1	3	2	1	1	-	-	-	8
<i>Fraxinus mandshurica</i>	5	5	1	1	1	-	-	-	12
<i>Picea ajanensis</i>	-	1	2	1	-	-	-	-	4
<i>Pinus koraiensis</i>	-	6	4	4	4	3	2	-	24
<i>Tilia amurensis</i>	-	4	2	-	-	-	1	-	7
Всего, %	25	36	17	9	6	3	4	-	100
ППП № 5									
<i>Abies nephrolepis</i>	15	15	4	-	-	-	-	-	35
<i>Acer mono</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Betula costata</i>	-	1	1	-	-	-	-	-	2
<i>Betula platyphylla</i>	-	7	-	-	1	-	-	-	8
<i>Fraxinus mandshurica</i>	-	1	3	1	1	-	-	-	6
<i>Picea ajanensis</i>	4	15	-	-	1	-	-	-	21
<i>Pinus koraiensis</i>	2	7	1	1	-	-	-	1	12
<i>Tilia amurensis</i>	-	8	2	-	1	2	-	-	12
<i>Larix cajanderi</i>	-	5	-	-	-	-	-	-	5
Всего, %	21	61	11	2	3	2	-	1	100

также зависит от возраста и высоты. Для остальных видов характерна связь высоты с диаметром деревьев среднего и высокого уровня, однако не выявлено статистически достоверной связи этих показателей с возрастом.

Для анализа взаимосвязи диаметра и возраста *Pinus koraiensis*, помимо кернов с пробных площадей (58 шт.), дополнительно проанализированы керны, отобранные с 62 деревьев, произрастающих около постоянных пробных площадей. Выявлена высокая частная корреляция возраста и диаметра ( $r=0,83$ ;  $n=120$ ;  $P<0,001$ ). Несмотря на относительно равномерное распределение деревьев по диаметру, наблюдается снижение числа особей, возрастом 140–180 лет (рис. 8).

Таким образом, несмотря на тесную связь диаметра *Pinus koraiensis* с возрастом и классический характер распределения деревьев по диаметру (отсутствие пиковых значений в распределении особей по ступеням толщины), анализ распределения деревьев, произрастающих в условиях фитоценоза в се-

Таблица 5

Качественная оценка корреляции по шкале Чеддока  
( $r$ -коэффициент корреляции)

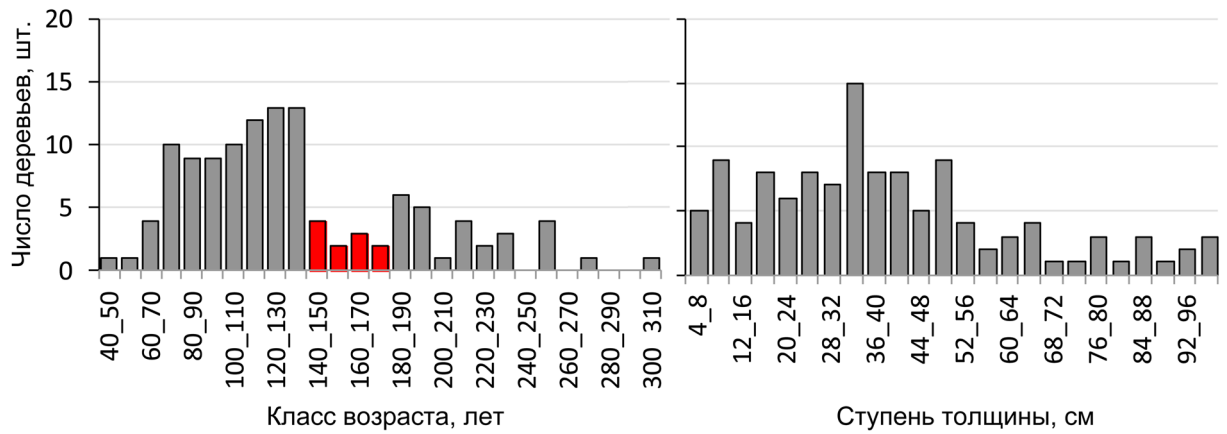
$r$	0,1–0,3	0,3–0,5	0,5–0,7	0,7–0,9	0,9–0,99
Сила связи	Слабая	Умеренная	Заметная	Тесная	Весьма тесная

Таблица 6

Сила связи таксационных показателей деревьев ключевых пород

Вид	Пары параметров	n	r	P	R <sup>2</sup>	F
<i>Abies nephrolepis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	97	<b>0,56</b> -0,08 0,16	<b>&lt; 0,001</b> 0,449 0,123	<b>0,3</b>	<b>24,24</b>
<i>Acer mono</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	16	<b>0,88</b> 0,47 0,38	<b>&lt; 0,001</b> 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	<b>0,66</b> 0,15 0,32	<b>&lt; 0,001</b> 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	<b>0,44</b> -0,03 0,41	<b>0,046</b> 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	<b>0,73</b> <b>0,58</b> <b>0,66</b>	<b>&lt; 0,001</b> <b>&lt; 0,001</b> <b>&lt; 0,001</b>	<b>0,46</b>	<b>13,03</b>
<i>Pinus koraiensis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	51	<b>0,76</b> <b>0,65</b> <b>0,76</b>	<b>&lt; 0,001</b> <b>&lt; 0,001</b> <b>&lt; 0,001</b>	<b>0,59</b>	<b>34,75</b>
<i>Tilia amurensis</i>	$D_{1,3} \times H$ $A \times H$ $D_{1,3} \times A$	29	<b>0,49</b> 0,24 <b>0,72</b>	<b>0,005</b> 0,206 <b>&lt; 0,001</b>	<b>0,53</b>	<b>14,6</b>

**Примечание.**  $H$  – высота дерева;  $D_{1,3}$  – диаметр дерева на высоте 1,3 м;  $A$  – возраст дерева;  $r$  – коэффициент частной корреляции;  $P$  – расчетный уровень значимости,  $R$  – коэффициент множественной корреляции,  $R^2$  – коэффициент детерминации;  $F$  – критерий Фишера. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные значения.



**Рис. 8.** Распределение проанализированных деревьев *Pinus koraiensis* по возрасту и диаметру.

верной части ареала, по возрасту позволил выявить кратковременное снижение участия вида в составе сообществ в прошлом в течение 40 лет, а также резкое (выше средних показателей радиального прироста) увеличение диаметров данных 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

Анализ распределения подроста, деревьев II и I ярусов позволил выявить закономерности влияния деревьев полога на подрост ключевых видов, особенности формирования многовидовой структуры подроста; взаимоотношения видов в пределах ярусов; охарактеризовать внутривидовые и межвидовые процессы формирования структурных элементов.

#### *Динамика пространственной структуры ярусов*

Сопоставление характера распределения особей подроста и деревьев II и I ярусов позволило определить направленность изменения структуры растительных горизонтов по мере роста деревьев.

#### *Динамика структуры распределения видов*

В результате анализа пространственного распределения древостоя внутри ярусов и между ярусами выявлено, каким образом распределение деревьев каждого вида внутри яруса влияет на его общую структуру. Характеристика структурной организации ключевых видов лесного сообщества в различные периоды его развития позволила определить не только особенности динамики распределения деревьев разных видов, а также общность и природу факторов, влияющих на структуру ярусов древостоя.

#### *Динамика влияния верхних ярусов на нижние яруса древостоя*

Проанализировано, как структура I и II ярусов древостоя влияет на распределение особей подроста, а также, каким образом верхний ярус древостоя влияет на подчинённый. Проведена математическая проверка гипотез об отрицательном влиянии материнского полога на распределение особей подроста (Соловьев, 1937) и о положительном влиянии лиственных пород в составе полога на распределение подроста хвойных видов (Соловьев, 1937; Фишер, 1939). Проверено наличие индивидуальной избирательности подроста каждого вида к микрогруппировкам различным по составу II и I ярусов древостоя как в условиях конкретных фитоценозов, так и в целом для видов.

### *Динамика взаимосвязи видов деревьев внутри яруса*

Исследована взаимосвязь видов внутри ярусов, что позволило выявить природу факторов, определяющих структуру ярусов как растительных горизонтов в целом; установлены закономерности роли межвидовых взаимоотношений в формировании растительного горизонта, а также их изменения в ходе развития сообществ от яруса к ярусу.

#### **5.1.1. Динамика пространственной структуры ярусов**

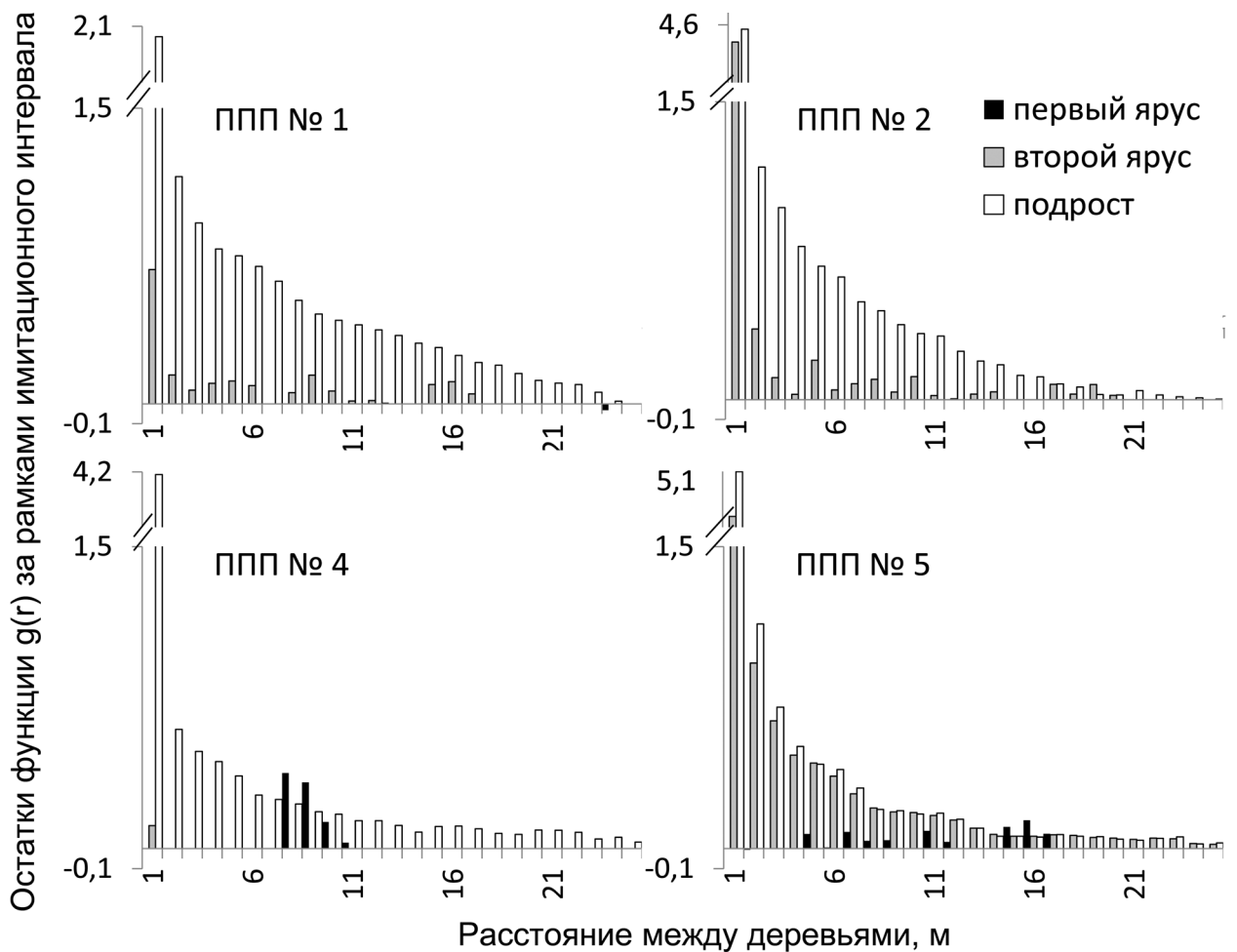
В результате исследования выявлен контагиозный характер распределения подроста деревьев, а также тенденция к снижению степени сгруппированности (СС) при увеличении расстояния между особями подроста во всех исследованных сообществах (рис. 9, приложение 1).

На всех пробных площадях выявлена высокая СС между особями подроста, а также между деревьями II яруса. Обнаружена тенденция уменьшения сгруппированности подроста и возрастание случайности распределения подроста с увеличением возраста на всех пробных площадях, кроме ППП № 4.

На ППП № 1 и № 2 наблюдается схожий характер распределения подроста и деревьев II яруса, однако, распределение деревьев I яруса на данных пробных площадях различен: в первом сообществе выявлена тенденция к произрастанию группами радиусом 23–24 м, внутри которых деревья распределены случайным образом, в то время как во втором сообществе характер распределения деревьев верхнего яруса – случайный.

На ППП № 4 деревья II яруса сгруппированы только на расстоянии 1 м, значения функции  $g(r)$  ниже, чем на других пробных площадях, что указывает на меньшую обособленность этих групп и связано с высокой плотностью древостоя данного яруса. Для I яруса выявлены агрегации радиусом 7–12 м, сформировавшиеся в результате разреживания деревьев на расстоянии 0,1–6 м. На больших дистанциях древостой верхнего полога распределен случайно.

На ППП № 5 во II ярусе древостоя выявлена высокая сгруппированность деревьев на всех рассмотренных расстояниях между особями, с тенденцией к снижению плотности распределения при увеличении дистанции между деревьями. Для I яруса древостоя выявлена сгруппированность на расстоянии



**Рис. 9.** Сгруппированность особей древесных пород в подросте, I и II ярусах древостоя.

5–16 м между стволами и случайный характер распределения на расстоянии 0,1–5 м, в результате выпадения деревьев в прошлом.

Общий характер динамики структуры ярусов по направлению к случайному распределению деревьев по мере роста позволяет предположить дальнейшее изреживание II яруса на ППП № 5 на дистанции первых нескольких метров между особями, прежде всего за счёт *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, последняя из которых частично выйдет в верхний ярус; на ППП № 4 случайный характер распределения древостоя верхнего яруса в ближайшее время не изменится, несмотря на прогнозируемое выпадение деревьев *Betula plathyphylla* и *Betula lanata*. Будет также происходить значительное перераспределение деревьев II яруса, прежде всего за счёт выхода в верхний ярус древостоя деревьев *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis*. В тоже время общая структура ярусов на ППП № 1 и № 2 в ближайшее время сохранит тенденцию к случайному распределению подраста по мере его выхода во II, а затем и I ярус древостоя.

### 5.1.2. Динамика структуры распределения видов

Результаты анализа показывают, что распределение подроста не зависит от видовой принадлежности и в целом повторяет распределение деревьев всего яруса: контагиозный характер распределения с высокой сгруппированностью на расстоянии 1–2 метра с тенденцией к снижению плотности распределения при увеличении дистанции между стволами (рис. 10, приложение 1).

Наименьшая сгруппированность подроста и, как следствие, более равномерное распределение (по сравнению с любым видом) обусловлены необходимостью максимального использования условий эдафотопы растениями при высокой плотности.

В зависимости от численности, подрост произрастает малыми и большими группами: *Fraxinus mandshurica* – группы радиусом 6–8 м и 10–18 м при большей численности; *Pinus koraiensis* – группы радиусом 2–9 м и 13–21 м; *Tilia amurensis* – 8–11 м и 19–24 м; *Abies nephrolepis* 17 м и 24 м; *Acer ukurunduense* 3–8 м и 13–15 м.

В то же время подрост *Acer mono* и *Acer tegmentosum* не обнаруживает такой закономерности: виды агрегированы на дистанции 1 м с тенденцией к постепенному снижению СС при увеличении расстояния между особями (рис. 10).

Структуры подроста *Aralia elata* и *Ligustrina amurensis* характеризуются самой высокой СС на ближайших дистанциях между особями: выявлены высокоплотные агрегации радиусом 0,1–2 м.

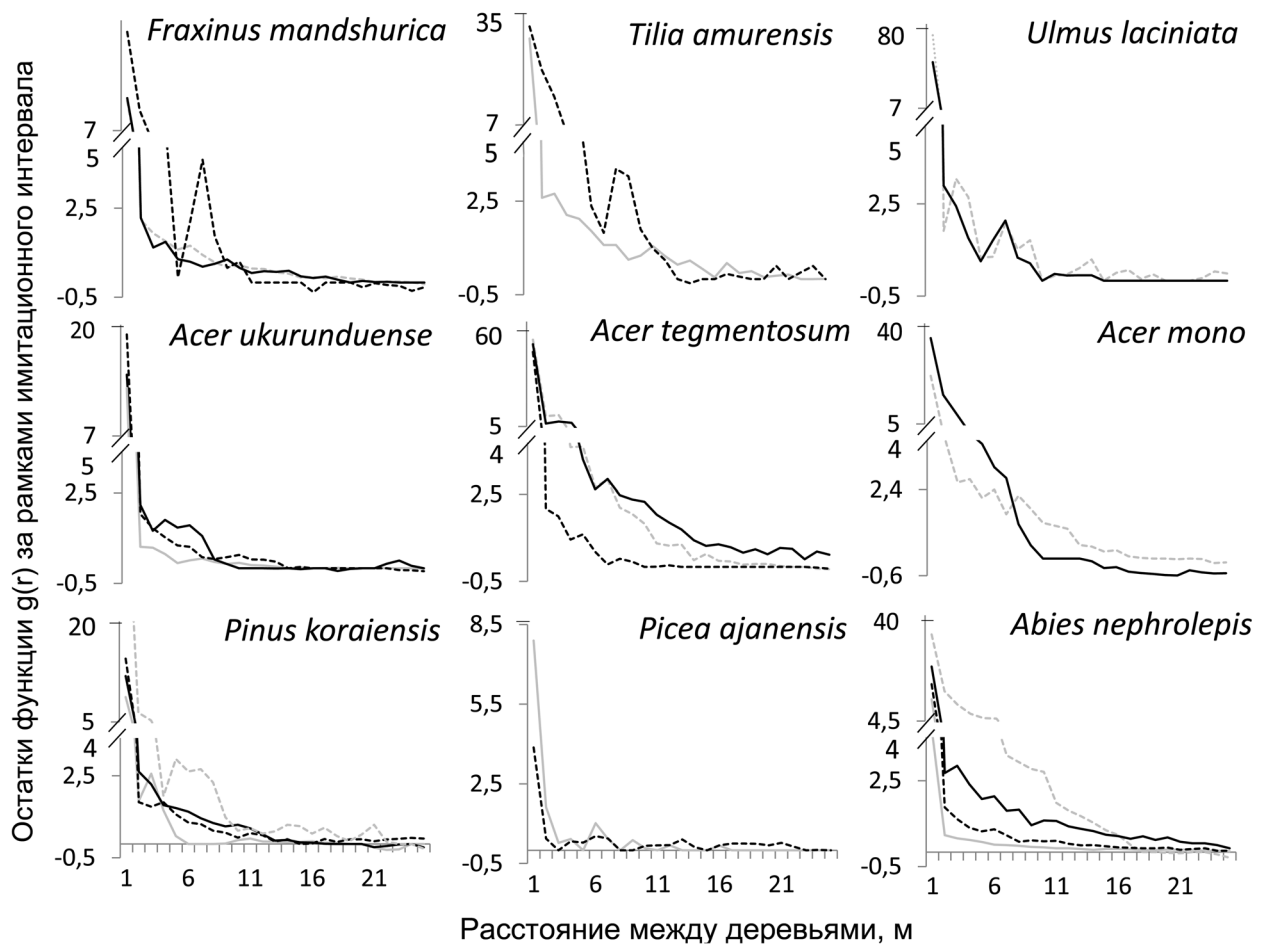
Подрост *Picea ajanensis* произрастает группами 0,1–2 м и 16–22 м.

Группы видов I и II ярусов скоррелированы слабо в исследованных сообществах и зависят от условий конкретного фитоценоза (рис. 11).

Структура верхнего яруса на всех пробных площадях более гомогенна по сравнению с каждым отдельным видом.

Несмотря на то, что распределение деревьев I яруса ППП № 1 носит случайный характер, внутри яруса выявлена достоверная сгруппированность особей обоих учтённых видов: *Abies nephrolepis* – на дистанции 3–5 м и *Pinus koraiensis* – на дистанции 7–8 м (рис. 11).

На ППП № 2 анализ сгруппированности деревьев вида в I ярусе был проведен только для *Abies nephrolepis*, поскольку только у этой породы численность



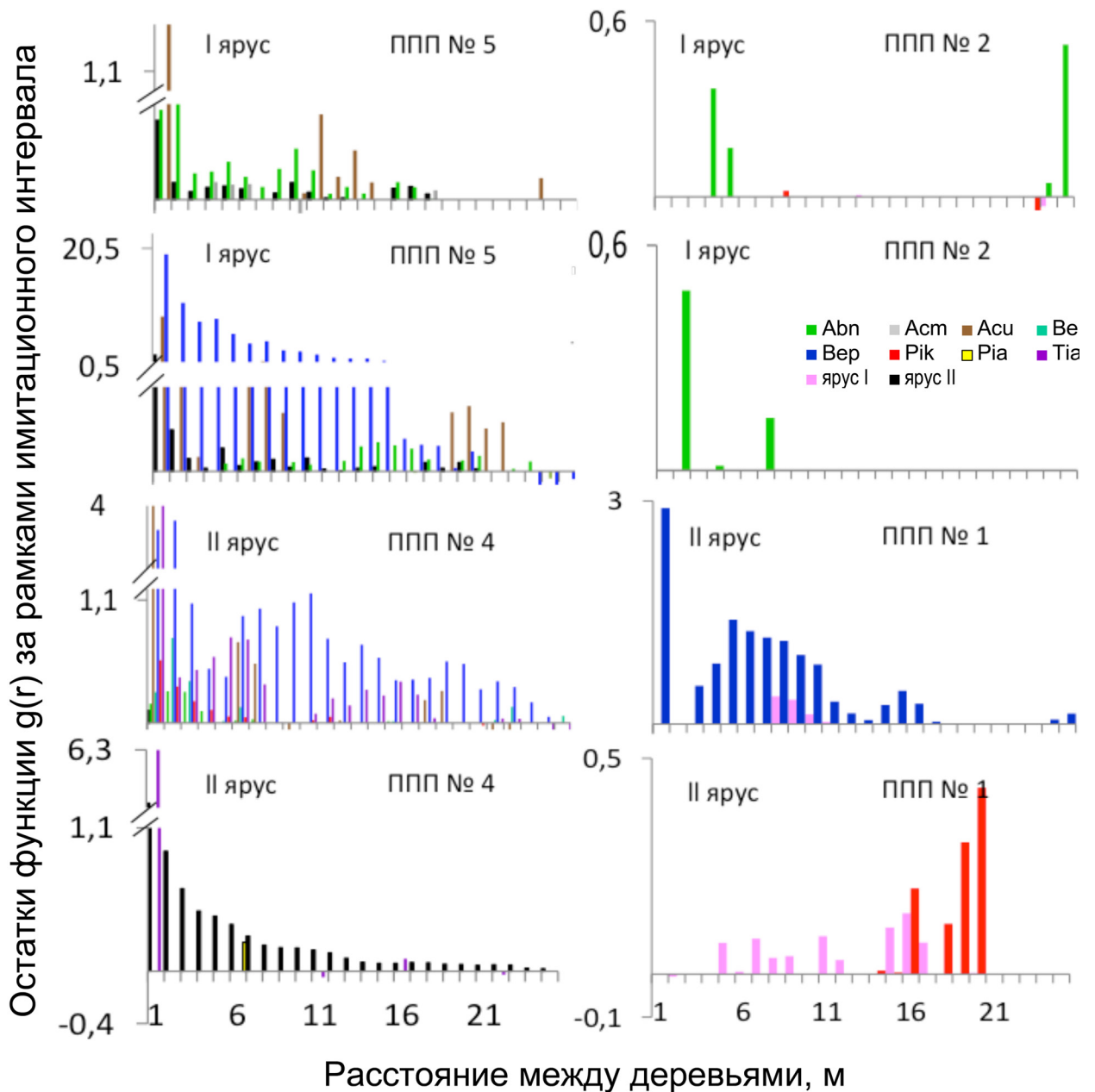
**Рис. 10.** Распределение особей подроста и значение функции  $g(r)$ , выходящее за рамки имитационного интервала. Серая пунктирная линия – ППП № 1, черная сплошная – ППП № 2, серая сплошная – ППП № 4, черная пунктирная – ППП № 5). Имитационные интервалы показаны в Приложении 1.

данной выборки превышала 30 единиц. Несмотря на случайное распределение деревьев всех видов в верхнем ярусе, у пихты обнаружена сгруппированность на расстоянии 2–9 м.

*Betula platyphylla* на ППП № 4 сгруппирован на дистанции 1–17 м с пиками значений на 1 м, 5 м и 15 м.

На ППП № 5 выявлен групповой характер распределения *Pinus koraiensis* в I ярусе древостоя; вид формирует большие группы радиусом 13–20 м с увеличением плотности агрегации при увеличении размера групп. На меньшей дистанции распределение деревьев случайное. Характер горизонтальной структуры ценопопуляции *Pinus koraiensis* указывает на оконную природу ее формирования.

Распределение деревьев во II ярусе различно среди проанализированных видов и исследованных сообществ: случайный, сгруппированный на разных дистанциях (рис. 11).



**Рис. 11.** Распределение деревьев главного и подчинённого ярусов древостоя. Обозначение видов деревьев как на рис. 4.

Аналогично верхнему ярусу древостоя, распределение *Pinus koraiensis* во II ярусе носит индивидуальный характер в зависимости от конкретного фитоценоза. При переходе деревьев в процессе их возрастного развития во II, а затем и I ярус выявлена тенденция к случайному распределению внутри групп 20–24 м через разбивки их на агрегации нескольких порядков как за счет перехода некоторых деревьев групп в верхний полог, так и за счёт усыхания других.

Распределение *Abies nephrolepis* в подчиненном пологе древостоя различно во всех фитоценозах, что говорит об отсутствии закономерностей для

деревьев II яруса, характерных для вида, а также о способности данного вида адаптироваться к различным сценариям динамических процессов. Несмотря на повсеместное произрастание подроста как небольшими группами, так и группами большего размера (в зависимости от размера СО) по мере роста и переходе во II ярус древостоя происходит выпадение деревьев, что приводит к значительному сокращению площади групп, разбивка групп большой площади на более компактные, а также естественное внутригрупповое разреживание в случае агрегаций среднего размера (ППП № 5).

Распределение подроста *Picea ajanensis* характеризуется наличием групп радиусом 4–7 м, внутри которых выделяются мелкие группы 0,1–1 м. По мере вставания в полог происходит изреживание мелких групп, однако сохраняются группы, радиусом 6–7 м.

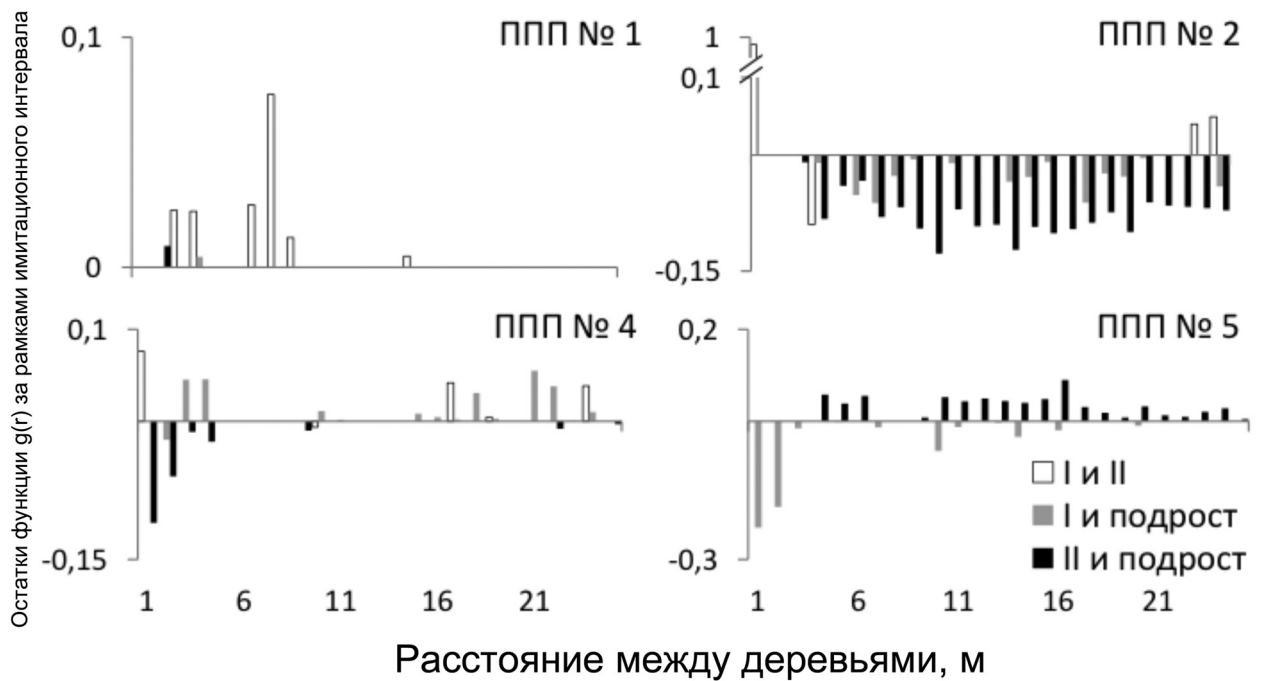
Низкая численность подроста *Betula lanata* и *Betula platyphylla*, а также значительное участие данных видов в сложении полога указывает на прерывистый характер участия берёз в ходе естественной динамики. Данные виды произрастают группами большой площади (радиусом до 30 м) даже после выхода в верхний ярус древостоя. Вставание древостоя *Tilia amurensis* в полог происходит за счёт изреживания крупных групп на более мелкие и разреженные, однако сохраняются агрегации, радиусом до 1 м.

Во II ярусе древостоя, как и для подроста *Acer ukurunduense* сохраняется высокая сгруппированность на дистанции до 2 м, а также характерна сгруппированность на дистанции до 9 м, со снижением доли групп при увеличении дистанции между особями. Вероятно, образование мелких групп связано с вегетативным характером размножения вида, а крупных – с экологическими условиями местопроизрастания.

В зависимости от распределения подроста, структура ценопопуляции *Acer mono* уже во II ярусе носит либо случайный характер (группы подроста среднего размера), либо определяется разбивкой крупных групп на агрегации нескольких порядков.

### **5.1.3. Динамика влияния верхних ярусов на нижние яруса древостоя**

Зависимость особей подроста от деревьев I и II ярусов древостоя имеет специфичный характер для всех исследованных пробных площадей (рис. 12).



**Рис. 12.** Взаимосвязь первого (I), второго (II) яруса древостоя и подроста

На ППП № 1 подрост группируется на расстоянии 1–2 м от стволов II яруса и на расстоянии 3–4 м от деревьев верхнего полога. В то же время деревья II яруса сгруппированы на расстоянии 2–4, 6–9 и 14–15 м от деревьев верхнего полога с пиковым значением на дистанции 7–8 м.

На ППП № 2 наблюдается рассеивание особей подроста от деревьев II яруса на дистанции от 3 до 25 метров. На меньших дистанциях молодые деревья распределены случайно. Если учитывать также высокую сгруппированность особей подроста и II яруса на расстоянии до 3 м, характер агрегаций деревьев II яруса и подроста носит рассеянный характер. Горизонтальная структура древостоя сформирована смешанными группами, радиусом до 3 м, состоящими из деревьев I и II ярусов. Выявлено рассеивание особей подроста от деревьев верхнего полога на расстоянии 6 и более метров.

На ППП № 4 деревья I и II ярусов произрастают группами, радиусом до 1 м; в то же время подрост обнаруживает высокую концентрацию вокруг деревьев верхнего полога на дистанции от 2–4 м, однако избегает приближаться на более близкие расстояния. Выявлена тенденция к изреживанию подроста на расстоянии до 5 м от деревьев II яруса.

На ППП № 5 деревья I и II ярусов распределены независимо друг от друга. Для подростка характерно тенденция к сближению с деревьями II яруса на расстоянии от 3 и более метров и рассеивание особей на дистанции до 3 метров от деревьев I яруса.

Структура отдельных видов в подчинённом ярусе древостоя в зависимости от структуры верхнего яруса в исследованных сообществах как повторяет особенности всего яруса – случайный характер на ППП № 5, сгруппированный характер на ППП № 1; частично повторяет на отдельных дистанциях некоторых видов – клён, кедр и пихта на ППП № 4, так и имеет противоположный, рассеянный характер – ясень на ППП № 2, липа на ППП № 4 (рис. 13).

### ***Постоянная пробная площадь № 1***

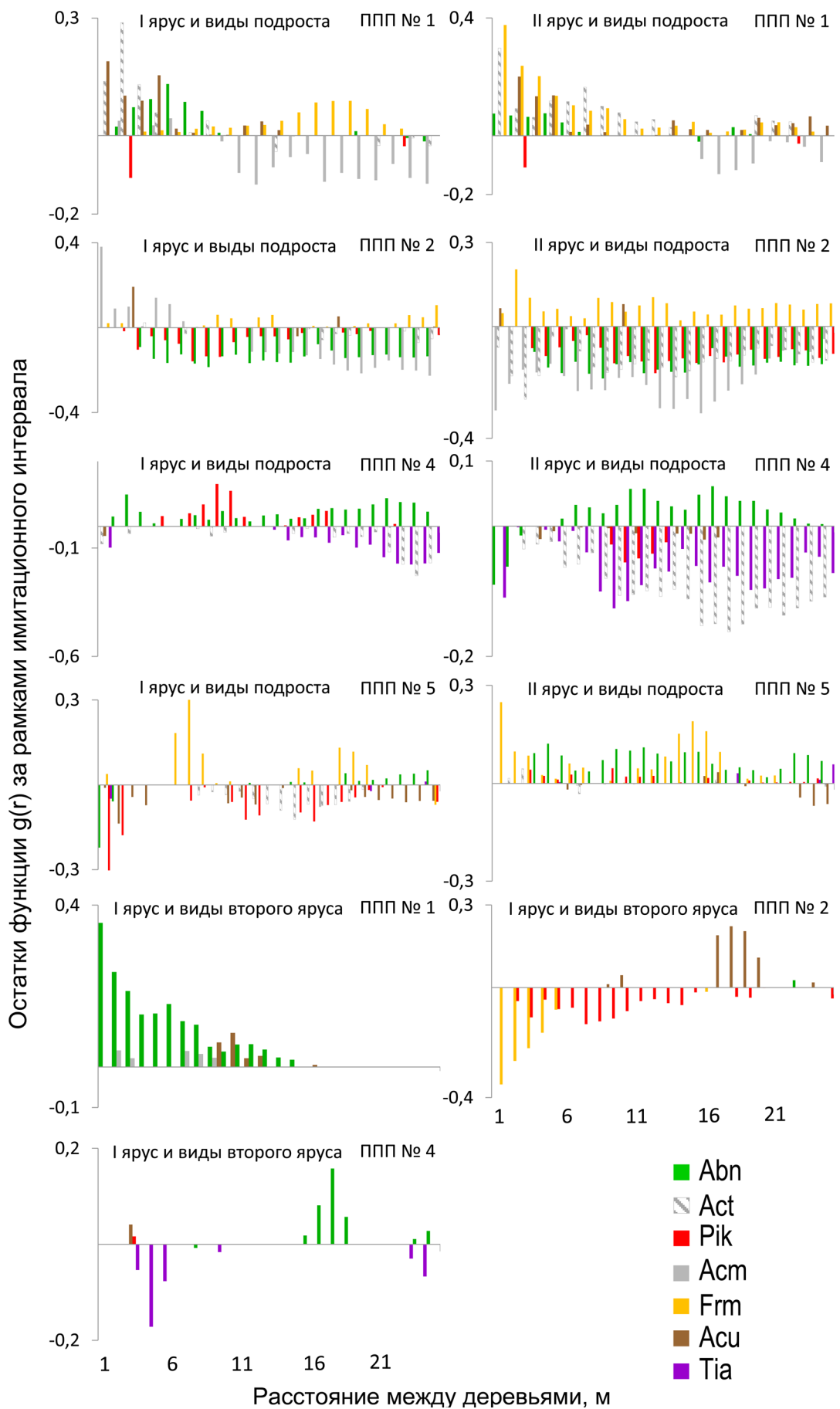
Формирование структуры полога определяется наличием смешанных групп, состоящих из деревьев подчинённого и верхнего яруса древостоя. Выявлены следующие закономерности:

- *Abies nephrolepis* произрастает в смешанных группах с деревьями верхнего яруса, радиусом до 15 м;
- распределение деревьев *Acer mono* во II ярусе положительно связано с деревьями верхнего яруса на дистанции 1–9 м;
- *Acer ukurunduense* во II ярусе произрастает смешанными группами с деревьями I яруса. Радиус групп до 12 м, однако клен занимает в них краевое положение.

Таким образом, выявлены крупные микрогруппировки с участием деревьев верхнего яруса и *Abies nephrolepis* и меньшие по площади – с участием *Acer mono* и *Acer ukurunduense* во II ярусе древостоя.

Распределение особей подростка в целом практически не зависит от распределения деревьев как I яруса, так и от деревьев подчинённого яруса, однако анализ распределения разных видов позволил выявить ряд индивидуальных особенностей.

Выявлен рассеянный характер распределения подростка *Pinus koraiensis* на дистанции до 2 м от деревьев I яруса и, в то же время, подрост положительно связан с деревьями II яруса на расстоянии 3–11 м (деревья, недавно вышедшие во II ярус, за счёт которых и происходит сокращение размера групп подростка).



**Рис. 13.** Динамика зависимости распределения подроста ключевых видов от распределения деревьев полога.

Структура подроста *Acer ukurunduense* связана с распределением деревьев полого и характеризуется формированием групп на дистанции 1–5 м, а также 9–10 м. В дальнейшем происходит естественное изреживание мелких групп и формируются микрогруппировки с пограничным расположением особей вида.

Распределение подроста *Abies nephrolepis* положительно связано с распределением деревьев как I, так и II ярусов древостоя вплоть до 6–8 м. Таким образом, подрост пихты принимал значительное участие в составе яруса подроста как в прошлом, так и в настоящее время.

Выявлены группы радиусом 1–5 м, состоящие из подроста *Acer mono* и деревьев верхнего яруса. Структура II яруса на момент исследования не влияет на подрост данного вида (в отличие от предыдущего этапа развития сообщества), что указывает на большую численность подроста вида в прошлом.

Структура подроста *Acer tegmentosum* и *Fraxinus mandshurica* положительно связана с деревьями полого, однако большое количество высокоплотных групп ясеня на дистанции до 1 м не зависит от распределения верхнего яруса, в то время как группы большей площадью (вплоть до 25 м) положительно связаны с ним. Таким образом, в условиях высокой численности данные виды на стадии подроста способны произрастать повсеместно. Тем самым, яшень (как порода первой величины) получает дополнительное преимущество в случае изменения структуры полого в сторону осветления (в качестве примера – значительное участие ясеня на данной пробной площади в составе верхнего яруса, и низкое участие в составе подчинённого, в то же время яшень значительно представлен во II ярусе древостоя на ППП № 2).

### **Постоянная пробная площадь № 2**

Выявлен рассеянный характер размещения деревьев *Fraxinus mandshurica* подчинённого яруса по отношению к верхнему ярусу. Таким образом, в прошлом, структура I и II ярусов отрицательно повлияла на распределение подроста вида, в то же время на данный момент подрост *Fraxinus mandshurica* – единственный среди исследованных видов, обнаруживающий положительную связь со структурой верхнего и подчинённого ярусов. Учитывая высокую требовательность породы к условиям освещённости, и положительную связь его с

пологом, увеличение численности подроста ясеня произошло в результате значительного осветления полога в прошлом.

*Acer ukurunduense* имеет сгруппированное размещение на дистанции 8–10 м от деревьев верхнего яруса. Большое число моновидовых агрегаций не связано со структурой II яруса в прошлом в отличие от предыдущей площади, что указывает на появление значительного числа вегетативных групп вида позже ускорения ростовых показателей деревьев, вышедших во II ярус. В настоящее время подрост *Acer ukurunduense* сгруппирован вблизи деревьев как верхнего, так и подчинённого яруса.

*Abies nephrolepis* и *Acer mono* в составе II яруса не зависят от деревьев верхнего полога (в отличие от предыдущей пробной площади), однако на момент исследования подрост данных видов отрицательно связан с деревьями подчинённого яруса. Характер отношения данных видов к структуре I яруса противоположный: положительная связь клёна и отрицательная связь пихты.

Крайне незначительная численность *Pinus koraiensis* в составе подчинённого яруса древостоя (всего лишь 16 деревьев) косвенно свидетельствует о негативном влиянии структуры полога на подрост в предыдущие стадии развития сообщества. В настоящий момент кедр широко представлен в подросте, однако крайне избирателен к условиям произрастания, обнаруживая отрицательную взаимосвязь с деревьями верхних ярусов.

Структура подроста *Acer tegmentosum* в целом не зависит от деревьев верхнего яруса, таким образом особи данного вида произрастают отдельно от деревьев подчинённого яруса.

#### **Постоянная пробная площадь № 4**

Деревья *Tilia amurensis* в составе подчинённого полога обнаруживают рассеянное распределение на расстоянии до 5 м. Таким образом, выявлено отрицательное влияние деревьев подчинённого яруса на распределение особей подроста липы в прошлом. На момент исследования подрост вида также отрицательно связан с распределением деревьев верхних ярусов.

Выявлены мелкие микрогруппировки, состоящие из деревьев верхнего яруса и деревьев *Pinus koraiensis* и *Acer ukurunduense* II яруса, а также микрогруппировки с *Abies nephrolepis* во II ярусе радиусом 15–17 м.

Подрост светолюбивых видов *Acer tegmentosum*, *A. ukurunduense* и *Tilia amurensis* произрастает на расстоянии от деревьев верхнего яруса, в то время как *Abies nephrolepis* и *Pinus koraiensis* сгруппированы с деревьями полога.

Структура подроста, независимо от его видовой принадлежности, по отношению к деревьям подчиненного яруса древостоя, характеризуется случайным распределением. *Acer tegmentosum*, *Acer ukurunduense*, *Tilia amurensis* и *Pinus koraiensis* характеризуется случайным характером распределения, что указывает на отрицательное влияние структуры подчиненного яруса древостоя на подрост. Только подрост *Abies nephrolepis* на дистанции 3 м и более от деревьев II яруса агрегирован, однако по мере увеличения расстояния он характеризуется случайным размещением а на дистанции 5 м и более.

### **Постоянная пробная площадь №5**

Структура ценопопуляций *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* во II ярусе древостоя сформировалась независимо от структуры верхнего яруса. В то же время подрост пихты, кедра и липы произрастает на расстоянии от деревьев I яруса (рис. 13). Подрост *Acer mono* и *Acer tegmentosum* практически не зависит от распределения деревьев I яруса. *Fraxinus mandshurica* – единственный вид, чей подрост произрастает около деревьев верхнего яруса (сгруппированный характер размещения).

Агрегированный характер распределения подроста и деревьев подчиненного яруса указывает на общность причин формирования структур этих ярусов. Исключением является *Acer ukurunduense* и *Acer tegmentosum*, чей подрост избегает произрастать около деревьев подчиненного яруса древостоя на дистанциях 5–7 м, а также *Tilia amurensis*, распределение которой практически не зависит от деревьев II яруса.

Проанализировано влияние деревьев верхних ярусов да деревья того же вида в подчиненных ярусах. Лишь некоторые пробные площади характеризуются участием в сообществе деревьев одного вида более чем в одном из трех ярусов в достаточном для статистического анализа количестве (табл. 7).

### ***Abies nephrolepis***

Подрост данного вида произрастает на расстоянии от конспецифичных деревьев верхнего яруса на обеих пробных площадях. Однако характер зависи-

## Участие видов деревьев в ярусах

Вид	ППП №1			ППП №2			ППП №3			ППП №5		
	Ярус											
	Подрост	II	I	Подрост	II	I	Подрост	II	I	Подрост	II	I
<i>Abies nephrolepis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-
<i>Acer mono</i>	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Acer ukurinduense</i>	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>Fraxinus mandshurica</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pinus koraiensis</i>	+	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+	+
<i>Picea ajanensis</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-
<i>Tilia amurensis</i>	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-

**Примечание.** Серым отмечены неанализируемые выборки по причине участия в сообществе деревьев, достаточных для анализа только в одном из трех ярусов.

мости подроста от деревьев подчинённого яруса древостоя различия в исследованных сообществах: в целом сгруппированный на ППП № 2 (3–20 м) и ППП № 5 (1–20 м), независимый на ППП № 1 (за исключением небольших агрегаций на расстоянии 4–7 м) а также рассеянный радиусом 0,1–9 м и сгруппированный на расстоянии 15–20 м на ППП № 4. На ППП № 1 распределение деревьев II яруса характеризуется сгруппированностью на расстоянии 4–8 м (также как и подроста) и на 11–15 м, в отличие от ППП № 2 (где характер распределения в целом – случайный).

***Acer mono***

Подрост произрастает на расстоянии от деревьев II яруса.

***Acer ukurinduense***

Характер распределения подроста в зависимости от деревьев II яруса различный во всех исследованных сообществах: подрост избегает произрастания на расстоянии 2–6 м от деревьев II яруса на ППП № 1; группируется на расстоянии 5–14 м на ППП № 2; распределен независимо на ППП № 4.

***Fraxinus mandshurica***

Подрост данного вида произрастает независимо от деревьев подчиненного яруса древостоя.

***Pinus koraiensis***

Подрост, группируясь на дистанции 8–11 м, избегает произрастания около деревьев верхнего яруса на ППП № 5, вплоть до расстояния 25 м, однако на ППП № 1 подобная тенденция сохраняется только на близких расстояниях (до 2 м). На ППП № 4 подрост образует агрегации на расстоянии 12–14 м от деревьев II яруса, внутри которых произрастают обособленные группы, радиусом 3–5 м; на ППП № 5 подрост избегает произрастать на близком расстоянии от деревьев II яруса (до 2 м) и группируется на больших расстояниях (7–15 м). Распределение деревьев подчиненного яруса древостоя не зависит от распределения деревьев верхнего полога на ППП № 5.

***Picea ajanensis***

Подрост сгруппирован с деревьями II яруса на ППП № 4 и распределен независимо на ППП № 5.

***Tilia amurensis***

Подрост сгруппирован на расстоянии 3–12 и 15–18 м от деревьев II яруса на ППП № 5 и распределен независимо на ППП № 4.

Распределение деревьев в зависимости от распределения деревьев верхних ярусов имеет различный характер в исследованных сообществах.

В результате анализа зависимости подраста отдельных видов от распределения деревьев отдельных видов в верхних ярусах не выявлено общих закономерностей, что указывает либо на отсутствие значительного влияния деревьев других пород на каждый из рассмотренных видов, либо на незначительную степень этого влияния, что приводит к формированию мозаики под действием в большей степени комплекса в том числе и других факторов.

#### 5.1.4. Динамика взаимосвязи видов деревьев внутри яруса

##### *Постоянная пробная площадь № 1*

В I ярусе исследована только взаимосвязь *Abies nephrolepis* и *Pinus koraiensis*. Распределение деревьев данных видов практически не зависит друг от друга, что указывает на разное время формирования мозаик данных видов. Выявлена небольшая сгруппированность на расстоянии 9–11 м.

*Abies nephrolepis* и *Acer mono* во II ярусе сгруппированны на расстоянии 3–5 м. *Acer ukurunduense* значительно сгруппирован на расстоянии 0,1–1 м (высокая СС) по отношению к *Abies nephrolepis*, и *Acer mono* характеризуется рассеянным распределением на расстоянии 0,1–3 м.

Анализ распределения подроста каждого вида по отношению к подросту других видов позволил выявить группы из двух (приложение 2) и трёх видов и расстояния, на которых наблюдается сгруппированность:

- смешанные группы *Abies nephrolepis*, *Acer mono* и *Acer tegmentosum* – на расстоянии 8–20 м;
- *Abies nephrolepis*, *Acer mono* и *Fraxinus mandshurica* ( $r = 9–10$  м);
- *Abies nephrolepis*, *Acer mono* и *Pinus koraiensis* ( $r = 12–15$  м);
- *Acer mono*, *Acer ukurunduense* и *Aralia elata* ( $r = 5–6$  м);
- *Acer mono*, *Fraxinus mandshurica* и *Pinus koraiensis* ( $r = 11–12$  м);
- *Acer mono*, *Acer tegmentosum* и *Fraxinus mandshurica* ( $r = 9–12$  м).

Не выявлено групп из 4-х и более видов подроста.

Среди групп, состоящих из двух видов, сгруппированность на дистанции от 0,1–4 м выявлены только между *Aralia elata* и *Acer ukurunduense*, что указывает на формирование смешанных групп подроста под воздействием локальных внешних факторов.

##### *Постоянная пробная площадь № 2*

Во II ярусе древостоя проанализированы взаимоотношения 6 видов.

Структура групп *Abies nephrolepis* и *Acer mono* совпадает на всех проанализированных дистанциях, однако не выявлено сгруппированности между деревьями, характер совместного распределения-случайный.

Структура групп *Abies nephrolepis* и *Acer ukurunduense* также совпадает

на всех дистанциях, но при этом выявлена совместная сгруппированность на дистанциях 4–10 и 16–20 м;

С тремя другими видами (*Betula costata*, *B. lanata* и *Fraxinus mandshurica*) *Abies nephrolepis* избегает произрастания на всех дистанциях.

*Acer mono* и *A. ukurunduense* не произрастают совместно на расстоянии 0,1–1 м, возможно, по причине крайне высокой сгруппированности последнего на этой дистанции, а также на дистанции 6–7 м. В целом, структура групп деревьев данных видов совпадает.

По отношению к группам *Betula costata*, *Betula lanata* и *Fraxinus mandshurica* группа *Acer mono* характеризуется рассеянным распределением, что указывает на отрицательное влияние мест успешного произрастания берез и ясеня на размещение подростка клена.

Структура групп *Acer ukurunduense* и *Betula costata*, *B. lanata* и *Fraxinus mandshurica* различна на всех дистанциях.

*Betula costata* и *B. lanata* сгруппированы на всех дистанциях, кроме 5–8 м. На момент исследования происходит изреживание смешанных групп берез под воздействием межвидовой конкуренции.

*Betula costata* и *Fraxinus mandshurica* произрастают группами радиусом до 15 м (влияние крупномасштабного внешнего фактора). Однако в центре этих групп, в зоне максимальной кокуренции при высокой численности (радиус 0,1–7 м) выявлена дифференциация в зависимости от местопроизрастания, подрост видов произрастает моновидовыми группами. Подобное распределение выявлено и для пары *Betula lanata* и *Fraxinus mandshurica*, однако рассеянное распределение выявлено для дистанции 0,1–11 м.

Для данного сообщества характерна тенденция к регулярному распределению большинства видов на дистанции 1–2 м. Из 36 рассмотренных пар лишь у 7 выявлена сгруппированность и только на небольшом расстоянии между деревьями: *Acer ukurunduense* и *Aralia elata* ( $r = 0,1-6$  м), *Acer ukurunduense* и *Fraxinus mandshurica* ( $r = 0,1-6$  м), *Aralia elata* и *Fraxinus mandshurica* ( $r = 0,1-5$  м), *Aralia elata* и *Pinus koraiensis* ( $r = 1-10$  м), *Aralia elata* и *Tilia amurensis* ( $r = 0,1-1$  м), *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* ( $r = 1-13$  м), *Ulmus laciniata* и *Tilia amurensis* ( $r = 0,1-2$  м).

Выявлены крупные группы подроста, состоящие из двух (приложение 2) и трёх видов:

- *Abies nephrolepis*, *Acer tegmentosum* и *Acer ukurunduense* ( $r = 14\text{--}20$  м);
- *Abies nephrolepis*, *Acer tegmentosum* и *Tilia amurensis* ( $r = 15\text{--}20$  м);
- *Acer mono*, *Pinus koraiensis* и *Aralia elata* ( $r = 8\text{--}10$  м);
- *Acer mono*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* ( $r = 8\text{--}13$  м);
- *Acer tegmentosum*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* ( $r = 10\text{--}13$  м);
- *Acer ukurunduense*, *Aralia elata* и *Fraxinus amurensis* ( $r = 0,1\text{--}5$  м);
- *Acer ukurunduense*, *Ulmus laciniata* и *Tilia amurensis* ( $r = 7\text{--}9$  м);
- *Aralia elata*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* ( $r = 4\text{--}6$  м).

Не выявлено групп подроста, состоящих более чем из 3 видов.

#### **Постоянная пробная площадь №4**

В данном сообществе подрост произрастает моновидовыми группами на небольших дистанциях (приложение 1), а также смешанных групп *Abies nephrolepis* – *Acer tegmentosum* радиусом 0,1–1 м и *Acer ukurunduense* – *Tilia amurensis* (сгруппированы на всех дистанциях).

Во II ярусе древостоя проанализированы взаимоотношения 7 видов (приложение 2). Выявлены тройственная сгруппированность между *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* (на дистанции 4–6 м); а также между каждыми тремя из 4-х, образующих эти группы *Abies nephrolepis*, *Acer ukurunduense*, *Betula lanata* и *Pinus koraiensis* (на дистанции 4–6 м).

Что касается парной структурированности в подчиненном ярусе древостоя, среди прочих видов выделяется *Betula platyphylla*: деревья сгруппированы на всех рассмотренных дистанциях, однако структура отличается от всех изученных видов, кроме *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*. При схожей структуре на дистанциях 15–20 и 10–20 м соответственно последние распределены независимо друг от друга. Взаимодействие *Betula platyphylla* с остальными видами яруса характеризуется рассеянным распределением.

Результаты статистического анализа позволили выявить отсутствие групп подроста, состоящих более чем из 2 видов.

### **Постоянная пробная площадь № 5**

В подчиненном ярусе древостоя проанализировано 4 вида. *Abies nephrolepis* и *Tilia amurensis* избегают совместного произрастания на дистанциях 0,1–3 и 16–20 м (приложение 2). *Picea ajanensis* и *Tilia amurensis* избегают совместного произрастания на дистанции 1–8 м. Таким образом, группы, выявленные ранее для подроста каждого из этих видов, сформировались независимо друг от друга. Взаимораспределение остальных пар видов хоть и характеризуется сходной структурой, но деревья, при этом, распределены независимо.

Лишь у 7 из 32 рассмотренных пар видов подроста выявлена сгруппированность на близком расстоянии, при этом три из них (*Acer mono*, *Acer tegmentosum* и *Pinus koraiensis*) формируют группы радиусом 1–13 м. В остальных случаях подрост здесь произрастает моновидовыми группами, избегая соседства деревьев других видов.

Формируя различные сочетания на больших расстояниях, вплоть до 20 метров, подрост группируется, образуя группы из двух видов. Такие группы, частично или полностью перекрываются с другими группами как большего так и меньшего размера, а молодые деревья в зоне перекрытия, таким образом, образуют новые группы с большим числом видов в своём составе, однако, неизбежно, меньшие по площади. В результате статистического анализа таких «наложений» в данном сообществе была выявлена сгруппированность подроста на расстоянии 9–10 м, состоящая из *Abies nephrolepis*, *Fraxinus mandshurica*, *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Acer tegmentosum*. Таким образом, каждые 2, 3 и 4 вида из данной группы формируют группы различной площади. Также была выявлена отдельная сгруппированность из 4-х видов (*Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis*, *Ligustrina amurensis* и *Acer mono*) на дистанции 13–15 м, также состоящая из «наложенных» друг на друга групп из 2 и 3 видов.

### **Общие закономерности распределения деревьев**

Результаты анализа показывают, что во всех исследованных сообществах распределение подроста в лесной экосистеме не зависит от видовой принадлежности деревьев и в целом повторяет закономерности, выявленные при анализе распределения всей совокупности деревьев в имматурном и виргинильном

состоянии: агрегированный характер распределения с высокой сгруппированностью на расстоянии 1–2 метра и с тенденцией к снижению плотности распределения при увеличении расстояния между особями. Более равномерное распределение всего подроста, по сравнению с размещением отдельных видов в нем, вероятно обусловлено максимальным использованием растениями ресурсов местообитания при высокой плотности.

Во всех сообществах выявлена тенденция к распределению подроста моновидовыми группами, которые, попарно «перекрываясь» в пространстве, постепенно образуют многовидовые группы. В сообществах формируются большие группы, различные по составу в различных своих частях. В то же время деревья, при высокой численности, распределены более равномерно, проявляя тенденцию к случайному размещению и отсутствию многовидовых групп. С тем выше, чем меньше расстояние между особями. Попарно взаимоотношение видов характеризуется обратной зависимостью: деревья избегают произрастания на близком расстоянии друг от друга.

Структура подроста большинства видов в зависимости от численности подроста характеризуется наличием агрегаций различного размера (помимо общих для всех радиусом 0,1–1 м). При невысокой численности характеризуется формированием групп меньшего размера, а при большей – крупного размера. Зависимость подроста от деревьев I и II ярусов древостоя имеет специфичный характер и имеет отличительные черты в зависимости от условий конкретного фитоценоза. Сравнительный анализ зависимости общей структуры яруса подроста от распределения деревьев верхних ярусов как на момент исследования, так и в прошлом (влияние структуры верхнего яруса древостоя на структуру подчинённого) не выявил общих закономерностей. Таким образом, формирование мозаики подроста не зависит от общей структуры деревьев полога.

Размещение отдельных видов подроста в исследованных сообществах может повторять особенности верхнего яруса древостоя (случайный характер на ППП № 5, сгруппированный характер на ППП № 1), может частично повторять ее на отдельных дистанциях в случае ряда видов (*Acer mono*, *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* на ППП № 4, а может, напротив, иметь случайный характер

(*Fraxinus mandshurica* на ППП № 2, *Tilia amurensis* на ППП № 4). Формирование структуры древостоя определяется наличием смешанных групп, состоящих из деревьев подчинённого и верхнего яруса древостоя. Однако характер участия видов в составе таких групп – неодинаков.

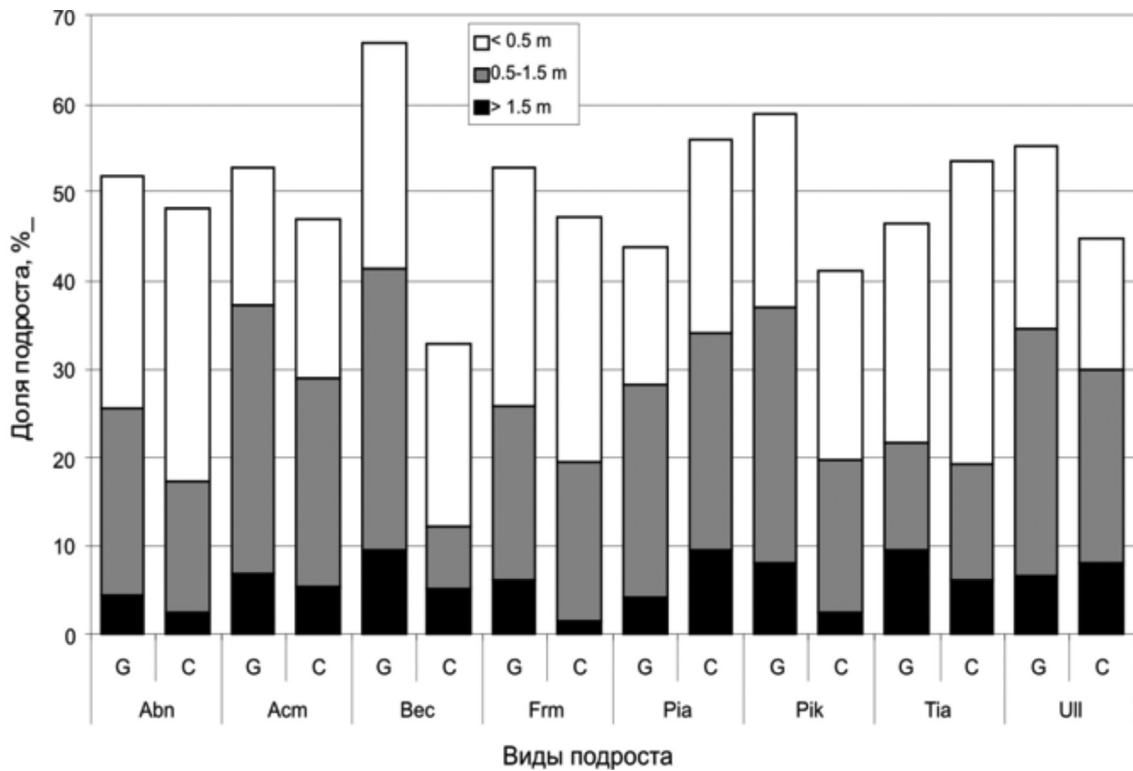
Сгруппированность видов в составе I и II ярусов мало коррелирует в исследованных сообществах и зависит от условий конкретного фитоценоза. Структура верхнего яруса в целом на всех пробных площадях более гомогенна по сравнению с каждым отдельным видом. Изреживание агрегаций деревьев по мере роста и переход распределения от контагиозного к случайному происходит неравномерно: за счет выпадения особей из состава групп на близком расстоянии и сокращения их размеров, и путем «разбивки» больших групп на агрегации первого, второго и т.д. порядков.

Зависимость размещения подроста от структуры I и II ярусов 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 подчиненном ярусе на еловый и пихтовый подрост. Выявлено отсутствие однозначных (во всех сообществах) как положительных, так и отрицательных связей остальных видов подроста и деревьев верхнего яруса. Распределение деревьев каждого вида подчиненного яруса в исследованных сообществах различно: в отличие от подроста не выявлено достоверной сгруппированности между какими-либо тремя видами. Вероятно, данное обстоятельство объясняется различным временем формирования структуры ценопопуляции каждого такого вида и выхода деревьев во II ярус древостоя в отдельных частях сообщества при проявлении благоприятных такому выходу условий.

## **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. Типичный пример – *Betula costata*. Мелкий подрост этого вида в массе встречается и под пологом, и в окнах (рис. 14). Уже на стадии среднего подроста происходит его существенная диф-



**Рис. 14.** Численность особей подростa в световых окнах (G) и под пологом леса (C). Обозначения видов деревьев как на рис. 4.

ференциация: под сомкнутым пологом он малочисленный, основная его масса сосредоточена в окнах. Та же тенденция наблюдается и в распределении крупного подростa.

Другими характерными представителями этого типа являются *Pinus koraiensis* и *Fraxinus mandshurica*. Однако наиболее резкая дифференциация по численности в окнах и под пологом происходит у этих видов уже на стадии крупного подростa. *Abies nephrolepis* и *Tilia amurensis* также принадлежат к этому типу, однако их мелкого подростa больше под пологом, чем в окнах. Второй тип – нейтральный по отношению к пологу. Ближе к этому типу распределение подростa у *Acer mono* и *Ulmus laciniata*. Третий тип представлен *Picea ajanensis*, у которой под пологом широколиственно-кедрового леса крупного подростa существенно больше, чем в окнах.

### 5.2.2. Встречаемость и численность подростa в микрогруппировках

Анализ встречаемости подростa в микрогруппировках показывает, что теневыносливые виды, потенциальные строители подчиненного яруса древостоя, *Abies nephrolepis* и *Acer mono*, под пологом наиболее часто встречаются

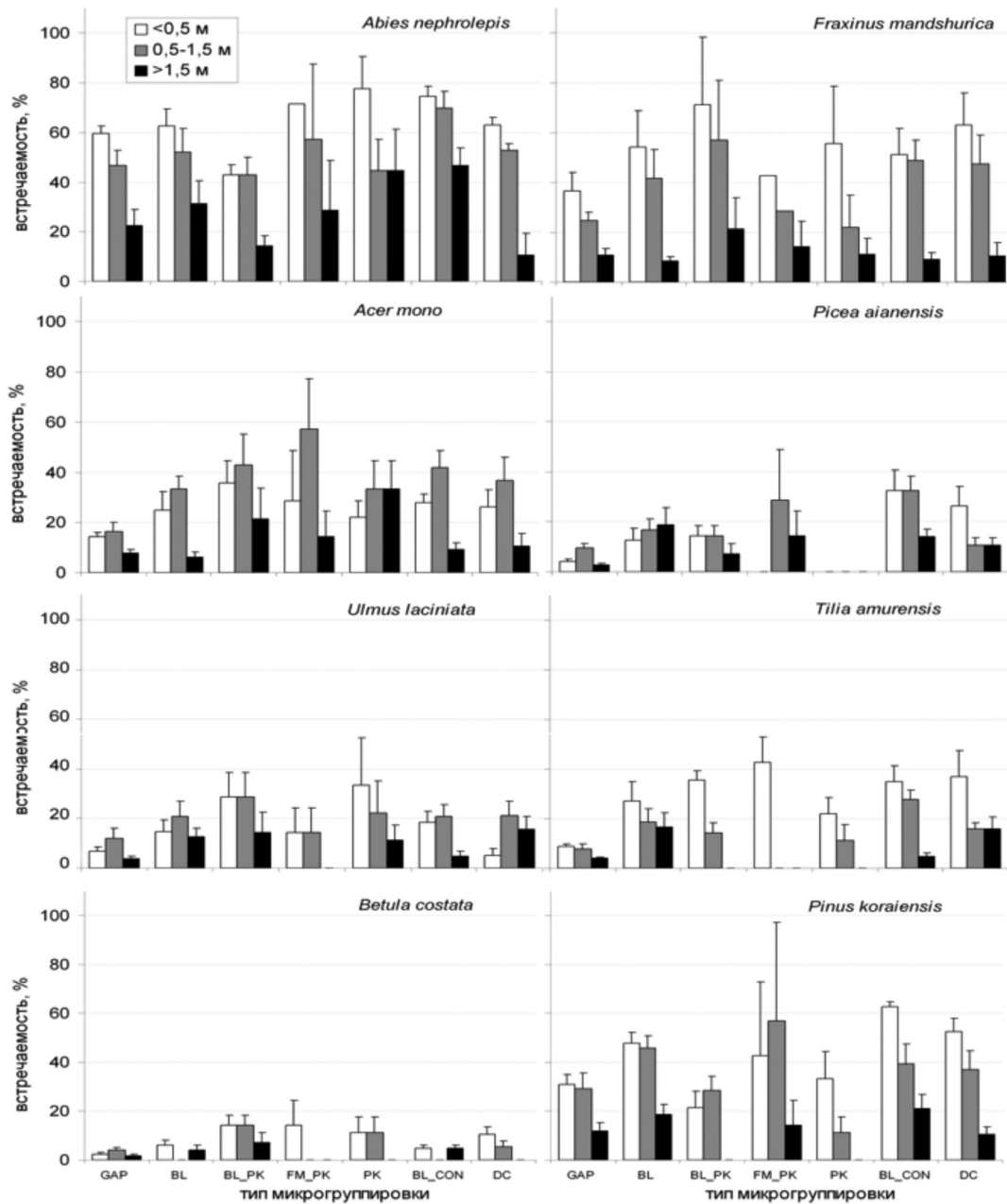
в микрогруппировках, слагающих основу верхнего яруса широколиственно-кедрового леса (рис. 15).

В то же время, большая часть подроста этих видов сосредоточена в окнах (рис. 16). Наиболее успешно возобновление *Abies nephrolepis* под пологом происходит в широколиственных микрогруппировках; там пихта имеет наибольшую долю крупного подроста.

*Acer mono* проявляет большую независимость от состояния полога. Его жизнеспособный подрост встречается с равной вероятностью как под кронами лиственных, так и хвойных пород. Подобный тип распространения характерен для *Ulmus laciniata*, основная часть крупного подроста которого приходится на темнохвойные микрогруппировки.

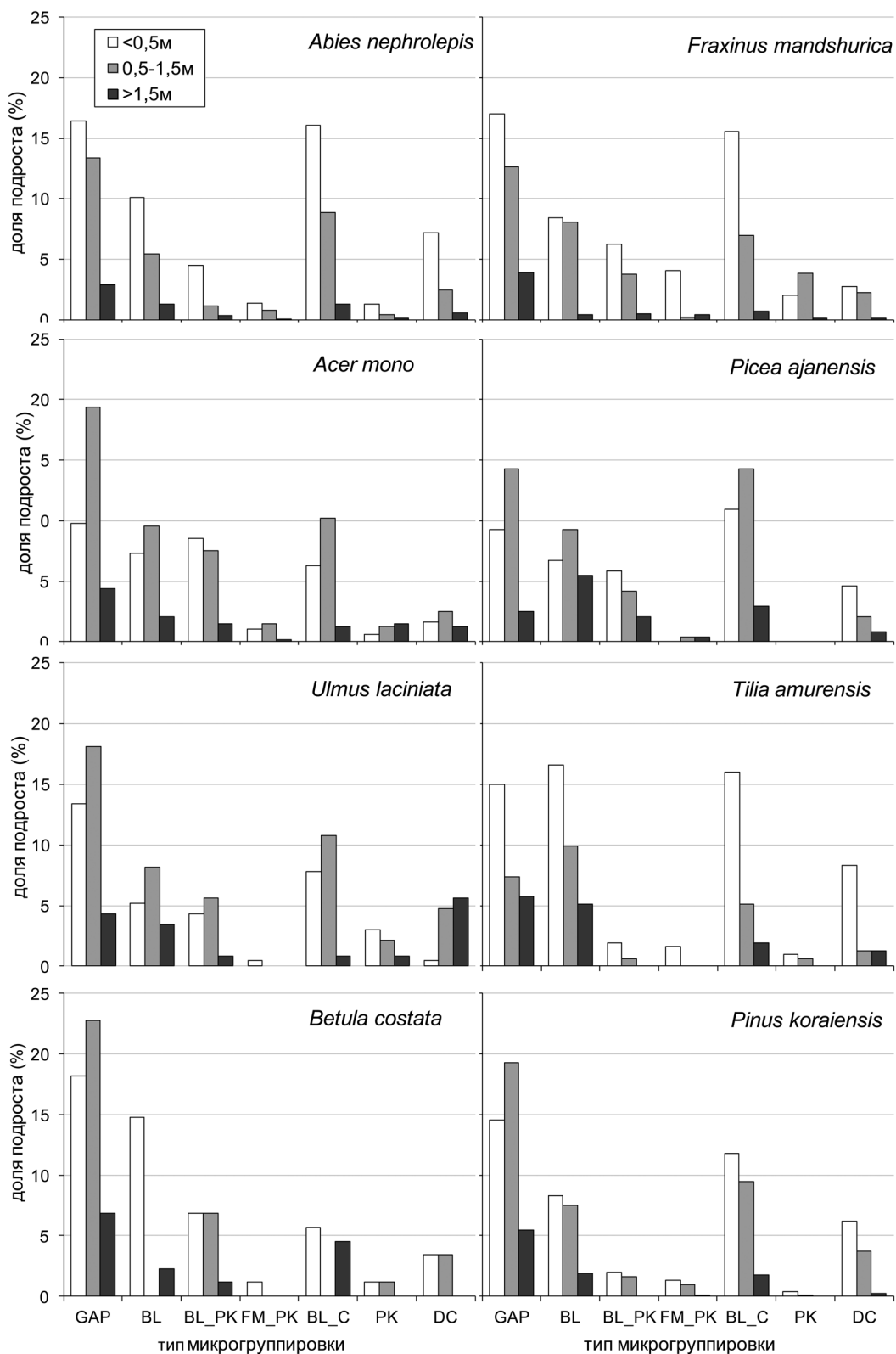
Виды широколиственных деревьев, потенциальных конструкторов верхнего полога древостоя, *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis*, при возобновлении проявляют сильную зависимость от состояния верхнего яруса. Подрост *Betula costata* практически не встречается в микрогруппировках с участием *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. Для *Fraxinus mandshurica* характерно широкое распространение семян; его мелкий подрост распространен во всех типах микрогруппировок. Однако, по мере роста, он последовательно выпадает из состава микрогруппировок с участием хвойных, а затем и лиственных. Большая часть крупного подроста ясеня сосредоточена в окнах (рис. 16). Исключительно большой избирательностью по отношению к состоянию верхнего полога характеризуется *Tilia amurensis*. Ее мелкий подрост встречается повсеместно, однако встречаемость среднего подроста резко уменьшается в микрогруппировках с кедром, а основная доля крупного подроста приходится на микрогруппировки широколиственных и темнохвойных пород.

Распределение подроста главных хвойных компонентов сообществ северных широколиственно-кедровых лесов, *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis*, также неравномерно и зависит от типа микрогруппировки. У ели максимальная встречаемость мелкого подроста – в микрогруппировках, в которых ель при-



**Рис. 15.** Встречаемость подроста в различных типах микрогруппировок (Гар – окно; микрогруппировки: BL – широколиственная; BL\_PK – широколиственно-кедровая; FM\_PK – ясеневое-кедровая; BL\_C – широколиственно-хвойная; PK – кедровая; DC – темнохвойная).

сутствует в I ярусе древостоя. Подрост ели отсутствует в микрогруппировках кедра. Наиболее жизнеспособный подрост (по числу крупных экземпляров) отмечен в широколиственных микрогруппировках, а его количество в окнах и под пологом хвойных существенно ниже. Распространение кедра – облигатного зоохорного вида в северных широколиственно-кедровых лесах – на стадии посева животными зависит от предпочтений последних (Костенко, 1966; Омелько и др., 2007). Максимальная концентрация его мелкого подроста отме-



**Рис. 16.** Численность подроста в различных типах микрогруппировок. Обозначения типов микрогруппировок как на рис. 15.

чена в окнах, а также в широколиственных и темнохвойных микрогруппировках. Численность подроста под пологом материнской породы – незначительна.

### 5.2.3. Встречаемость и численность подроста в окнах древостоя

Непременным атрибутом сообществ старовозрастных широколиственно-кедровых лесов являются СО, формирующиеся на месте вывала или возрастного усыхания одного или нескольких деревьев верхнего полога (Ishikawa et al., 1999; Krestov, 2003; Nakamura, Krestov, 2005). Для деревьев, возобновившихся или оказавшихся в окнах после их формирования, окна, с одной стороны, обеспечивают доступ к фотосинтетически активной радиации (ФАР), а с другой стороны, являются местом конкуренции со стороны светолюбивых представителей лиан (*Actinidia kolomikta*, *Schisandra chinensis*) и кустарников, которые быстро реагируют на освещение и образуют в окнах плотный покров (Возмищева, Перепелкина, 2015; Москалюк, 2015; Москалюк, Тарасова, 2015).

Анализ распределения подроста внутри окна показывает, что подрост большинства видов деревьев – потенциальных эдификаторов концентрируется на дистанции первых метров от края окна (рис. 17), что, с одной стороны, отражает потребности подроста в освещении, а с другой стороны, подчеркивает защитную функцию древесного полога, ослабляющего развитие покрова светолюбивых кустарников (рис. 16).

На минимальных расстояниях от края окна развивается подрост *Ulmus laciniata*, *Tilia amurensis* и *Picea ajanensis*, что говорит о потребности данных видов в притенении (рис. 18). Максимальная высота подроста *Tilia amurensis* превышает 2 м (средняя высота кустарникового яруса) у самого края окна, а основная доля подроста сосредоточена под пологом.

Возобновление *Ulmus laciniata* наиболее успешно происходит в области экотона полог–окно. Благоприятны условия в окнах древостоя для успешного возобновления *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* и *Fraxinus mandshurica*. Эти виды успешно развиваются под пологом, но, в то же время, они очень позитивно реагируют на осветление полога. На большом расстоянии от края окна, более 4 м, их максимальная высота превышает 2 м, что делает их конкурентоспособными светолюбивым кустарникам. Окна являются наиболее благоприятным местообитанием для возобновления *Betula costata*, представляющим, по-видимому, единственный потенциальный лесообразователь в ШКЛ, который не способен успешно возобновляться под пологом.

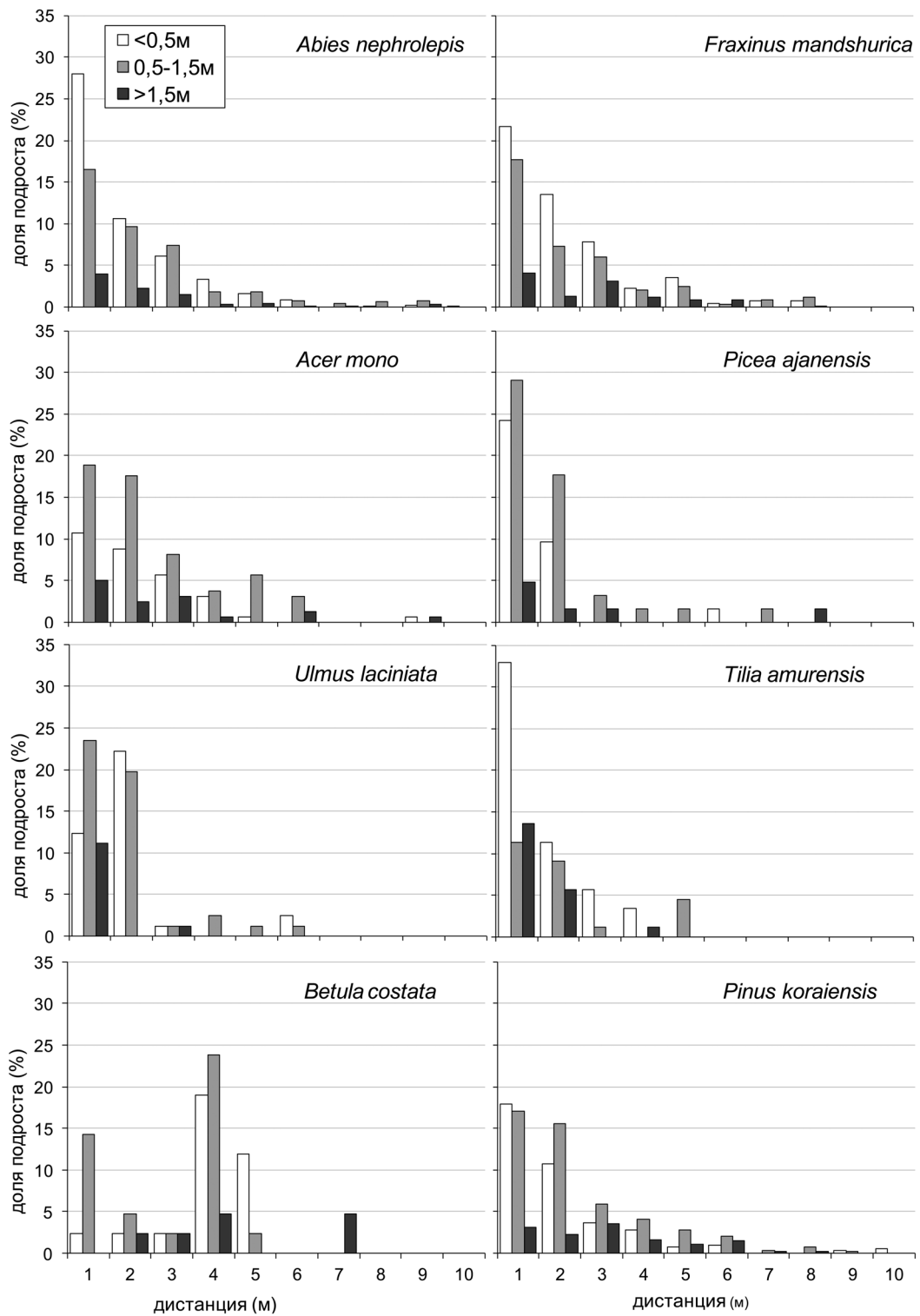
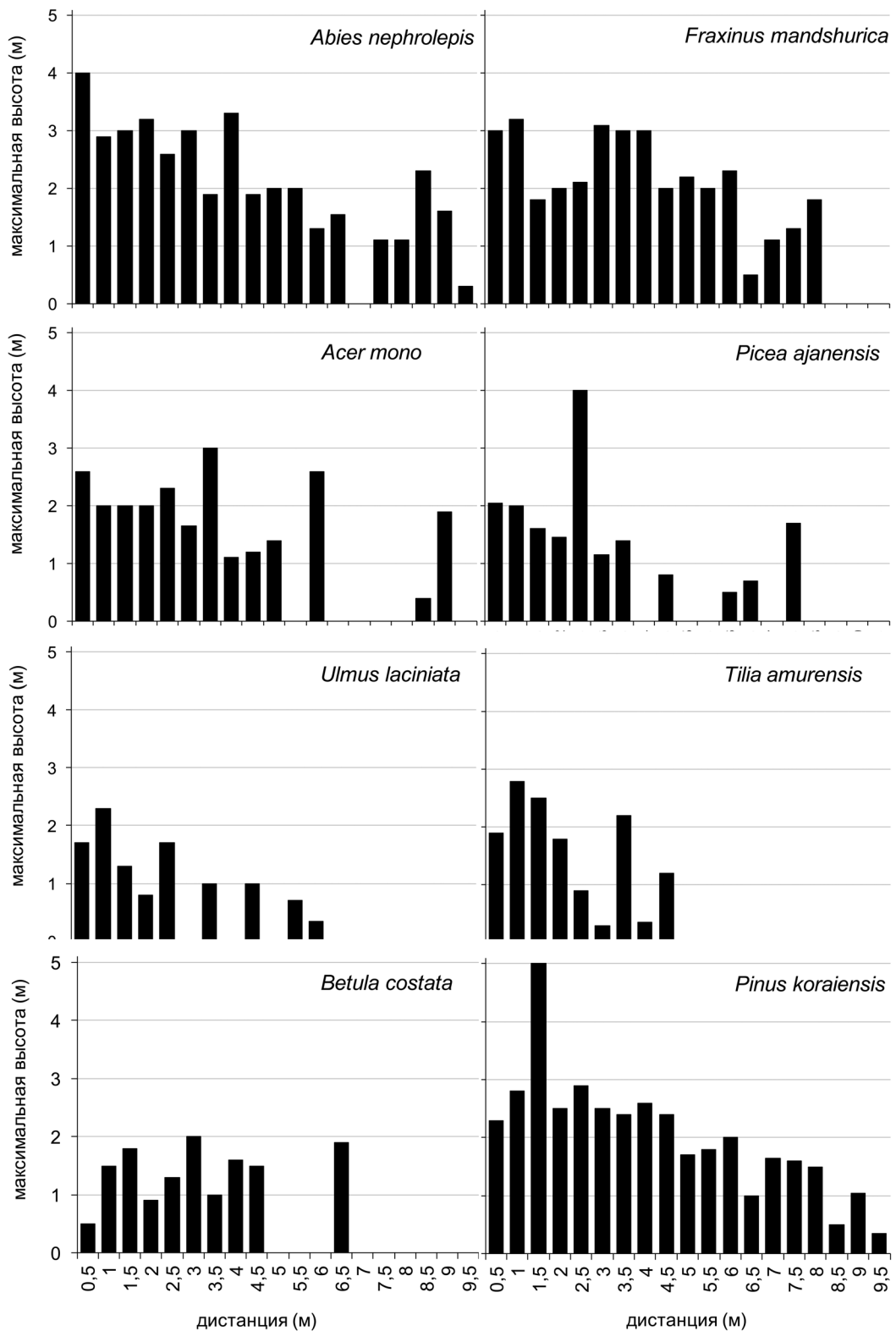


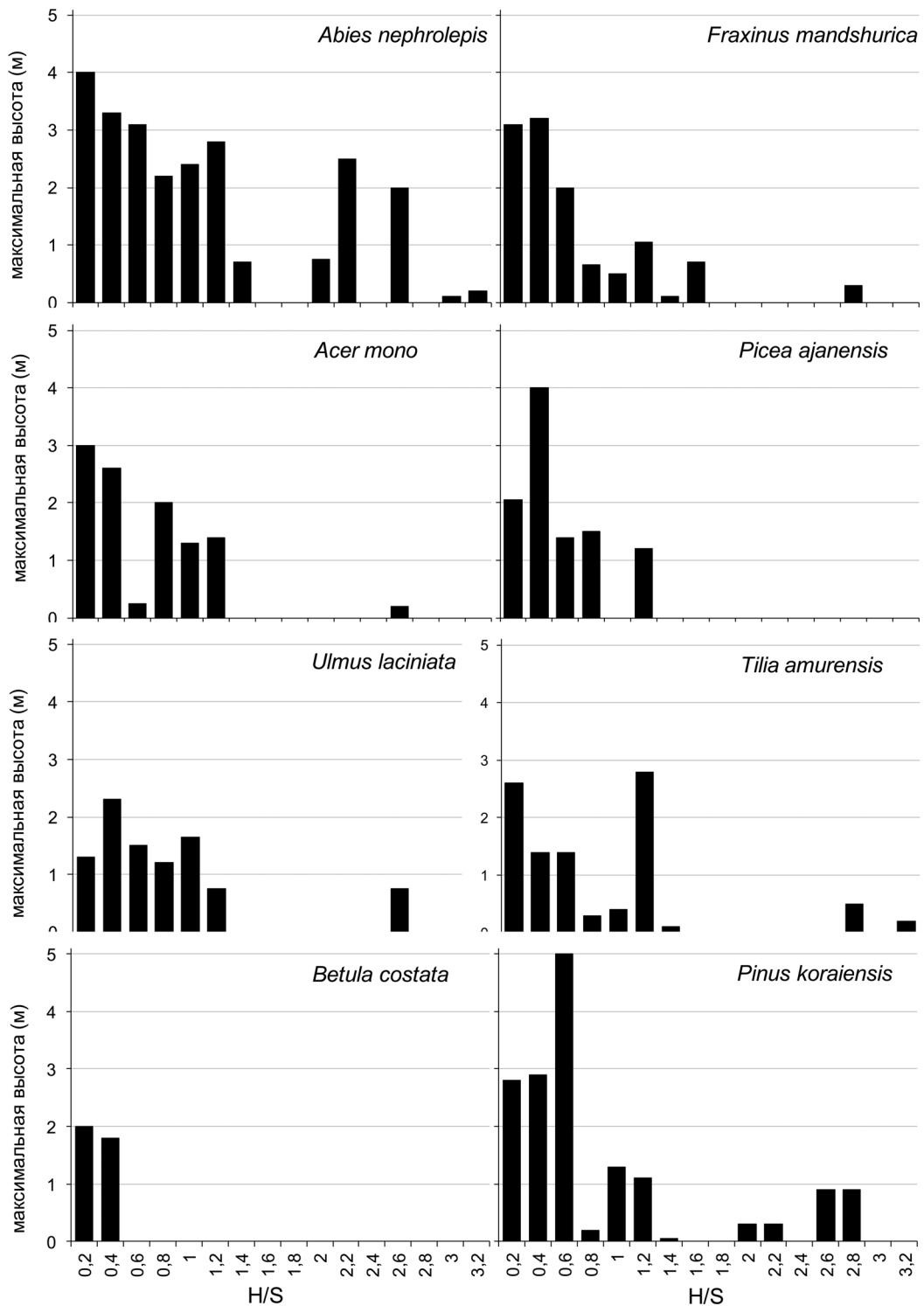
Рис. 17. Зависимость численности подроста от дистанции до края светового окна.

Одним из важнейших косвенных параметров, отражающих степень светлюбия видов деревьев, является их отношение к освещенности окна, выраженного через отношение высоты деревьев ( $H$ ), формирующих полог на краю окна, к его площади ( $S$ ) (Runkle, 2000). Зависимость размещения подроста от «степени открытости» СО проводилось по двум критериям: было проверено,



**Рис. 18.** Зависимость максимальной высоты подроста от дистанции до края светового окна

существует ли зависимость численности и высоты подроста от величины показателя  $H/S$ . Выявлено, что численность подроста не связана с данным показателем, в то время как максимальная высота подроста, как один из основных



**Рис. 19.** Зависимость максимальной высоты подроста от размера светового окна ( $H/S$  – отношение высоты светового окна к его площади)

признаков его жизненного состояния, скоррелирован с ним. Максимальная высота уменьшается при увеличении показателя  $H/S$  у всех видов.

Все виды проявляют способность успешно возобновляться в условиях полного освещения в больших окнах:  $H/S < 1,0-2,0$  – величина, ~ соответствующая размеру кроны среднего дерева верхнего полога (рис. 19).

В небольших и слабоосвещенных окнах успешно возобновляются только *Abies nephrolepis* и *Pinus koraiensis*. *Betula costata* успешно возобновляется только в окнах, существенно превышающих по размерам окно, сформированное усыханием одного дерева.

Поскольку основным элементом мозаичности пространственной структуры сообществ ШКЛ являются микрогруппировки, проведен анализ возрастной структуры каждой микрогруппировки. Выявлена разнородная возрастная структура древостоя микрогруппировок от одновозрастных древостоев (в пределах 40–80-летнего возраста в случае недавно образованных окон), до разновозрастных (вплоть до 321–360-летнего возраста).

Возрастные керны позволили датировать время образования СО. Распределение деревьев на пробных площадях увеличивших в результате этого радиальный прирост, их количество, а также характер возрастных трендов указывает на отсутствие следов катастрофических нарушений. В наших исследованиях также не выявлено распада древостоя, что говорит не только о естественном ходе динамических процессов, но и, что немаловажно, о равновесном состоянии изученных фитоценозов.

Мелкий подрост всех проанализированных видов произрастает повсеместно, обнаруживая повышение плотности в наиболее благоприятных условиях местопроизрастания. Однако увеличение ростовых показателей происходит в определенные периоды, связанные с образованием СО. Датировка ныне присутствующих сочетаний особей древостоя (древостой в составе микрогруппировок) сопряжена с датировкой СО, образованных в прошлом и ускоривших процессы радиального прироста. По этой причине датой формирования микрогруппировки следует считать не дату появления дерева в конкретной точке (зачастую – случайный процесс, обусловленный массовым распространением семян различными агентами, в том числе и ветром), а дату образования СО, обеспечившего ускорение ростовых процессов и переход в стадию благонадежного подроста.

## ГЛАВА 6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОЗРАСТНОГО РАЗВИТИЯ ДРЕВОСТОЯ

### 6.1. Общая характеристика динамики роста деревьев

Проанализированы возрастные керны с 330 деревьев (27 489 измерений). Для 9 ключевых видов была построена характеристическая функция (boundary-line function), для каждого отдельного вида в конкретных условиях, качественно и количественно отражающая способность вида ускорить радиальный прирост при улучшении внешних условий (Black, Abrams, 2003). Выявлены периоды ускорения радиального прироста в следствии формирования СО в пологе. За исследованный промежуток времени средняя скорость УР в сообществах на ППП № 1 – 2,5 шт. в год, а на ППП № 5 – 3,1 шт. в год при равном количестве деревьев, использованных в анализе.

Анализ пространственного распределения деревьев, показавших ускорение роста, позволил выявить оконную природу выхода в полог большинства деревьев и формирования микрогруппировок, возрастная структура которых зависит от времени образования СО, а также от деревьев и подроста, сохранившихся после выпадения деревьев, инициировавших образование СО (табл. 8).

Для 11 % деревьев *Abies nephrolepis* и 15 % *Tilia amurensis* не выявлено ускорений роста. Это наибольшие показатели среди проанализированных видов, что свидетельствует о большей экологической пластичности по сравнению с другими видами. Почти все остальные деревья характеризуются 2–3 периодами замедленного радиального прироста и следующим за образованием СО ускорением роста.

Максимальные значения параметра GC – изменение радиального прироста за 10 лет, свидетельствуют о степени реакции дерева на нарушение (табл. 8). Условия местопроизрастания, сформировавшиеся в сообществах северных ШКЛ, являются наиболее экстремальными для *Pinus koraiensis* среди проанализированных видов (рис. 20). 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.

## Характеристика ускорений роста ключевых видов древостоя

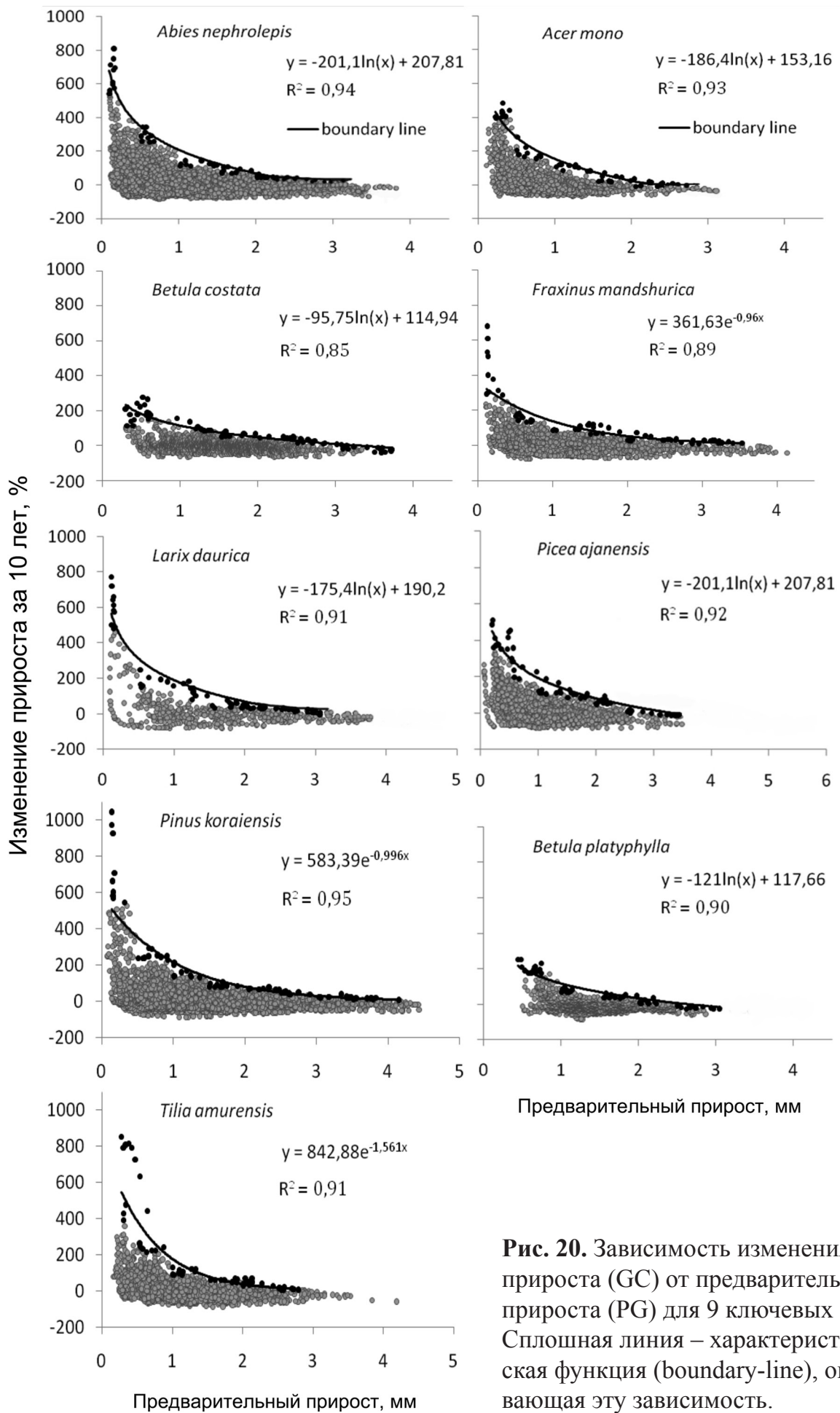
Вид	N	МАХ возраст, лет	Деревья, показавшие УР, %	УР <sub>ср</sub> , шт.	МАХ GC, %
<i>Abies nephrolepis</i>	6523	210	89	1,7	809
<i>Acer mono</i>	2299	260	100	2,5	484
<i>Betula costata</i>	1562	260	94	3	278
<i>Betula platyphylla</i>	1092	190	100	2,2	254
<i>Fraxinus mandshurica</i>	2576	200	100	2,2	681
<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.** GC – последующий радиальный прирост за 10 лет после образования светового окна (выраженный в % по отношению к предварительному приросту за 10 лет – PG). N – число годичных колец, УР<sub>ср</sub> – среднее для деревьев количество ускорений роста

Высокое значение GC также выявлено у *Abies nephrolepis* и *Larix cajanderi*, которые способны длительное время произрастать в состоянии стресса и резко увеличивать ростовые показатели вслед за образованием СО.

Наименьшей реакцией на образование световых окон 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 годичных колец), при улучшении условий либо не выходили из состояния угнетения, либо реагировали через 3–9 лет. То есть, находясь в состоянии критического уровня стресса, при улучшении условий, угнетенные деревья *Picea ajanensis* реагировали лишь спустя некоторое время.

*Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis* характеризуются избирательностью к условиям местопроизрастания: большая часть характеризуется невысокой степенью реакции на осветление полога. Однако имеются отдельные деревья, резко увеличившие свой прирост, что свидетельствует о росте растений в неблагоприятных условиях а также значительной реакции после образования окна.



**Рис. 20.** Зависимость изменения прироста (GC) от предварительного прироста (PG) для 9 ключевых видов. Сплошная линия – характеристическая функция (boundary-line), описывающая эту зависимость.

*Betula costata* и *B. platyphylla*, вышедшие в верхние яруса древостоя, произрастали в условиях более светлого полога по сравнению с другими видами. На это указывает наименьшая разница между предварительным (PG) и последующим приростом (GR), а также наибольшие значения минимальной ширины годичного кольца (рис. 20). Выход молодых деревьев данных видов в полог сопровождался относительно стабильным радиальным приростом, с умеренным увеличением ширины годичных колец при улучшении комплекса внешних условий.

Все ключевые виды ШКЛ способны произрастать в условиях угнетения; вырастают в полог посредством несколько повторяющихся событий УР разной величины; сохраняют способность к увеличению радиального прироста даже после выхода в верхний ярус древостоя.

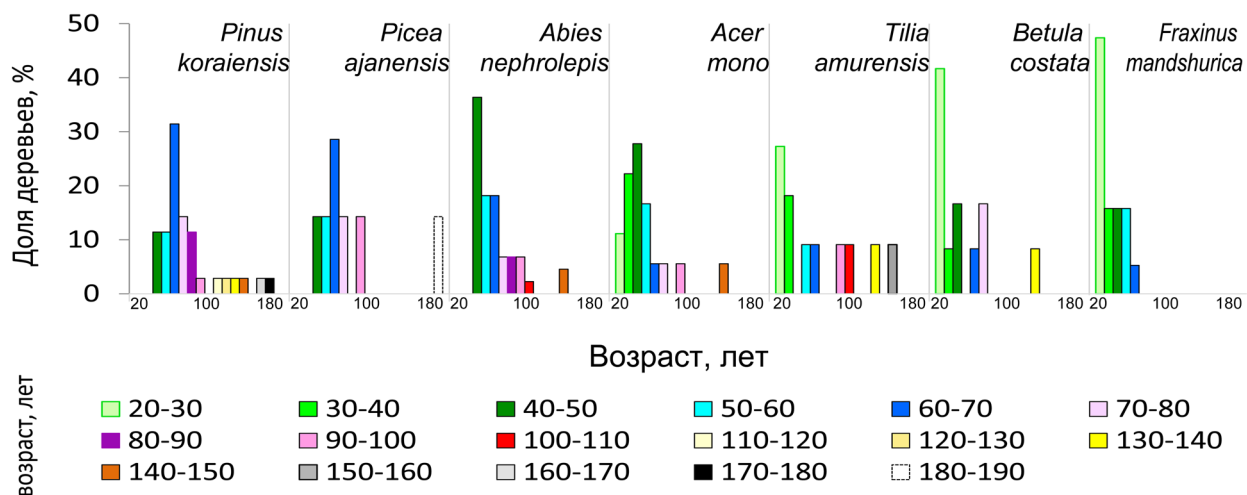
## 6.2. Периодичность в развитии древостоя

Распределение численности деревьев, отреагировавших на образование СО по возрасту всех видов позволяет выявить возраст вставания в полог разных видов (рис. 21).

Большая часть деревьев *Betula costata*, *Tilia amurensis* и *Fraxinus mandshurica* характеризуется увеличением ростовых показателей в возрасте 20–40 лет; *Pinus koraiensis* и *Larix cajanderi* – в возрасте 40–80 лет, однако для лиственницы характерно возобновление на осветленных участках после крупномасштабных изменений состояния полога. Для *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, деревья которых реагируют даже на незначительное осветление полога, выявлено ускорение ростовых показателей в 30–70 лет.

После образования окна 1–3 дерева значительно увеличили прирост (более чем на 50 % по сравнению с предварительным приростом); больше деревьев – увеличили прирост на 20–50 %, некоторые остались в угнетенном состоянии и лишь 1–2 дерева сохраняют значительный прирост уже после снижения влияния окна, в то время как остальные деревья значительно замедляют рост.

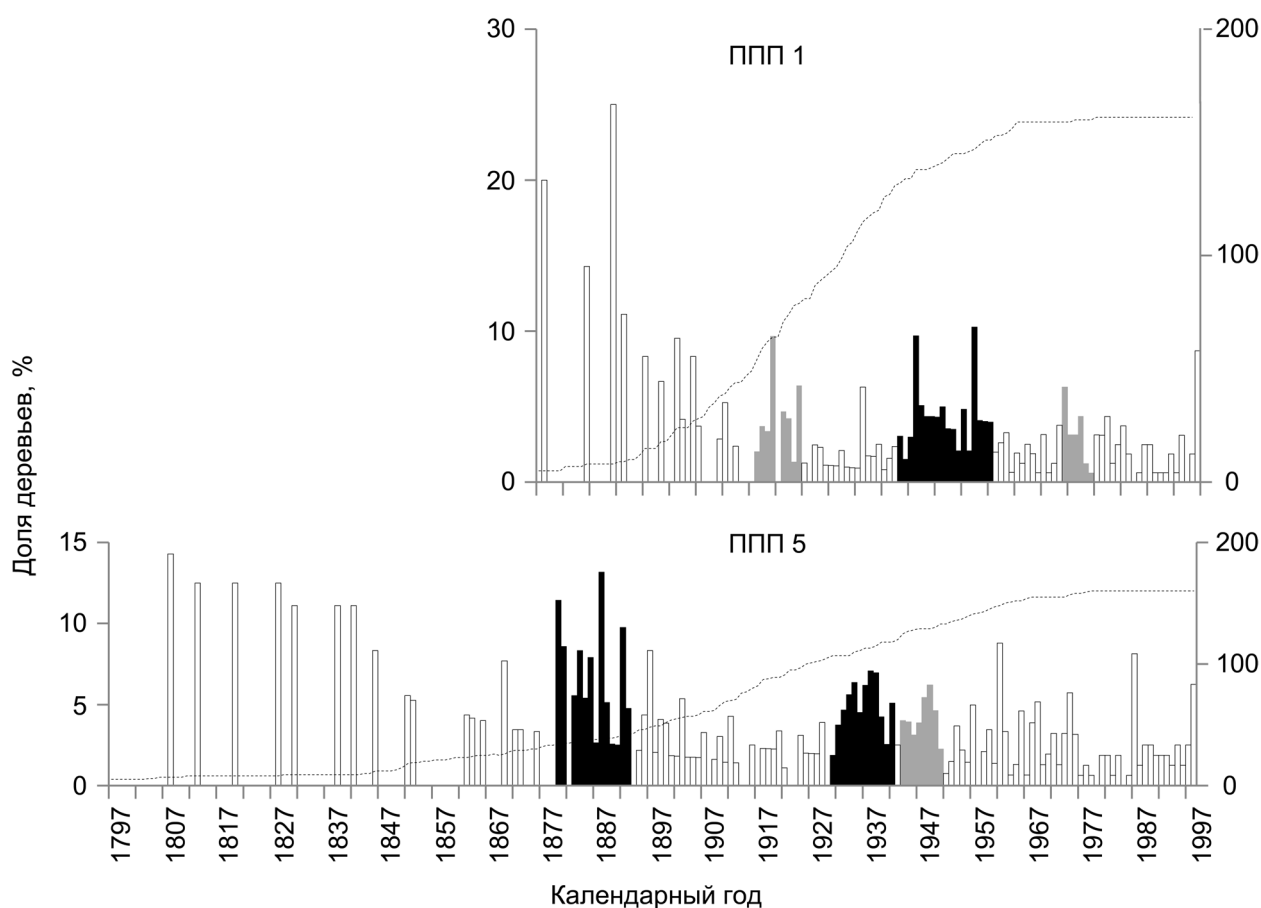
Микрогруппировки, сформировавшиеся в результате образования СО, – разновозрастны и находятся на разных этапах развития: на стадии активной деструкции древостоя в связи с большим возрастом деревьев; в относитель-



**Рис. 21.** Возраст первичного (первого в жизненном цикле) ускорения роста ключевых видов.

но стабильном состоянии, с замедлением ростовых показателей подпологовой растительности; на стадии начального зарастания новообразованных окон. Направленность динамики, скорость и площадь каждой микрогруппировки – различны. Результаты показали, что образованию микрогруппировок способствовало не одно большое СО, не говоря уж о частичном распаде древостоя, а несколько последовательно образованных СО, с интервалом образования 2–15 лет. Очевидно, данный механизм обеспечивает наиболее оптимальный рост древесных растений, ибо в случае одновременного роста большого числа деревьев усиливается конкурентный фактор, приводящий в дальнейшем сильному угнетению и смерти некоторых особей. Напротив, постепенное вращание в состав полога деревьев обеспечивается за счет высокого потенциала роста у молодых деревьев (по сравнению с взрослыми) и обуславливает присутствие видов с различными требованиями к многочисленным экологическим факторам, обеспечивая тем самым высокую устойчивость широколиственно-кедровых лесов к изменению факторов внешней среды.

Выявлено два события выпадения значительного числа деревьев на ППП № 1 и одно – на ППП № 5 (УР за 5 лет показали >25 % деревьев). Сопоставление дат значительных изменений структуры полога в исследованных сообществах не выявило их синхронности (рис. 22). Данные зарегистрированные изменения спровоцировали ускорение ростовых процессов у значительного числа деревьев. Максимальная доля деревьев, значительно увеличивших при-



**Рис. 22.** Хронология событий ускорений роста. Черным выделены периоды значительных изменений структуры полога (отреагировало >25 % деревьев за каждые 5 лет); серым выделены периоды увеличения числа событий ускорения роста (20–24,9 % за каждые 5 лет)

рост составляет 37 % (ППП № 1) и 27 % (ППП № 5). Также отмечены периоды увеличения доли деревьев, показавших ускорения роста средней величины (17–24 %).

### ***Постоянная пробная площадь № 1***

Первое зарегистрированное значительное событие изменение структуры полога произошло в 1879 году. В течение последующих 14 лет 71 % пробуренных деревьев, уже произрастававших в сообществе, ускорили рост, что также равно доле деревьев, характеризующихся замедленным приростом до осветления полога. Основная доля приходится на *Pinus koraiensis* (47 %) и *Acer mono* (20 %). Данное изменение произошло в результате формирования в этот период трех удаленных друг от друга СО. Одно из них, продолговатой формы, имело значительные размеры (около 30×50 м) и образовалось в результате выпадения группы деревьев разных видов. В нем выделяется 2 зоны, характер от-

ветной реакции молодых деревьев в которых – различен: в верхней части окна значительное ускорение роста (>50 %) показали группы деревьев *Acer mono*, возрастом 30–100 лет и 70–100-летние деревья *Pinus koraiensis*, диаметром 10–20 см (вычислено по кернам). В другой части СО значительное ускорение роста наблюдаются у группы рядом произрастающих 60–70-летних деревьев *Betula costata*, а средние – у *Pinus koraiensis* такого же возраста (рис. 22). Характер такой неоднородной реакции указывает на выпадение в первом случае крупного дерева *Pinus koraiensis* или *Picea ajanensis*. Также за весь исследованный период (1776–1998) резко прореагировавшие деревья кедра после 1913 года повторно ускорили рост, в то время как в нижней части окна деревья этого вида более не испытывали угнетения, показывая относительно равномерный прирост по диаметру. С 1880 по 1893 годы образовалось еще 2 СО в результате выпадения одиночных крупных деревьев.

Второе крупное событие осветления полога произошло спустя 52 года после начала первого – в 1931 году. В течение 12 последующих лет (1931–1943 годы) прореагировало 55 % пробуренных деревьев. Большая часть древостоя, показавшая ускорение роста, приходится на *Pinus koraiensis* (40 %), а также на комплекс лиственных пород первой величины: *Betula costata* (17 %), *Acer mono* (16 %), *Fraxinus mandshurica* (14 %) и *Tilia amurensis* (13 %). На долю *Abies nephrolepis* приходится всего 4,7 % ускоривших рост деревьев. Ни одно дерево *Picea ajanensis* не вышло из состояния угнетения за указанный период. Большинство прореагировавших деревьев на момент ускорения ростовых показателей было возрастом 50–70 лет. Осветление представляет собой почти одновременное формирование 5–7 СО, образованных в результате выпадения как лиственных, так и хвойных пород, о чем свидетельствует характер ответной реакции деревьев (степень ускорения роста, вид и местоположение прореагировавших деревьев).

В период с 1944 по 1951 год 29 % деревьев ускорило прирост (рис. 21). Данное осветление полога не относится к типу значительных (доля прореагировавших деревьев за 5 лет – >25 %). Однако доля деревьев, показавших ускорение прироста, довольно высока (20–25%), большинство в ней приходится на *Abies nephrolepis* (49 %) возрастом 50–70 лет.

### ***Постоянная пробная площадь №5***

В 1915 г. увеличилось число деревьев, ускоривших прирост (рис. 21). За 8 лет доля деревьев составила 31 % от произрастающих, большая часть в ней приходится на *Betula costata* (42 %) возрастом 20–30 лет. Увеличение прироста вызвано образованием нескольких СО расположенных в средней части пробной площади. В течение 18 последующих лет ускорение роста выявлено у *Betula costata* и *Pinus koraiensis*.

В 1942 г. зафиксировано начало значительного осветления. В течение 18 последующих лет 70 % деревьев ускорили прирост, большая доля которых приходится на *Abies nephrolepis* (26 %) и *Picea ajanensis* (18 %), возрастом около 50–70 лет. Также повторное ускорение роста показали несколько деревьев подчиненного яруса, первоначально ускорившие рост в 50–80 лет. Окна, образование которых способствовало выходу деревьев в полог, расположены разрозненно по всей пробной площади. Всего 3 % событий ускорения роста (от всех деревьев) приходится на деревья *Pinus koraiensis*, резким увеличением прироста большинства которых послужило образование одного СО.

Спустя 30 лет после начала значительного осветления наблюдается некоторое увеличение доли деревьев, характеризующихся ускорением роста (20,6 % деревьев), основная часть которых приходится на повторные (в жизни деревьев) события ускорения роста *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, первоначально прореагировавшие в период значительного осветления полога.

В результате работы были выявлены локальные нарушения целостности древесного полога и влияние гетерогенности данного процесса на групповую реакцию деревьев подчиненных ярусов. Одновременно с ускорением ростовых показателей деревьев в новообразованных окнах, в других частях сообщества (в старых окнах с сомкнутым пологом) у молодых деревьев происходит замедление роста. В целом это указывает, что в условиях отсутствия катастрофических нарушений, экосистемы северных ШКЛ характеризуются нелинейной направленностью динамических процессов. Сообщества представляют собой динамику мозаики разновозрастных микрогруппировок, находящихся на разных этапах своего развития. Данные согласуются с выводами

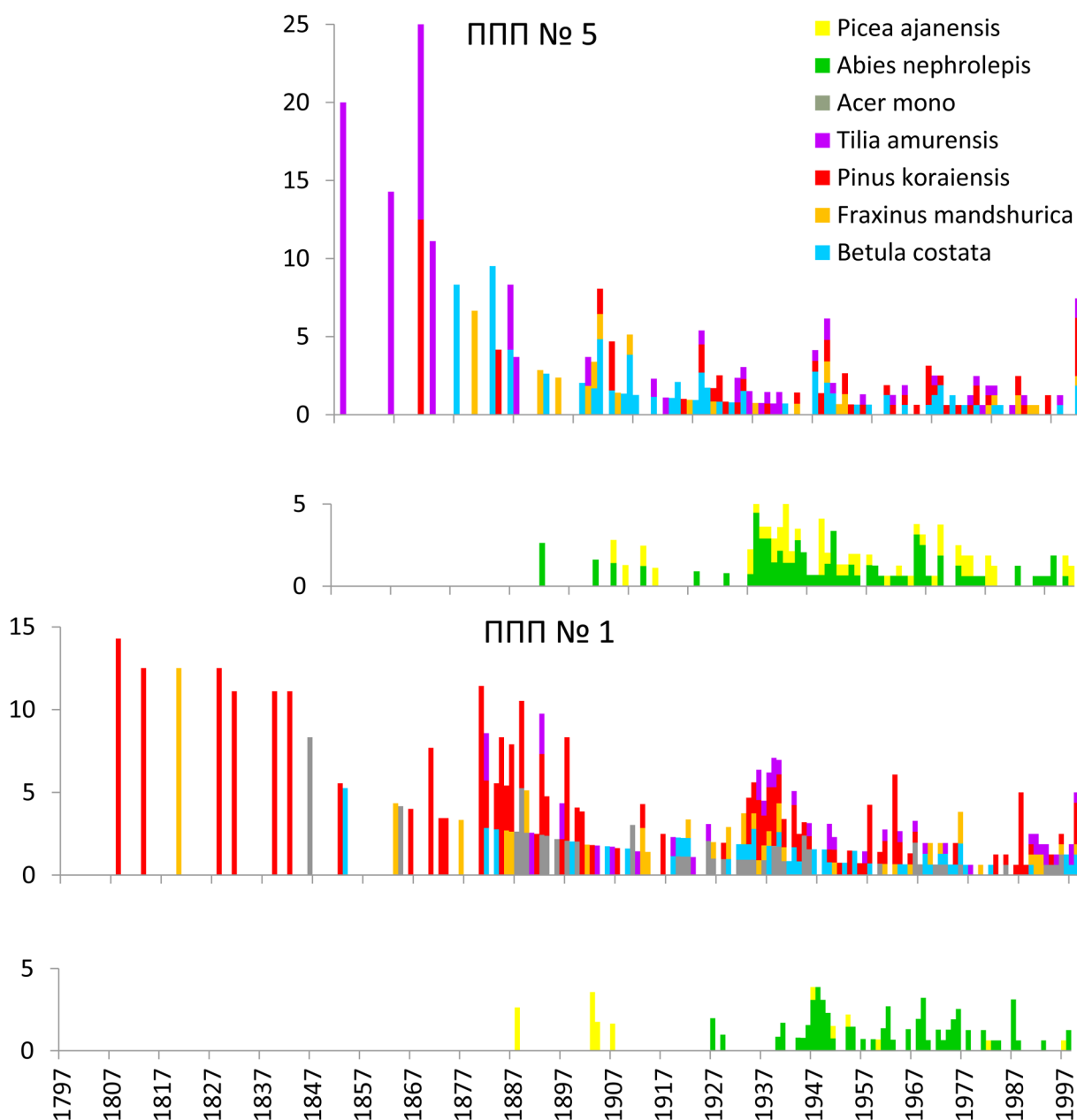
ряда работ (McCarthy, 2001; Восточноевропейские..., 2004). Выявлено, что режим естественных нарушений полого, обеспечивающий, по-видимому, устойчивое существование сообществ ШКЛ определяется постепенным умеренным образованием СО. Это является естественным и необходимым условием для поддержания сложноустроенной мозаичной структуры, сформированной видами с разными экологическими характеристиками и продолжительностью жизни. Размер элементов мозаики и их видовой состав определяется масштабами нарушений верхнего полого в результате усыхания субсенильных деревьев, а также длительностью восстановительных процессов в окнах. Развитие древостоя происходит скачкообразно за счёт резкой реакции большого числа деревьев различного возраста в ответ на улучшение условий вслед за осветлением полого. 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 и предотвращая успешное расселение и вращание в полог других видов сообщества.

Вращание молодых деревьев в состав главного и подчиненного яруса – неравномерно среди рассмотренных видов (рис. 23).

Выявлено чередование периодов УР темнохвойных и лиственных деревьев, а также *Pinus koraiensis* в результате формирования СО.

Спектральный анализ Фурье позволил выявить цикличность ускорений роста для каждого из проанализированных видов и для каждого сообщества в целом (рис. 24).

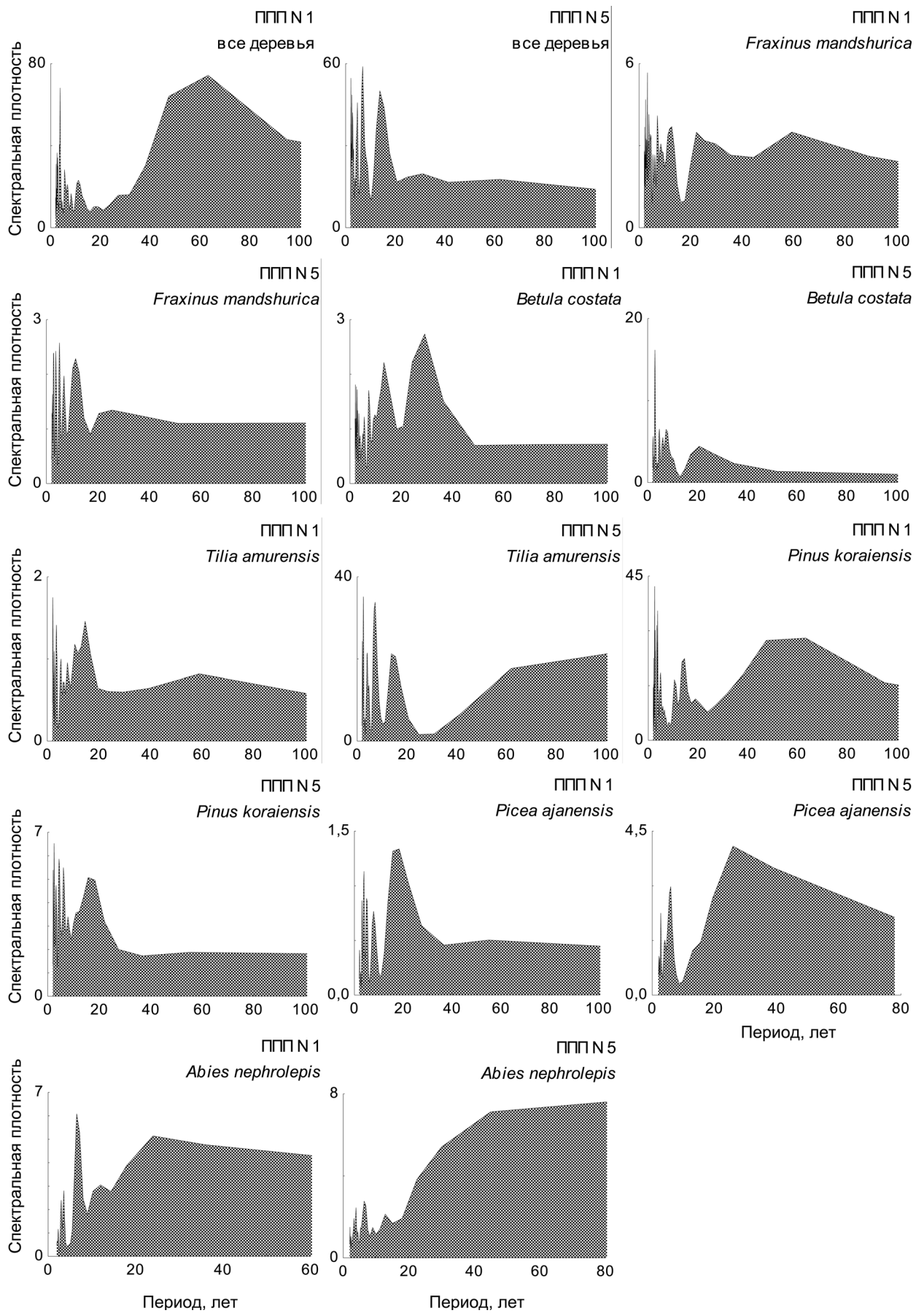
Анализ временных рядов показал, что самые мощные гармонические составляющие на ППП № 1 приходятся на период в 60 лет, а также в обоих исследованных сообществах – на период в 20 лет. То есть вращание деревьев в полог происходило с аналогичной периодичностью (20 лет). Несмотря на относительно равномерную скорость образования СО по моим данным, цикличность процесса ускорения ростовых процессов обеспечивается неравно-



**Рис. 23.** Хронология ускорений роста ключевых видов (по оси абсцисс-календарные годы, по оси ординат – доля деревьев, %)

мерным распределением деревьев, то есть наличием микрогруппировок. Таким образом, сгруппированность обеспечивает возможность улучшения роста большего числа деревьев при меньшей площади освещения полога (по сравнению с равномерным распределением).

Несмотря на то, что молодые и взрослые деревья чутко реагируют на освещение, выявленные микрогруппировки являются устойчивыми структурными элементами фитоценоза: на протяжении всего рассмотренного периода (200 лет) возобновление происходит преимущественно в группировках с учас-



**Рис. 24.** Спектры мощности временных рядов деревьев ключевых видов, показавших УР

тием материнского поколения в прошлом через промежуточную стадию. Так, формирование микрогруппировок с большой долей участия кедра на месте вывала способствует также ускоренному росту ясеня и липы на периферии СО, тем самым изменяя условия среды в сторону создания условий для успешного произрастания подроста кедра, в будущем обеспечивающего потенциальное расширение границ кедровой микрогруппировки. В то же время, выпадение из ее состава крупных материнских деревьев обуславливает расселение и ускоренный рост таких светолюбивых видов как береза. Береза, липа и ясень, обладая более высокой скоростью роста по сравнению с хвойными породами, реагируют и на изменение в составе темнохвойных микрогруппировок, что обуславливает переходные формы (хвойно-широколиственные микрогруппировки). Начальным этапом формирования микрогруппировок является образование СО, в зоне влияния которого молодые деревья одно за другим начинают вращать в полог, затем, спустя какое-то время, замедляют прирост, в то время как рядом, в результате образования другого СО, другие молодые деревья получают дополнительные преимущества. Этот процесс непрерывен, но, при этом, все его стадии связаны посредством взаимодействия деревьев микрогруппировки между собой, а также с внешней средой и в дальнейшем, вероятно, приводят к изменениям условий среды, унифицируя их в зоне совместного влияния (химический состав почвы, гидротермические условия, степень освещенности и пр.).

Необходимо отметить, что периоды формирования микрогруппировок неодинаковы: широколиственные микрогруппировки формируются в течение первых 1–3 лет, кедровые – в течение бóльшего времени, а образование темнохвойных микрогруппировок может растягиваться на 10 и более лет в результате постепенного вращания в состав микрогруппировки «периферийных» деревьев хвойных пород. После образования СО наблюдается увеличение доли подроста (до 1–2 м вглубь окна), что в дальнейшем обеспечит высокую долю деревьев данного поколения. Таким образом непрерывность динамики сообществ ШКЛ обеспечивается следующими условиями.

1. Окна находятся на разной стадии зарастания (чему способствует разный возраст окон).

2. Микрогруппировки – динамичны. То, что мы видим в данный момент, – не постоянная система микрогруппировок, а лишь суммарный эффект образованных в прошлом окон, заросших на данный момент. Соответственно, одна часть существующей на момент исследования крупной микрогруппировки может быть сформирована в результате образования одного окна, другая часть – другого окна. Более того, часть микрогруппировки может измениться в результате образования по соседству СО, в то время как другая её часть, лишённая прямого влияния этого окна не обеспечивает увеличения ростовых показателей деревьев, а наоборот, наблюдается их снижение за счет перераспределения ресурсов (опять же в пределах наблюдаемой на данный момент микрогруппировки). Таким образом, образование СО служит пусковым механизмом изменения установившейся ситуации в древостое, и там, где влияние окон ближе, деревья получают дополнительные преимущества. Косвенно, изменение условий можно проследить по быстро меняющемуся напочвенному покрову. Высокая динамичность границ синузид мохообразных, травянистых растений и кустарников свидетельствует об изменении границ микрогруппировок. Образование окна способствует ускорению процессов роста деревьев подчиненных ярусов и появлению или развитию возобновления. Состав деревьев, а также их рост зависят от размера нарушений, физико-химических условий эдафотопы, связанных с ситуацией в древостое до образования окна.

3. Наличие и длительность жизни поколений, а также их доленое участие в микрогруппировке обусловлены скоростью образования и типом СО. Вероятно, относительно постоянная умеренность, скорость и характер освещения полога (типы световых окон, виды деревьев, инициирующих образование окна) является необходимым условием для динамического равновесия экосистем северных ШКЛ.

4. Несмотря на абсолютно разновозрастный характер древостоя, одни микрогруппировки находятся на стадии активной деструкции древостоя в связи с большим возрастом деревьев, другие находятся в относительно стабильном, климаксовом состоянии и характеризуются замедлением ростовых показателей подпологовой растительности, третьи – на стадии начального зарастания новообразованных окон. При этом направленность динамики, время, скорость

и площадь отдельно каждого из данных процессов – различна. В результате возрастная структура сообщества (как суммарный результат возрастных структур всех микрогруппировок) может несколько варьировать.

## ГЛАВА 7. ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ СЕВЕРНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ

### 7.1. Роль групп в лесной экосистеме

Динамика лесных экосистем определяется комплексом причинно-следственных взаимодействий (Lam, Maguire, 2012). Важным индикатором развития сообществ, популяционной динамики, внутри- и межвидовой конкуренции, естественных нарушений (формирование СО), различий в условиях микроместообитаний и жизненных стратегий видов, является пространственная структура фитоценозов (Ricklefs, 1987; Green, 1989; Haase, 1995; Vacek, Lepš, 1996; Clark et al., 1999; Wiegand, Moloney, 2004; Wiegand et al., 2007; McIntire, Fajardo, 2009; Zhang C. et al., 2012, Zhang Y. et al., 2014). Распределение и ассоциации (связи) видов могут влиять на совместное произрастание, а также позволяют охарактеризовать механистические и динамические процессы многовидовых растительных сообществ (Manabe et al., 2000; Hubbell, 2001; Nishimura et al., 2002; Hou et al., 2004; Wiegand et al., 2007; McIntire, Fajardo, 2009). Согласно многим исследованиям, среди трёх основных типов распределения особей в популяции, агрегированный – наиболее распространенный в природе (Одум, 1986; Condit et al., 2000; Zhang et al., 2009), что может быть вызвано действием биотических и абиотических факторов: ограниченность дисперсии семян, вегетативного возобновления, оптимальных условий полога (Houle, 1994; Takahashi et al., 2001); гетерогенность условий эдафотопы (Harms et al., 2001; North et al., 2004; Palmiotto et al., 2004); осветление полога, обусловленное ветровалами (White, 1979; Pickett, White, 1985; Yamamoto, 1992; Duncan, 1993; Yamamoto, 1998); внутривидовая и межвидовая конкуренция (He, Duncan, 2000). В работе по взаимодействию пространственных структур ценопопуляций *Acer saccharum* и *Tsuga canadensis* верхней части полуострова Мичиган, L.E. Frelich с соавт. (1993) в качестве факторов, определяющих модель лесных фитоценозов указывают: 1) историю нарушений; 2) конкурентные взаимодействия; 3) инвазию видов. Кроме того, осветление полога само по себе может привести к усилению конкурентного фактора, влияя на окружающую среду и обеспечивая ресурсный потенциал экотопа, способствуя успешному возобновлению видов

(Veblen, 1992; Peterson, Pickett, 1995; White, Jentsch, 2001). При этом отмечено, что различные процессы, как и их сочетания, могут привести к одной и той же модели, а пространственная структура при этом является результатом взаимодействия различных факторов (He et al., 1997; Grau, 2000; Fonseca et al., 2004; Li et al., 2009).

Рядом авторов показано, что структурная организация лесных сообществ также связана с анализируемым пространственным и временным масштабом: картина пространственного распределения деревьев может значительно варьировать и иметь противоположный характер в зависимости от масштаба (Wiegand et al., 2000; Schurr et al., 2004; Fraver et al., 2014). Так в ряде работ выявлено, что виды, агрегированные на небольшом расстоянии между особями, в большем масштабе характеризуются случайным распределением (Hao et al., 2007; Lan et al., 2012). Также обнаружено, что СС снижается в сторону случайного распределения по мере роста (Wiegand et al., 2000; Salas et al., 2006), что согласуется с парадигмой гар-динамики (Омелько, Ухваткина, 2012). При этом причинами различия в пространственных структурах на разных стадиях развития являются различные события изменения структуры полога (Greig-Smith, 1952; Hahn et al., 2007; Hao et al., 2007; Mihok et al., 2007; Mataji et al., 2008; Sefidi et al., 2011, Akhavan et al., 2012). В то же время, в ряде работ получены противоположные результаты об увеличении СС по мере роста (Briggs, Gibson, 1992; He, Duncan, 2000; Nanami et al., 2011). Peterson C. J. и Squiers E. R. (1995) увеличение сгруппированности при переходе в верхние яруса древостоя объясняют межвидовой конкуренцией.

Одним из ключевых вопросов лесной экологии является исследование процесса формирования сообществ (Clements, 1916; Gleason, 1926; Götzenberger, 2012) и, как следствие, изучение влияния пространственной структуры и динамических процессов на совместное произрастание видов весьма актуально. Существует ряд гипотез, объясняющих устойчивое совместное произрастание видов, характеризующихся не только разными биологическими особенностями (степень теневыносливости, скорость роста и т.д.), требованиями к условиям среды, но и различной конкурентоспособностью. Q. Wang с соавт. (2014) классифицируют их в 3 противоположных, но не взаимоисключающих теории

в зависимости от природы ключевых факторов, способствующих совместному произрастанию видов: 1) биотическая «сборка» (biotic assemble), 2) абиотическая «сборка» (abiotic assemble) и 3) случайное рассеивание (stochastic dilution):

### ***Биотическая «сборка»***

В качестве основного фактора, определяющего совместное произрастание видов, выступает конкуренция. Таким образом, виды, характеризующиеся схожими экологическими требованиями к условиям среды, будут избегать совместного произрастания. Основной гипотезой данной группы является гипотеза Janzen-Connell (Janzen, 1970; Connell, 1971), согласно которой древесные виды в лесных сообществах имеют тенденцию к рассеянному произрастанию вблизи взрослых родительских, конспецифичных и даже близкородственных деревьев. Данная особенность сообществ, характеризующихся высоким биоразнообразием, объясняется тем, что видоспецифичные консументы поедают семена и всходы определенных видов рядом с взрослыми деревьями того же вида чаще, чем на расстоянии от них. Согласно гипотезе, внутривидовая конкуренция оказывает более сильное воздействие на пространственную структуру видов, по сравнению с межвидовой (Zhang et al., 2009). Таким образом, изреживание агрегаций снижает доминирование видов на локальном уровне вплоть до регулярного распределения (Duncan, 1991; Getzin et al., 2006; Cielofilho et al., 2007; Yamazaki et al., 2009; Gray, He, 2009; Van Mantgem et al., 2009; Amanzadeh et al., 2013). Также высокая смертность может, в свою очередь, освободить пространство для успешного возобновления других видов деревьев и тем самым способствовать поддержанию высокого разнообразия на локальном уровне. В то же время, произрастание подростка на расстоянии от материнских деревьев приведет к распределению деревьев следующего поколения на других местообитаниях, что приводит к снижению локальной плотности деревьев различных высотных размеров одного вида. Подтверждением являются отрицательные пространственные ассоциации между близкородственными видами (He et al., 1997; Tofts, Silvertown, 2000; Bunyavejchewin et al., 2003).

В работе L.S. Comita с соавт. (2014) приводится анализ опубликованных результатов исследований, проведенных с целью проверки гипотезы Janzen-

Connell за более чем 40-летний период. Несмотря на различия в плотности и расстоянии эффектов, в целом, гипотеза подтверждается большинством работ. Стоит также отметить, что гипотеза Janzen-Connell подтверждается частично, т.е. верна лишь для доли проанализированных видов, в то время как для остальных результаты – противоположны (Takahashi et al., 2001; Yamazaki et al., 2009; Wang et al., 2010).

### ***Абиотическая «сборка»***

В отличие от первой группы гипотез, в качестве основного фактора, определяющего совместное произрастание видов, выступает гетерогенность среды и как следствие – ограниченность условий местопроизрастания (MacArthur, Levins, 1964; Weiher, Keddy, 1999; Nakashizuka, 2001; Cornwell et al., 2006; Zhang et al., 2009). Так, виды с аналогичными экологическими требованиями к условиям произрастания могут сосуществовать в данной среде обитания (наиболее оптимальной для них). Фактическим подтверждением данной гипотезы выступает больший процент положительных ассоциаций особенно близкородственных видов по сравнению с филогенетически отдаленными (Harms et al., 2001; Hou et al., 2004; Losos, 2008; Ulrich et al., 2010), при этом характер мозаики зависит от сукцессионного и пространственного масштабов (Larson, Franklin, 2006). Высокая степень межвидовой конкуренции приводит к формированию моновидовых участков даже среди многовидовых сообществ (Hart et al., 1989; Frelich et al., 1998; Bockelmann, Neuhaus, 1999; Haase et al., 2001).

### ***Случайное рассеивание***

Согласно нейтральной теории, все особи всех видов являются экологически эквивалентными, т.е. характеризуются одинаковым потенциалом роста, а распределение видов определяется случайными процессами диссеминации, независимо от гетерогенности окружающей среды (Hubbell, 2001; Kraft et al., 2008). В работе по изучению взаимодействия пространственных структур видов на трёх пробных площадях, размером 25×50 га, T. Wiegand с соавт. (2012) выявили, что эффекты случайного рассеивания могут оказывать противоположное влияние на агрегированную структуру видов и тем самым приводят к случайному характеру их распределения. Сгруппированность особей одного

вида при этом увеличивает роль внутривидовой конкуренции (по сравнению с межвидовой) и в дальнейшем способствует укреплению видового разнообразия на локальном уровне (Hubbell, Foster, 1986; Levin, Pacala, 1997; Chesson, 2000; Chave et al., 2002; Ravento's et al., 2010). Роль случайных процессов возрастает в сообществах, характеризующихся богатым видовым разнообразием (Nakashizuka, 2001, Gravel et al., 2006).

Тем не менее, процессы, связанные со всеми тремя теориями, могут оказывать совместное влияние и тем самым в совокупности определяют стабилизирующий механизм устойчивого существования различных видов, а также процессы формирования и разнообразие пространственных структур (Duncan, 1991; Nishimura et al., 2002; Wright, 2002; Hou et al., 2004; Legendre et al., 2009; Raventós et al., 2010).

## **7.2. Группы в экосистемах широколиственно-кедровых лесов**

По полученным данным 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, что в целом указывает на ограниченность условий для возобновления древесных пород в данных сообществах. Аналогичные результаты получены и в ряде исследований других экосистем (MacArthur, Levins, 1964; Nakashizuka, 2001; Zhang et al., 2009).

В результате исследований выявлено, что основной причиной гетерогенности среды и, как следствие, агрегированного характера распределения особей подростка в ШКЛ являются процессы оконной динамики. В качестве подтверждения этого может выступать приуроченность большинства видов данных сообществ к СО разного размера (Возмищева и др., 2012). Результаты данных исследований подтверждают гипотезу изменения характера размещения деревьев в сторону случайного распределения по мере выхода в верхние яруса.

Распределение особей всего яруса подростка по сравнению со структурой подростка каждого вида – более равномерное, что свидетельствует о видовой

избирательности к условиям произрастания. Размер агрегаций подроста совпадает среди всех фитоценозов как для всего яруса (особи сгруппированы на дистанции до 25 метров), так и для каждого вида, с большей СС на меньшей дистанции между особями. Полученные результаты согласуются с выводами ряда авторов (Wiegand et al., 2000; Salas et al., 2006). В целом, размер групп 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 широколиственно-кедровых лесов южной (Hao et al., 2007) и средней (Ухваткина, Омелько, 2011) частей ареала.

Чтобы понять, каким образом осуществляется совместное произрастание видов, и как выявленные закономерности изменяются в ходе естественной динамики, я провела анализ взаимоотношений распределения видов в высотном горизонте. Особенное внимание было сконцентрировано на взаимоотношении *Pinus koraiensis* и темнохвойных пород (*Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*). Большое участие и особенности зонального распределения последних в северных широколиственно-кедровых лесах (Колесников, 1956) может усилить их конкурентоспособность в отношении главного эдификатора при благоприятном изменении условий среды. В результате анализа было выявлено, что подрост всех трёх видов имеет общую структуру, выраженную в наличии групп радиусом до 20 м, в пределах которых распределение видов на расстоянии 1–2 м – регулярное. Вероятно, высокая степень межвидовой конкуренции приводит к формированию моновидовых участков. Схожие данные получены в ряде работ (Hart et al., 1989; Haase et al., 1997; Frelich et al., 1998; Bockelmann, Neuhaus, 1999). В условиях северных кедровников не обнаружено положительной связи между темнохвойными породами, выявленной в широколиственно-кедровых лесах северо-востока Китая (Liu et al., 2014). Таким образом, влияние межвидовой конкуренции оказывает значительное влияние и на виды, характеризующиеся схожими требованиями к топографическим условиям.

Проанализированы взаимоотношения *Pinus koraiensis* и широколиственных пород – потенциальных строителей полога: *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis*. Некоторые авторы (Hubbell, 2001; Kraft et al., 2008) указывают, что независимо от экологических требований к условиям про-

израстания, деревья всех видов являются экологически эквивалентными. Распределение видов при этом определяется случайными процессами диссеминации, независимо от гетерогенности окружающей среды. Однако в результате наших исследований выявлено, что зарастание СО подростом *Pinus koraiensis*, *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica* и *Tilia amurensis* сопровождается дифференциацией ниши на начальном этапе. Деревья произрастают смешанными группами на дистанции между особями около 15 м, а также характеризуются сегрегацией на расстоянии 1–2 метра. Аналогичные результаты, полученные в других работах (Hao et al., 2007; Zhang et al., 2007). Liu Y.c соавт. (2014), выявили положительные ассоциации между *Tilia amurensis* и *Betula costata* и их одинаковые потребности в ресурсах, однако в данной работе строгой связи между данными видами не обнаружено.

В целом, 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 случайным распределением на расстоянии 1–2 м. Аналогичные данные были получены в исследованиях других авторов (Wang et al., 2010; Zhang et al., 2009; Liu, Jin, 2012; Liu et al., 2014).

По мнению многих авторов, межвидовая сегрегация на близких расстояниях между деревьями приводит к усилению внутривидовой конкуренции и, как следствие, – к изреживанию групп всех изученных видов в масштабе лесного сообщества (Hubbell, Foster, 1986; Levin, Pacala, 1997; Chesson, 2000; Chave et al., 2002; Ravento's et al., 2010; Wiegand et al., 2012). В результате данных исследований выявлено изменение характера распределения деревьев в экосистемах ШКЛ в сторону случайного распределения по мере выхода деревьев в верхние яруса. В ряде работ, посвященных их аналогам в Европе и Северной Америке, получены сходные данные, подтверждающие тезис о том, что изреживание агрегаций снижает доминирование видов на локальном уровне вплоть до рассеянного распределения (He, Duncan, 2000; Getzin et al., 2006; Van Mantgem et al., 2009; Amanzadeh et al., 2013). Некоторые авторы указывают, что в качестве основной причины различий в структуре ценопопуляций видов на разных временных и пространственных масштабах может быть не-

однородность мозаичности в сообществах (Boyden et al., 2005; Riginos et al., 2005). По нашим данным, положительная связь между парами видов в ряде случаев сохраняется среди деревьев верхнего яруса древостоя, что соответствует выводам некоторых авторов (Chen, Bradshaw, 1999; Lan et al., 2012). В то же время обнаружены отрицательные ассоциации между широколиственными и темнохвойными породами в верхних ярусах древостоя, распределение которых указывает на различную природу формирования их пространственной структуры.

Некоторые авторы указывают, что основной причиной изменения структурных характеристик сообществ и пространственной структуры деревьев в лесных экосистемах, подверженных воздействию ураганов, является фрагментарная смертность деревьев и ветровалы (Everham, Brokaw, 1996; Hanson, Lorimer, 2007; Xi et al., 2008). При этом, формирование СО в климаксовых сообществах – основной процесс, определяющий пространственные и временные закономерности лесных ландшафтов (Forman, 1995; Oliver, Larson, 1996; Franklin et al., 2002), ключевой фактор эволюционных стратегий растений (Gutschick, Bassirirad, 2003), влияющий на восстановительную динамику древесных пород в лесных экосистемах (White 1979; Pickett, White 1985; Yamamoto, 1992; Arévalo, Fernández-Palacios, 1998; Ban et al., 1998). Изменение структуры полога приводит к гетерогенности светового, температурного и гидрологического режима, условий среды (Collins, Pickett, 1988; Canham et al., 1990; Galhidy et al., 2006; Gagnon et al., 2004; Bouchard et al., 2005; Latif, Blackburn, 2010) и оказывает влияние на совместное произрастание видов (эффекты первого порядка) (Liu, 1997; Mori, Takeda, 2004). В ненарушенных лесных сообществах, характеризующихся высоким структурным разнообразием, значение конкуренции (эффекты второго порядка) может значительно варьировать, в зависимости от динамики формирования СО, индивидуальных особенностей деревьев и истории развития сообщества (Weldon, Slauson, 1986; Akhavan et al., 2012; Aakala et al., 2013). Таким образом, периодичность и интенсивность событий осветления полога (режимы нарушений) в смешанных лесных сообществах играют важную роль в совместном произрастании видов (Runkle, 1985; Liu, 1997; Ishikawa et al., 1999; Bergeron, 2000). Разные исследователи в

качестве основных факторов, определяющих состав лесных сообществ, указывают размер и частоту образования СО (Runkle, 1982; Brokaw, 1987), видовую принадлежность деревьев, выпадение которых из состава полога приводит к образованию окна (Woods, 1984), гетерогенность среды под пологом (Putz et al., 1983) и влияние подпологовой растительности (Ehrenfeld, 1980). В хвойно-широколиственных лесах умеренного пояса размеры СО варьируют от малых просветов в пологе, образованных выпадением одного или нескольких деревьев, вплоть до крупномасштабных вывалов, приводящих к смене сообщества (Runkle, 1985, 1991; Pickett, White, 1985; Runkle, Yetter, 1987; Canham, 1989; Veblen, Alaback, 1996; Foster et al., 1998; Romme et al., 1998; Turner et al., 1998; Drobyshev, 2001; Frelich, 2002; Margolis et al., 2007). Также деревья могут по-разному реагировать на нарушения различного размера и степени тяжести, в зависимости от собственных физиологических и экологических характеристик (Runkle, Yetter, 1987; Bergeron et al., 1998; Foster et al., 1998; Drobyshev, 1999). В условиях высокой сомкнутости полога формирование СО различного размера способствует возобновлению древесных пород и ускорению ростовых процессов оконной растительности (Runkle, Yetter, 1987; Lorimer, Frelich, 1989; Veblen et al., 1989; Schweingruber et al., 1990; Kobe et al., 1995; Liu, 1997). Большинство авторов указывается приуроченность теневыносливых видов к небольшим СО, в то время как светолюбивые виды, характеризующиеся быстрыми темпами роста, для успешного роста и развития требуют СО большего размера (Runkle, Yetter, 1987; Kobe et al., 1995; Liu, 1997; Zhang et al., 2014). Таким образом, многообразие СО может способствовать совместному произрастанию этих видов. В то же время результаты ряда исследований указывают на приуроченность теневыносливых видов к большим СО, образованным выпадением нескольких деревьев (Parish, Antos, 2004, 2006; Antos et al., 2005).

Полученные данные, по возобновлению в смешанных широколиственно-кедровых лесах на северном пределе их распространения, позволяют выявить некоторые закономерности динамики древесных ярусов. Обсуждение будет сосредоточено на следующих аспектах: 1) для старовозрастных широколиственно-кедровых лесов характерно мозаичное строение; размер элементов мозаики и их видовой состав определяются масштабами нарушений верхнего полога в

результате усыхания субсенильных деревьев, а также длительностью восстановительных процессов в окнах; 2) древостой сообществ формируется видами, которые по отношению к окнам могут быть классифицированы в 4 группы (по: Shugart, 1984): виды, формирующие верхний полог, способные возобновляться под пологом; виды, формирующие верхний полог, возобновляющиеся в окнах; виды, формирующие подчиненные ярусы древостоя, способные возобновляться под пологом; и виды, формирующие подчиненные ярусы древостоя, возобновляющиеся в окнах.

### *Pinus koraiensis*

Возобновление *Pinus koraiensis* наиболее успешно происходит в окнах древостоя, образующихся после вывала 2–3 деревьев верхнего полога. На связь кедров с открытым пологом указывают приуроченность его подроста к окнам, размер групп, соответствующий диаметрам окон после выпадения такого количества деревьев и соответствие периодов возобновления кедров периодам ускоренного роста старших деревьев во время осветления полога. Сходные закономерности наблюдались также на отработанных по этой же методике пробных площадях в Уссурийском и Сихотэ-Алинском заповедниках и в бассейнах рек Большая Уссурка и Алчан (приток Бикина) (Ishikawa et al., 1999), а также в широколиственно-кедровых лесах горных массивов Чан Бай и Лао Е Линь в китайской части ареала *P. koraiensis* (Wang, 1961; Okitsu, 1996; Namikawa, Wang, 1996). Таким образом, *P. koraiensis* относится к группе видов, требующих окон для возобновления и образующих окна при выпадении из древостоя. В то же время, распространение кедров – 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 кедров обычно проходят под сомкнутым пологом, где он достигает высоты 4–6 (8) м. Если за 60–80 лет не происходит осветления полога, подрост кедров погибает. Если окно формируется, кедр начинает активно расти, давая в этот период максимальные в своем жизненном цикле приросты по диаметру (Ishikawa et al., 1999). В следующие 80–120 лет он достигает верх-

него пологая древостоя. Таким образом, имея самый продолжительный жизненный цикл, *P. koraiensis* формирует структуру всего лесного сообщества. Для поддержания непрерывного потока поколений (Чумаченко, Смирнова, 2009) кедр в сообществе всегда должны формироваться окна, поэтому задаваемая ими мозаичная структура является характерной для широколиственно-кедровых лесов.

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.

### ***Picea ajanensis***

Возобновление *Picea ajanensis* в составе широколиственно-кедровых лесов на северном пределе распространения 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). Ель не нуждается в окнах для возобновления, более того, избегает их, по-видимому, по причине чрезмерной инсоляции, но формирует окна при отмирании. Окна заселяются видами, толерантными или требовательными к высокому освещению. При значительном участии ели в широколиственно-кедровом фитоценозе, массовое возобновление ели отмечалось в периоды между пиками совместного возобновления *Pinus koraiensis* и *Acer mono*.

### ***Betula costata* и *Tilia amurensis***

*Betula costata* успешно возобновляется только в окнах, но требует при этом еще большего осветления, чем кедр. Положение подростка вида в окне ближе к центру и к северной границе окна указывают на их большую требовательность к условиям освещения. По отношению к окнам в пологе этот вид следует рассматривать как требующий окон для возобновления и образующий 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. Если береза является основным заполнителем окон крупного размера, то липа либо формирует микрогруппировки совместно с кедром, либо заполняет окна малого размера, образованных выпадением 1–2 деревьев. Сходные закономерности характерны для *Ulmus laciniata*.

### ***Abies nephrolepis***

В северных широколиственно-кедровых лесах пихта обычно формирует подчиненный ярус древостоя. Характеризуется коротким жизненным циклом (180–200 лет), сильной теневыносливостью и толерантна к осветлению полога. Ее подрост наиболее обилен в окнах и в микрогруппировках с большим участием лиственных деревьев. В условиях естественной оконной динамики сообществ начинает и заканчивает жизненный цикл под пологом древостоя. В случае нарушений полога средней и высокой степени формирует сомкнутый ярус, существенно осложняющий возобновление других древесных видов.

### ***Acer mono***

Наиболее теневыносливый широколиственный вид, подрост которого в массе был отмечен под сомкнутым пологом. По отношению к окнам в пологе клен характеризуется как не требующий окон для возобновления и не создающий окон при выпадении из древостоя.

## **7.3. Динамика сообществ**

Одним из наиболее эффективных способов реконструкции динамики лесных сообществ являются методы древесно-кольцевого анализа (Baker et al., 2005; Bergeron, 2000; Dang et al., 2010). В последнее время дендрозкологические методы стали широко применяться для восстановления истории развития сообществ методом датировки и анализа событий ускорения роста и возобновления древесных видов. Они наиболее информативно характеризуют популяционную динамику, структуру и развитие сообществ (Fritts, Swetnam, 1989; Lorimer, Frelich, 1989; Frelich, Lorimer, 1991; Nowacki, Abrams, 1994; Veb-

len et al., 1994; Taylor et al., 1996; Bergeron et al., 2002; Frelich, 2002; Black, Abrams, 2003, 2004; Fraver, White, 2005), в том числе умеренных лесных экосистем (Frelich, Lorimer, 1991; Orwig, Abrams, 1994; Lusk, Smith, 1998; Ishikawa et al., 1999; Rozas, 2003; Taylor et al.; 2006; Ухваткина и др., 2011; Омелько, Ухваткина, 2013; Wang et al., 2014; Ухваткина и др., 2015; Omelko et al., 2016). Основными характеристиками ускорения роста деревьев являются: время возникновения, продолжительность и интенсивность (Nowacki, Abrams, 1997; Frelich, 2002; Stan, Daniels, 2010).

Результаты анализа интенсивности и хронологии ускорений роста в большинстве работ показывают, что теневыносливые виды редко выходят в полог без периода ускорения ростовых процессов, вызванного образованием СО (Denslow, 1995; Wright et al., 2003; Brienen, Zuidema, 2006). Для успешного произрастания светолюбивых видов необходимы крупные СО или совокупность нескольких, обеспечивающие также их успешное возобновление (Duchesne, Prévost, 2013). Результаты наших исследований показали, что для большинства широколиственных пород (*Betula costata*, *Tilia amurensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Acer mono*) первичное ускорение ростовых показателей наблюдалось в возрасте 20–40 лет, в то время как большинство деревьев хвойных пород в составе полога начали активный рост в возрасте 40–70 лет. Данные свидетельствуют о том, что молодые деревья широколиственных пород, в отличие от хвойных, не могут переносить длительный период замедленного прироста и при отсутствии улучшений условий выпадают из состава сообщества. В то же время формирование крупных окон не обязательно приведет к увеличению доли светолюбивых видов. Так в работе S. Fraver и A.S. White (2005) по изучению истории нарушений старовозрастных еловых лесов северной части штата Мэн выявили значительные изменения структуры полога в прошлом. Однако, несмотря на достаточно большие СО, *Picea rubens* Sarg., теневыносливый вид, сохранила господство в пологе, что характеризует локальную динамику как набор структурных, а не композиционных изменений в прошлом. Авторы объясняют данное явление сочетанием нескольких факторов: обилие «предварительного» подроста, способность вида переносить период угнетения и интенсивно реагировать на формирование окон, высокая продолжительность жизненного

цикла по сравнению с другими видами, произрастающими в сообществе. Более резкая реакция теневыносливых видов в ответ на формирование СО (по сравнению со светолюбивыми), выраженная в величине ускорения роста, была также отмечена в ряде работ (Minckler, 1967; Schlesinger, 1978; Black, Abrams, 2004). Однако в результате наших исследований выявлено, что экологический аналог – *Picea ajanensis* – после периода долгого и значительного угнетения не способен резко реагировать на осветления полога, возобновляется преимущественно под пологом.

Другой особенностью видов, произрастающих в лесных сообществах, характеризующихся высокой сомкнутостью древостоя, является выход в полог деревьев посредством нескольких событий ускорения роста, что также указывает на высокую чувствительность к изменению условий освещенности (Pickett, White, 1985; Wu et al., 1999; Zhang et al., 2007). В результате исследований выявлено, что на одно дерево *Pinus koraiensis* приходится в среднем 2,7 событий ускорения роста, однако большинство деревьев имело 1 основное продолжительное событие увеличения ростовых показателей. Аналогичные результаты получены в исследовании хвойно-широколиственных лесов северо-восточного Китая (Wang, Zhao, 2011; Zhao et al., 2012; Zhu et al., 2015): характер функции boundary-line, построенной по нашим данным, имеет черты сходства однако характеризуется более значительным изменением прироста (величина GR) при равных показателях предварительного прироста, что указывает на более экстремальную природу условий местопроизрастания данного вида в северных районах (заповедник «Бастак»).

Выявлено чередование периодов массового ускорения прироста большого числа деревьев (в наших исследованиях – максимум 37 % особей в течение 5 лет), а также периодов ускорения единичных деревьев в результате образования нескольких СО разного размера. В целом, режим нарушений северных ШКЛ, определяет форму гар-динамики как чередование периодов умеренных и значительных изменений структуры полога и обуславливает высокую мозаичность пространственной и разнородность возрастной структуры (Ishikawa et al., 1999; Омелько, Ухваткина, 2012; Zhang et al., 2014). Ассинхронность данных периодов в исследованных сообществах влияет не только на состав,

структуру и функционирование лесных сообществ, но и на динамику всей экосистемы (Whittaker, 1975; Frelich, 2002).

Длительность периода вращаения деревьев подчиненных ярусов в верхний полог древостоя в большей степени зависит не от видов, ускоривших прирост, а от величины нарушения. На обеих пробных площадях в результате более значительных нарушений увеличивается длительность периода ускорения ростовых процессов деревьев: при небольшом нарушении (20–24,9 % деревьев, ускоривших рост) реагируют в течение 5–8 лет, в то время как при более значительном – 12–18 лет. Разница между началом периодов ускорения радиального прироста значительного числа деревьев на ППП № 1 составляет 55 лет, а на ППП № 5 – 68 лет, что согласуется с результатами других исследований широколиственно-кедровых лесов (Ishikawa et al., 1999; Zhang et al., 2014; Omelko et al., 2016).

Основная причина низкой доли подроста и молодых деревьев *Betula costata* и *Picea ajanensis* на ППП № 1 – режим нарушений в течение последних нескольких десятилетий. Выпадения крупных лиственных деревьев верхнего полога привело к образованию СО большого размера, в то время как основным типом микроместообитания, благоприятным для возобновления ели и березы, является валеж прежде всего кедра и ели. На это также указывает малое число сухостойных деревьев темнохвойных пород. Ситуация усугубляется незначительным участием в том числе и генеративных деревьев *Picea ajanensis* в составе верхнего и подчиненного ярусов древостоя, неспособных, тем самым, произвести достаточное для успешного возобновления количество семян. В то же время широко представлена в верхнем ярусе *Betula costata*, большинство деревьев которой вошло в полог во время нарушения 1931–1943 годов.

Естественное выпадение ряда старовозрастных деревьев *Pinus koraiensis*, доминанта верхнего полога на момент исследования, приведет к снижению его участия в верхнем ярусе древостоя, в то время как незначительное число особей *Picea ajanensis* указывает на относительно неизменное участие ели в течение нескольких следующих десятилетий, независимо от режима нарушений.

На ППП № 5 присутствует большое число сухостойных деревьев *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, диаметр большинства которых соответствует воз-

расту 120–160 лет. Если к этому возрасту добавить длительность периода, в течение которого деревья не растут в связи с гибелью, а также отнять 60 лет (средний возраст резкого ускорения прироста данных видов по нашим данным), то получится, что большинство этих сухих деревьев вышло в полог в 1880–1920 годы, сдвигая дату начала нарушения 1915 года на 1880–1900 годы, а также объясняет последующее массовое отмирание деревьев *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* в 1980–1990 годах. Таким образом, начало значительного нарушения 1880 года, причиной которого в данном случае являются внешние факторы, в значительной степени оказавшие влияние на структуру сообществ в районе исследования, совпадает в обоих сообществах.

Характер вращания деревьев в полог, при достаточном количестве подраста ключевых видов характеризуется первоначальным ускорением прироста *Pinus koraiensis* и лиственных пород, а спустя некоторое время – остальных темнохвойных. Замедленная реакция ели и пихты вероятно обусловлена периодом перестройки фотосинтетического аппарата. Различия в характере реакции *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* проявляются в более равномерном вращании ели в полог. Различия в росте данных темнохвойных пород связаны с различиями в стратегиях роста (Condit et al., 1996; Wright et al., 2003): стратегия высокой смертности быстрорастущих пород (R-стратегия) и стратегия низкой смертности медленно растущих (С-стратегия) (Grime, 1973).

Малая доля значительных нарушений в исследованных сообществах не позволяет установить закономерности повторяемости их качественного состава. Однако выделяются несколько видов отдельных нарушений, характеризующихся схожим сценарием развития древостоя после образования СО и выражающихся в наличие однотипных микрогруппировок, характеризующихся определенными размерами, видовым составом, пространственной и возрастной структурой, находящихся на разных стадиях развития. В ходе естественной динамики при повторном нарушении возможен переход различных типов микрогруппировок друг в друга, а также изменение их числа и границ.

Результаты исследований показывают, что формирование СО в пологе климаксовых сообществ – основной процесс, определяющий пространственные и временные закономерности лесных сообществ, влияющий на восстановитель-

ную динамику древесных пород в лесных экосистемах северных ШКЛ, что в целом согласуется с выводами других авторов (Oliver, Larson, 1996; Franklin et al., 2002; Pickett, White 1985; Yamamoto, 1992; Ban et al., 1998). 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; Spies, Turner 1999; 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 древесные, 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 пре-

имущественно 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 оконной 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. Вростание 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 (укорения 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 / А.С. Дроздов, А.С. Возмищева, А.М. Омелько. 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 древообразующих 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 природных территорий в сохранении биоразнообразия: материалы IV Международной научно-практической конференции. Чебоксары, 2015. Т. 30, вып. 1. С. 79–84.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.
- Алексеев А.Ю. Закономерности роста и развития подроста кедра корейского // Региональные особенности ведения лесного хозяйства и лесопользования. Хабаровск: Изд-во ФГУ «ДальНИИЛХ», 2004. С. 93–104.
- Ахтямов М.Х. Эколого-флористическая классификация луговой растительности Еврейской автономной области Хабаровск: Хабаровский комплекс. науч.-исслед. ин-т ДВО АН СССР, 1987. 281 с.
- Бабурин А.А. Дубняки на рёлках в Больше-Хехцирском заповеднике // Восьмая конференция молодых учёных Дальнего Востока (секция биологических наук). Владивосток, 1965. С. 21–24.
- Будзан Д.В. Кедрово-широколиственные леса Сихотэ-Алиня, их строение и динамика. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Уссурийск, 2000. 20 с.
- Будищев А.Ф. Общий взгляд на главнейшие местности Приамурской области как в отношении лесов, так и поселений русских // Записки Зап.-Сиб. отд. ИРГО. Иркутск, 1867. Т. 9–10. С. 95–146.
- Бузыкин А.И. Взаимоотношения древостоя и подроста и смена поколений // Проблемы лесовосстановления: Всесоюз. научн. конф. М., 1974. С. 95–98.
- Василенко Н.А. Самоорганизация древесных ценозов. Владивосток: Дальнаука, 2008. 171 с.
- Васильев В.Н. Растительный покров Малого Хингана // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. М.; Л., 1937. Т. 2. С. 103–272.
- 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.
- 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>.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука. 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.

- Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Дроздов А.С., Возмищева А.С., Омелько А.М. Программа построения проекций крон деревьев Crowns. Св-во о гос. рег. № 2015611166 // Официальный бюллетень РОСПАТЕНТ «Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем». 2015. №2.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 54 с.
- Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 150 с.
- Дылис Н.В., Виппер П.Б. Леса западного склона среднего Сихотэ-Алиня. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 355 с.
- Ермоленко П.М. Влияние древесного и травяного ярусов на подрост кедра // Лесн. хоз-во. 1990. № 9. С. 25–28.
- Иванова И.Т., Ярошенко П.Д., Берстюкова К.П. Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья // Комаровские чтения. 1963. Вып. 3. С. 3–20.
- Ивашкевич Б.А. Маньчжурский лес. Описание восточной лесной концессии Общества китайской восточной железной дороги и план хозяйства на нее. Харбин, 1915. Вып. 1. 503 с.
- Ивашкевич Б.А. Очерк лесов восточной горной Маньчжурии // Изв. Лесн. ин-та. 1916. Т. 30, ч. 2. С. 163–232.
- Ивашкевич Б.А. Типы лесов Приморья и их экономическое значение // Производительные силы Дальнего Востока. 1927. Вып. 3. С. 3–20.
- Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46.
- Ивашкевич Б.А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.; Хабаровск: Дальгиз, 1933. 168 с.
- Исаков А.Т., Бузыкин А.И. Метод оценки естественного возобновления еловых лесов Прииссыккуля // Хвойные бореальной зоны. 2008. № 3/4. С. 203–208.
- Исмаилова Д.М., Назимова Д.И. Долговременная динамика фитоценотической структуры черневых пихтово-осиновых лесов // Лесоведение. 2007. № 3. С. 3–10.

- Кабанов Н.Е. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. 1937. Т. 2. С. 273–332.
- Калинин А.Ю., Рубцова Т.А. История заповедника «Бастак» // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 6–14.
- Калинин А.Ю., Фетисов Д.М. Природные условия заповедника // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 15–22.
- Кисилев Ф.И. Изучение хода роста кедровников Дальнего Востока // Сб. работ Даль НИИЛХ. 1948. Вып. 1. С. 151–158.
- Кисилев, Ф.И. Рост кедрово-лиственных древостоев в Майхинском опытном лесхозе // Лесн. хоз-во. 1953. № 1. С. 49–52.
- Колесников Б.П. Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 25–207.
- Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ СО АН СССР. 1956. Т. 2 (4), сер. ботан. 262 с.
- Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 183–245.
- Комаров В.Л. Ботанико-географические области бассейна Амура // Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Отд. ботаники. 1897. Т. 28, вып. 1. С. 35–46.
- Комаров В.Л. Южная граница Маньчжурской флористической области // Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Отд. ботаники. 1898. Т. 29, вып. 1. С. 32–41.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. Том 1 // Тр. Санкт-Петербургского бот. сада. 1901. Т. 20. С. 1–559.
- Комаров В.Л. Хвойные деревья Маньчжурии // Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Отд. ботаники. 1902. Т. 32, вып. 1. С. 230–235.
- Комарова Т.А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: Дальнаука, 1992. 183 с.
- Комарова Т.А. Сукцессии и актуальные вопросы их изучения // Общество – Среда – Развитие, научно–теоретический журнал. 2011. №. 1. С. 233–238.

- Комарова Т.А., Ухваткина О.Н., Трофимова А.Д. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ–Алиня // Бюллетень Ботанич. сада-института ДВО РАН. 2010. Вып. 5. С. 81–92.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Коркешко А.Л. Шкала теневыносливости древесных пород Дальнего Востока // Сообщ. ДВФ АН СССР. 1952. Вып. 4. С. 16–18.
- Корчагин А.А. Еловые леса Западного Притиманья (их строение и возобновление) в бассейне р. Мезенской Пижмы. Уч. зап. ЛГУ. 1956. № 213. С. 111–239.
- Корякин В.Н. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 359 с.
- Костенко В.А. Взаимосвязи птиц и млекопитающих с кедром корейским в лесах среднего и южного Сихотэ-Алиня и защита посевов кедра. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1966. 18 с.
- Крестов П.В., Ишикава Ю. Естественная динамика широколиственно–кедровых фитоценозов в Сихотэ–Алинском заповеднике // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток, 2000. С. 208–218.
- Крестов П.В., Рубцова Т.А. Растительность заповедника // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток: Дальнаука. 2007. С. 23–36.
- Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 1994. 182 с.
- Кудинов А.И. Естественное развитие кедровых лесов на юге Приморья // Лесоведение. 2000. № 6. С. 47–53.
- Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 2004. 368 с.
- Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2007. 336 с.
- Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.

- Куренцова Г.Э. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1967. 64 с.
- 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. 270 с.
- Лонкина Е.С. Лесная растительность заповедника «Бастак» // IX Дальневосточная конференция по заповедному делу (Владивосток, 20–22 октября 2010 г.) : материалы конф. Владивосток, 2010. С. 248–252.
- Любарский Л.В., Соловьев К.П., Трегубов Г.А., Цымек А.Я. Ясень маньчжурский. Хабаровск: Кн. изд-во, 1961. 127 с.
- Маак Р.К. Путешествие по долине р. Уссури. СПб, 1861. Т. 1, 2. 384 с.
- Мазинг, В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148–156.
- Манько Ю.И. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Естественное возобновление, строение и развитие. Ленинград: Наука, 1967. 224 с.
- Манько Ю.И. Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н. Некоторые итоги изучения естественной динамики хвойно-широколиственных и пихтово-еловых лесов Приморья // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск, 2008. Ч. 5: Геоботаника. С. 215–218.
- Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н. Грабовый широколиственно-елово-кедровый лес за период 1926-2003 гг. (Уссурийский заповедник, Южное Приморье) // Сибирский экологический журнал. 2009. № 6. С. 917–926.
- Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Е.В. Жабыко Е.В., Бутовец Г.Н., Орехова Т.П. Леса заповедника «Уссурийский» (мониторинг динамики). Владивосток: Дальнаука, 2010. 222 с.
- Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.
- Матвеева Н.В. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2006. № 8. С. 3–87.

- Миркин Б.М. Что такое растительное сообщество. М. 1986. 164 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 222 с.
- Моисеенко С.Н. Возобновление кедра корейского под пологом леса // Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск, 1963. Вып. 5. С. 214–223.
- Моисеенко С.Н. К вопросу о возрастной структуре и строении древостоев кедра корейского // Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск, 1965. Вып. 7. С. 75–93.
- Морозов Г.Ф. О типах насаждений и их значение в лесоводстве // Лесной журнал. 1904. Вып. 1. С. 6–25.
- Морозов Г.Ф. К вопросу о типах насаждений // Лесной журнал. 1907. Вып. 2. С. 168–178.
- Морозов Г.Ф. Учение о типах насаждений в связи со значением его для лесоводства (Вводный доклад для XI Всероссийского съезда в г. Туле). СПб., 1909. 56 с.
- Морозов Г.Ф. Внутренняя среда леса // Лесопромышленный вестник. 1916. № 38. С. 245–248; № 39. С. 253–259.
- Морозов Г.Ф. О типологическом изучении лесов // Лесной сборник: Труды Костромского научного общества по изучению местного края. 1917. Вып. 6. С. 3–20.
- Одум Ю. Экология / пер. с англ. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с., Т. 2. 376 с.
- Омелько А.М., Ухваткина О.Н. Особенности ГАР-динамики в хвойно-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 1. С. 106–113.
- Омелько А.М., Ухваткина О.Н. Совместное использование методов анализа пространственной структуры и восстановление истории нарушений древостоев в исследованиях естественной динамики смешанных лесов // Современные концепции и методы лесной экологии. Томск, 2013. С. 119–126.
- Омелько М.М., Омелько А.М., Омелько М.М. (мл.). Роль маньчжурской белки в возобновлении кедра корейского во вторичных широколиственных лесах Приморья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 68–72.
- Осипов С.В. Понятие «зональное местообитание» как средство изучения зональности растительного покрова // Современные проблемы ботаничес-

- кой географии, картографии, геоботаники. СПб: Ботанический ин-т РАН. 2000. С. 96–97.
- Осипов С.В. Понятия «плакор» и «зональное местообитание» и их использование при выявлении зональной растительности и зональных экосистем // Известия РАН. Серия географическая. 2006. №. 2. С. 59–65.
- Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Новая серия. Отд. биол. М., 1949. Т. 5. 303 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований / отв. ред. Н.В. Дылис. М.: Наука, 1974. 403 с.
- Проскуряков М.А. Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.
- Пукинская М.Ю. Динамика еловых лесов Северо-Запада России в связи с образованием окон. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2007. 18 с.
- Рубцова Т.А., Калинин А.Ю. Особо охраняемые природные территории Еврейской автономной области: состояние и перспективы развития. Владивосток: Дальнаука. 2011. 138 с.
- Рубцова Т.А., Крестов П.В., Майоренкова О.С., Фрисман Е.Я. Описание разнообразия и классификация лесной растительности Еврейской автономной области // Научные основы сохранения биоразнообразия Дальнего Востока России / под ред. А.В. Адрианова. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 141–156.
- Рубцова Т.А., Фетисов Д.М., Гелунов А.Н. Новое геоботаническое районирование Еврейской автономной области // Вестник ДВО РАН. 2016. № 1. С. 37–45.
- Симон Ф.Ф. Опыт исследования естественного возобновления сосны // Изв. Казан. ин-та сельского хозяйства и лесоводства. 1926. Вып. 3. С. 20–28.
- Смагин В.Н. Дубовые леса Приморья и пути их хозяйственного освоения // Вопросы развития лесного хозяйства и лесной промышленности Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 133–162.
- Смагин В.Н. Леса бассейна р. Уссури. М.: Наука, 1965. 271 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Коротков В.Н. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова // Лесоведение. 2015. № 5. С. 367–378.

- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино, 1990. 92 с.
- Соловьев К.П. Материалы к изучению растительного покрова полуострова Муравьева-Амурского // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Владивосток. 1935. Т. 1. С. 171–226.
- Соловьев К.П. К вопросу естественного возобновления хвойных пород ДВК // Вест. ДВФ АН СССР. 1937. № 22. С. 67–103.
- Соловьев К.П. Некоторые факторы, влияющие на возобновление кедра корейского под пологом леса и на лесосеках // Сб. работ ДальНИИЛХ. Хабаровск, 1948. Вып. 1. С. 58–107.
- Соловьев К.П. Кедрово-широколиственные леса и хозяйство в них. Хабаровск: Хаб. кн. изд-во, 1958. 368 с.
- Солодухин Е.Д. Лесоводственные основы хозяйства в кедровых лесах Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1965. 367 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С.С. Харкевич. Л., СПб.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Сочава В.Б. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботаника. 1944. № 1. С. 3–18.
- Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 283–320.
- Сукачев В.Н. Что такое фитоценоз? // Сов. ботаника. 1934. № 5. С. 4–18
- Ухваткина О.Н., Омелько А.М. Структура подроста и естественное возобновление в смешанном хвойно-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2011. № 3. С. 266–280.
- Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Гусев В.С. Режим естественных нарушений как фактор, определяющий формирование древостоя кедрово-широколиственного леса юга Российского Дальнего Востока // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2015.

Т. 9, №. 4. С. 35–38.

- Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Крестов П.В., Жмеренецкий А.А. Влияние частичных распадов древостоев кедрово-широколиственных лесов на процесс естественного возобновления // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2011. Т. 4, №. 4. С. 416–431.
- Фишер А.М. Естественное возобновление кедра корейского // Материалы по растительности и почвам Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. Филиал АН СССР, 1939. Вып. 1. С. 59–166.
- Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток: Дальнаука, 2007. 283 с.
- Флягина И.А. Лесовозобновление в кедровых лесах на восточных склонах Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1982. 177 с.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: Учебник. М.: Бином, 2007. 512 с.
- Цымек А.А. О групповом распределении деревьев в смешанных хвойно-лиственных лесах Дальнего Востока // Лесн. хоз-во. 1950. № 7. С. 63.
- Чернышев В.Д. Приспособление к свету подроста кедра корейского в различных эколого-фитоценологических условиях // Лесовосстановление в Приморском крае. Владивосток: Дальневост. Филиал АН СССР, 1969. С. 31–35.
- Чешев Л.С. Рубки и возобновление в еловых лесах Прииссыкукля. Фрунзе: ИЛИМ. 1974. 29 с.
- Чумаченко С.И., Смирнова О.В. Моделирование сукцессионной динамики насаждений // Лесоведение. 2009. № 6. С. 3–17.
- Широков А.И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19–27.
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурзбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебно-методич. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
- Щербаков И.П. Возобновление в основных типах лесов Южного Приморья. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 132 с.

- Ярошенко П.Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 3. С. 381–387.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. М.: Просвещение, 1969. 198 с.
- Aakala T., Fraver S., Palik B.J., D'Amato A.W. Spatially random mortality in old-growth red pine forests of Northern Minnesota // Canadian Journal of Forest Research. 2012. Vol. 42. P. 899–907.
- Abrams M.D., Orwig D.A. Structure, radial growth dynamics and recent climatic variations of a 320-year-old *Pinus rigida* rock outcrop community // Oecologia. 1995. Vol. 101. P. 353–360.
- Akhavan R., Sagheb-Talebi K., Zenner E.K., Safavimanesh F. Spatial patterns in different forest development stages of an intact old-growth Oriental beech forest in the Caspian region of Iran // European Journal of Forest Research. 2012. Vol. 131. P. 1355–1366.
- Amanzadeh B., Sagheb-Talebi K., Foumani B.S., Fadaie F., Camarero J.J., Linares J.C. Spatial distribution and volume of dead wood in unmanaged Caspian Beech (*Fagus orientalis*) forests from Northern Iran // Forests. 2013. Vol. 4. P. 751–765.
- Antos J.A., Guest H.J., Parish R. The tree seedling bank in an ancient montane forest: stress tolerators in a productive habitat // Journal of Ecology. 2005. Vol. 93. P. 536–543.
- Arabas K.B., Black B., Lentile L., Speer J., Sparks J. Disturbance history of a mixed conifer stand in Central Idaho // Tree-Ring Research. 2008. Vol. 64, N. 2. P. 67–80.
- Arévalo J.R., Fernández-Palacios J.M. Treefall gap characteristics and its influence on regeneration in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands) // Journal of Vegetation Science. 1998. Vol. 9. P. 297–306.
- Baker W.L. The landscape ecology of large disturbances in the design and management of nature reserves // Landscape Ecology. 1992. Vol. 7. P. 181–194.
- Baker P.J., Bunyavejchewin S., Oliver C.D., Ashton P.S. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in Western Thailand // Ecological Monographs. 2005. Vol. 75. P. 317–343.
- Ban Y., Xu H., Bergeron Y., Kneeshaw D.D. Gap regeneration of the shade-intolerant

- Larix gmelini* in oldgrowth boreal forests of northeastern China // Journal of Vegetation Science. 1998. Vol. 9. P. 529–536.
- Bergeron Y. Species and stand dynamics in the mixed-woods of Quebec's southern boreal forest // Ecology. 2000. Vol. 81. 1500–1516.
- Bergeron Y., Denneler B., Charron D., Girardin M.-P. Using dendrochronology to reconstruct disturbance and forest dynamics around lake Duparquet, northwestern Quebec // Dendrochronologia. 2002. Vol. 20. P. 175–189.
- Bergeron Y., Engelmark O., Harvey B., Morin H., Sirois L. Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: introduction // Journal of Vegetation Science. 1998. Vol. 9. P. 464–468.
- Black B.A., Abrams M.D. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria // Ecological Applications. 2003. Vol. 13. P. 1733–1749.
- Black B.A., Abrams M.D. Development and application of boundary-line release criteria // Dendrochronologia. 2004. Vol. 22. P. 31–42.
- Black B.A., Bliss L.C. Recovery sequence of *Picea mariana* – *Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northwest Territories, Canada // Canadian Journal of Botany. 1978. Vol. 56, N 17. P. 2020–2030.
- Black B.A., Colbert J.J., Pederson N. Relationship between radial growth rates and lifespan within North American species // Ecoscience. 2008. Vol. 15. P. 349–357.
- Bockelmann A.C., Neuhaus R. Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high-stress habitat in a European salt marsh // Journal of Ecology. 1999. Vol. 87, N. 3. P. 503–513.
- Bouchard M., Kneeshaw D.D., Bergeron Y. Mortality and stand renewal patterns in mixed forest stands following the last spruce budworm outbreak in western Québec // Forest Ecology and Management. 2005. Vol. 204. P. 297–313.
- Boyden S., Binkley D., Shepperd W. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range // Forest Ecology and Management. 2005. Vol. 219. P. 43–55.
- Brienen R.J.W., Zuidema P.A. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis // Journal of Ecology. 2006. Vol. 94. P. 481–493.
- Briggs J.M., Gibson D.J. Effect of burning on tree spatial patterns in a tallgrass prairie

- landscape // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1992. Vol. 119. P. 300–307.
- Brokaw N.V.L. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest // *Journal of Ecology*. 1987. Vol. 75. P. 9–19.
- Buchanan M.L., Hart J.L. Canopy disturbance history of old-growth *Quercus alba* sites in the eastern United States: examination of long-term trends and broad-scale patterns // *Forest Ecology and Management*. 2012. Vol. 267. P. 28–39.
- Bunyavejchewin S., La-Frankie J.V., Baker P.J., Kanzaki M., Ashton P., Yamakura T. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand // *Forest Ecology and Management*. 2003. Vol. 175. P. 87–101.
- Canham C.D. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 548–550.
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A., White P. S. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests // *Canadian Journal of Forest Research*. 1990. Vol. 20. P. 620–631.
- Carleton T.J., Maycock P.F., Arnup R., Gordon A.M. In situ regeneration of *Pinus strobus* and *P. resinosa* in the Great Lakes forest communities of Canada // *Journal of Vegetation Science*. 1996. Vol. 7. P. 431–444.
- Chave J., Muller-Landau H.C., Levin S.A. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity // *The American Naturalist*. 2002. Vol. 159. P. 1–23.
- Chen J., Bradshaw G.A. Forest structure in space: a case study of an old growth spruce forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China // *Forest Ecology and Management*. 1999. Vol. 120. P. 219–233.
- Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2000. Vol. 31. P. 343–366.
- Cielo-Filho R., Gneri M.A., Martins F.R. Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil // *Plant Ecology*. 2007. Vol. 190. P. 189–203.
- Clark J.S., Beckage B., Camill P., Cleveland B., Hillerislambers J., Lighter J., McLachlan J., Mohan J., Wyckoff P. Interpreting recruitment limitation in forests // *American Journal of Botany*. 1999. Vol. 86. P. 1–16.

- Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Publication of the Carnegie Institute. 1916. 512 p.
- Collins B.S., Pickett S.T.A. Response of herb layer cover to experimental canopy gaps // *The American Midland Naturalist*. 1988. Vol. 119, N. 2. P. 282–290.
- Comita L.S., Queenborough S.A., Eck J.L., Murphy S., Xu K., Krishnadas M., Beckman N., Zhu Y. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival // *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102, N. 2. P. 845–856.
- Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S.P., Foster R.B., Itoh A., LaFrankie J.V., Lee H.S., Losos E., Manokaran N., Sukumar R., Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species // *Science*. 2000. Vol. 288. P. 1414–1418.
- Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. Changes in a tropical forest with a shifting climate: results from a 50 ha permanent census plot in Panama // *Journal of Tropical Ecology*. 1996. Vol. 12. P. 231–256.
- Connell J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // *Dynamics of Populations*. 1971. P. 298–312.
- Cook E.R., Kairiukstis L.A. *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. London: Kluwer Academic Publishers, 1990. 394 p.
- Cornwell W.K., Schwilk D.W., Ackerly D.D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // *Ecology*. 2006. Vol. 87, N. 6. P. 1465–1471.
- Dang H.S., Zhang Y.J., Zhang K.R., Jiang M.X., Zhang Q.F. Age structure and regeneration of subalpine fir (*Abies fargesii*) forests across an altitudinal range in the Qinling Mountains, China // *Forest Ecology and Management*. 2010. Vol. 259. P. 547–554.
- Day F.P., Phillips D.L., Monk C.D. *Forest communities and patterns // Forest hydrology and ecology at Coweeta*. New York: Springer-Verlag. 1988. P. 141–149.
- Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1987. Vol. 18. P. 431–451.
- Denslow J.S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect // *Journal of Applied Ecology*. 1995. Vol. 5. P. 962–968.

- Denslow J.S., Newell E., Ellison A.M. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival on *Inga* seedlings // *Biotropica*. 1991. Vol. 23. P. 225–234.
- Drobyshev I.V. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in *Sphagnum myrtilloides* old-growth forests // *Forest Ecology and Management*. 1999. Vol. 115. P. 71–83.
- Drobyshev I.V. Effect of natural disturbances on the abundance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) regeneration in nemoral forests of the southern boreal zone // *Forest Ecology and Management*. 2001. Vol. 140. P. 151–161.
- Douglass A.E. Climatic cycles and tree-growth. Washington: Carnegie Institution of Washington publication, 1919. Vol. 1. 289 p.
- Duchesne L., Prevost M. Canopy disturbance and intertree competition: implications for tree growth and recruitment in two yellow birch-conifer stands in Quebec, Canada // *Journal of Forest Research*. 2013. Vol. 18. P. 168–178.
- Duncan R.P. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand // *Journal of Ecology*. 1991. Vol. 79. P. 1073–1084.
- Duncan R.P. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand // *Journal of Ecology*. 1993. Vol. 81. P. 403–416.
- Ehrenfeld J.G. Understory response to canopy gaps of varying sizes in a mature oak forest // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1980. Vol. 107. P. 29–41.
- Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1988. 731 p.
- Engelmark O., Bradshaw R.H.W., Bergeron Y. Disturbance dynamics in boreal forest // *Journal of Vegetation Science*. 1993. Vol. 4. P. 729–832.
- Everham E.M., Brokaw N.V.L. Forest damage and recovery from catastrophic wind // *Botanical Review*. 1996. Vol. 62. P. 113–185.
- Fonseca M.G., Martini A.M.Z., Santos F.A.M. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in southeast Brazil // *Journal of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15, N. 1. P. 41–48.
- Forman R.T.T. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. NY: Cambridge University Press, 1995. 632 p.
- Foster D.R., Knight D.H., Franklin J.F. Landscape patterns and legacies resulting

- from large, infrequent forest disturbances // *Ecosystems*. 1998. Vol. 1. P. 497–510.
- Foster J.R., Reiners W.A. Vegetation patterns in a virgin subalpine forest at Crawford Notch, White Mountains, New Hampshire // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1983. Vol. 110. P. 141–153.
- Foster J.R., Reiners W.A. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest // *Vegetatio*. 1986. Vol. 68. P. 109–114.
- Foster B.L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach // *Plant Ecology*. 2000. Vol. 146. P. 1–10.
- Franklin J.F., Spies T.A., Pelt R.V., Carey A.B., Thornburghx A.B., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K., Chen J. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 155. P. 399–423.
- Fraver S., D'Amato A.W., Bradford J. B., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen P.A. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning // *Journal of Vegetation Science*. 2014. Vol. 25. P. 374–385.
- Fraver S., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen P. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest // *Journal of Vegetation Science*. 2008. Vol. 19. P. 789–798.
- Fraver S., White A.S. Disturbance dynamics of old-growth *Picea rubens* forests of northern Maine // *Journal of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. P. 597–610.
- Fraver S., White A.S., Seymour R.S. Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA // *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97. P. 289–298.
- Frelich L.E. Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. NY: Cambridge University Press, 2002. 266 p.
- Frelich L.E., Calcote R.R., Davis M.B., Pastor J. Patch formation and maintenance in an oldgrowth hemlock-hardwood forest // *Ecology*. 1993. Vol. 4, N. 2. P. 513–527.
- Frelich L.E., Lorimer C.G. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood fo-

- rests of the upper great lakes region // *Ecological Monographs*. 1991. Vol. 61. P. 145–164.
- Frelich L.E., Reich P.B., Sugita S., Davis M.B., Friedman S.K. Neighborhood effects in forests: implications for within stand patch structure and management // *Journal of Ecology*. 1998. Vol. 86. P. 149–162.
- Fritts H.C., Swetnam T.W. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments // *Advances in Ecological Research*. Vol. 19. 1989. P. 111–188.
- Gagnon J.L., Jokela E.J., Moser W.K., Huber D.A. Characteristics of gaps and natural regeneration in mature longleaf pine flatwoods ecosystems // *Forest Ecology and Management*. 2004. Vol. 187. P. 373–380.
- Galhidy L., Mihok B., Hagyo A., Rajkai K., Standovar T. Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest // *Plant Ecology*. 2006. Vol. 183, N. 1. P. 133–145.
- Getzin S., Dean C., He F., Trofymow J.A., Wiegand K., Wiegand T. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island // *Ecography*. 2006. Vol. 29. P. 671–682.
- Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1926. Vol. 53. P. 7–26.
- Götzenberger L., de Bello F., Brathen K.A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., Lepš J., Lindborg R., Moora M., Pärtel M., Pellissier L., Pottier J., Vittoz P., Zobel K., Zobel M. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects // *Biological Reviews*. 2012. Vol. 87. P. 111–127.
- Gratzer G., Canham C., Dieckmann U., Fischer A., Iwasa Y., Law R., Lexer M.J., Sandmann M.J., Spies T.A., Splechtna B.E., Szwagrzyk J. Spatio-temporal development of forests – current trends in field methods and models // *Oikos*. 2004. Vol. 107. P. 3–5.
- Grau H.R. Regeneration patterns of *Cedrella lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests // *Journal of Tropical Ecology*. 2000. Vol. 16. P. 227–242.
- Gravel D., Canham C.D., Beaudet M., Messier C. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9. P. 399–409.

- Gray L., He F.L. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta // *Forest Ecology and Management*. 2009. Vol. 259. P. 98–106.
- Green D.G. Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics // *Vegetatio*. 1989. Vol. 82. P. 139–153.
- Greig-Smith P. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities // *Journal of Ecology*. 1952. Vol. 40. P. 316–330.
- Greller A.M. Deciduous forest // *North American terrestrial vegetation* / ed. M.G. Barbour. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1988. P. 287–316.
- Gutschick V.P., Bassirirad V.P. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences // *New Phytologist*. 2003. Vol. 160. P. 21–42.
- Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction // *Journal of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6. P. 575–582.
- Haase P., Pugnaire F., Clark S., Incoll L. Spatial pattern in *Cytisoides* shrubland on abandoned land in Southeastern Spain // *Journal of Vegetation Science*. 2001. Vol. 8, N. 5. P. 627–634.
- Hahn K., Madsen P., Lindholt S. Gap regeneration in four natural gaps in Suserup Skov: a mixed deciduous forest reserve in Denmark // *Ecological Bulletins*. 2007. Vol. 52. P. 133–145.
- Hanson J.J., Lorimer C.G. Forest structure and light regimes following moderate wind storms: implications for multi-cohort management // *Ecological Applications* 2007. Vol. 17. P. 1325–1340.
- Hao Z.Q., Zhang J., Song B., Ye J., Li B.H. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest // *Forest Ecology and Management*. 2007. Vol. 252. P. 1–11.
- Harms K.E., Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot // *Journal of Ecology*. 2001. Vol. 89. P. 947–959.
- Hart J.L., Horn S.P., Grissino-Mayer S.P. Fire history from soil charcoal in a mixed

- hardwood forest on the Cumberland Plateau, Tennessee, USA // *Journal of the Torrey Botanical Society*. 2008. Vol. 135. P. 401–410.
- Hart T.B., Hart J.A., Murphy P.G. Monodominant and species rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence // *The American Naturalist*. 1989. Vol. 133. P. 613–633.
- Hartley, H.O. Expectations, variances and covariances of ANOVA mean squares by synthesis // *Biometrics*. 1967. Vol. 23. P. 105–114.
- He F., Duncan R.P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest // *Journal of Ecology*. 2000. Vol. 88. P. 676–688.
- He F., Legendre P., LaFrankie J.V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest // *Journal of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8. P. 105–114.
- Holmes R.L. Dendrochronological program library [computer program]. Tucson: University of Arizona, 1995. 130 p.
- Hou J., Mi X., Liu C., Ma K. Spatial patterns and associations in a *Quercus-Betula* forest in northern China // *Journal of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15, N. 3. P. 407–414.
- Houle G. Spatio-temporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species – *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia* // *Journal of Ecology*. 1994. Vol. 82. P. 39–53.
- Hubbell S.P. A unified neutral theory of biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001. 392 p.
- Hubbell S.P., Foster R.B. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest // *Plant ecology*. 1986. P. 77–96.
- Hubbell S.P., Foster R.B., O'Brien S.T., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S.J., de Lao S.L. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest // *Science*. 1999. Vol. 283. P. 554–557.
- Ishikawa Y. Mosaic structure of a mixed forest in Nopporo Natural Forest, central Hokkaido // *Journal of Hokkaido College*. 1990. Vol. 23. P. 135–180.
- Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East // *Journal of Vegetation Science*. 1999. Vol. 10. P. 439–448.
- Janzen D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests // *The*

- American Naturalist. 1970. Vol. 104. P. 501–528.
- Jiang L.Q., Zhang W.J. Determination of keystone species in CSM food web: A topological analysis of network structure // Network Biology. 2015. Vol. 5, N. 1. P. 13–33.
- Kearsley J.B., Jackson S.T. History of a *Pinus strobus*-dominated stand in northern New York // Journal of Vegetation Science. 1997. Vol. 8. P. 425–436.
- Knapp R. Primary productivity of successional stages // Handbook of Vegetation Science. Hague: W. Junk. Vol. 8. P. 197–193.
- Kobe R.K., Pacala S.W., Silander J.A., Canham C.D. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance // Ecological Applications. 1995. Vol. 5. P. 517–532.
- Kraft N.J.B., Valencia R., Ackerly D.D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest // Science. 2008. Vol. 322. P. 580–582.
- Krestov P.V. Forest vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East) // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 93–180.
- Krestov P.V., Song J.S., Nakamura Y., Verkholat V.P. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia // Phytocoenologia. 2006. Vol. 36, N 1. P. 77–150.
- Kuuluvainen T., Syrjänen K., Kalliola R. Structure of a pristine *Picea abies* forest in north-eastern Europe // Journal of Vegetation Science. 1998. Vol. 9. P. 563–574.
- Lam T.Y., Maguire D.A. Structural equation modeling: theory and applications in forest management // International Journal of Forestry Research. 2012. Vol. 2012. P. 1–16.
- Lan G., Getzin S., Wiegand T., Hu Y., Xie G., Zhu H., Cao M. Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China // PlosOne. 2012. Vol. 7: e46074. doi: 10.1371/journal.pone.0046074.
- Larson A.J., Franklin J.F. Structural segregation and scales of spatial dependency in *Abies amabilis* forests // Journal of Vegetation Science. 2006. Vol. 17. P. 489–498.
- Latif A.Z., Blackburn G.A. The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest //

- International Journal of Biometeorology. 2010. Vol. 54. P. 119–129.
- Legendre P., Mi X., Ren H., Ma K., Yu M., Sun I.-F., He F. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China // *Ecology*. 2009. Vol. 90. P. 663–674.
- Levin S.A., Pacala S.W. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes // *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. NJ: Princeton University Press, 1997. P. 271–295.
- Li L., Huang Z.L., Ye W.H., Cao H.L., Wei S.G., Wang Z.G., Lian J.Y., Sun Y.F., Ma K.P., He F.L. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China // *Oikos*. 2009. Vol. 118 (4). P. 495–502.
- Liu Q.J. Structure and dynamics of the subalpine coniferous forest on Chang-bai mountain, China // *Plant Ecology*. 1997. Vol. 132. P. 97–105.
- Liu Y., Li F., Jin G. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest // *Journal of Plant Interactions*. 2014. Vol. 9, N. 1. P. 745–753.
- Lloyd S.P. Least square quantization in PCM // *IEEE Transactions on Information Theory*. 1982. Vol. IT-28, N. 2. P. 129–137.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. A method for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests // *Canadian Journal of Forest Research*. 1989. Vol. 19. P. 651–663.
- Losos J.B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species // *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11. P. 995–1007.
- Lu Z., Ma L., Gou Q. Concepts of keystone species and species importance in ecology // *Journal of Forestry Research*. 2001. Vol. 12, N. 4. P. 250–252.
- Lusk C.H., Smith B. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rainforest // *Ecology*. 1998. Vol. 79. P. 795–806.
- Lutmerding H.A., Demarchi D.A., Lea E.C., Meidinger D.V., Vold T. Describing ecosystems in the field. BC: Ministry of Forests, 1999. 260 p.
- MacArthur R., Levins R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1964. Vol. 51. P. 1207–1210.
- Manabe T., Nishimura N., Miura M., Yamamoto S. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in

- Japan // Plant Ecology. 2000. Vol. 151, N. 2. P. 181–197.
- Margolis E.Q., Swetnam T.W., Allen C.D. A stand-replacing fire history in upper montane forests of the southern Rocky Mountains // Canadian Journal of Forest Research. 2007. Vol. 37. P. 2227–2241.
- Mataji A., Babaie Kafaki S., Safaee H., Kiadaliri H. Spatial pattern of regeneration gaps in managed and unmanaged stands in natural Beech (*Fagus orientalis*) forests // Iranian Journal of Forest and Poplar Research. 2008. Vol. 16, N. 1. P. 149–157.
- Maximowicz C.J. Primitiae florum amurensis: Versuch einer Flora des Amur-Landes. St. Petersburg, Mem. Ac. Sci., 1859. №9. 532 pp.
- McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests // Environmental Reviews. 2001. Vol. 9. P. 1–59.
- McIntire E.J.B., Fajardo A. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns // Ecology. 2009. Vol. 90. P. 46–56.
- Mihok B., Galhidy L., Kenderes K., Standovar T. Gap regeneration patterns in a semi-natural beech forest stand in Hungary // Acta Silvatica & Lignaria Hungarica. 2007. Vol. 3. P. 31–45.
- Minckler L.S. Release and pruning can improve growth and quality of white oak // Journal of Forestry. 1967. Vol. 65. P. 654–655.
- Moloney K.A., Levin S.A. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics // Ecology. 1996. Vol. 77, N. 2. P. 375–394.
- Mori A., Takeda H. Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an oldgrowth subalpine forest in central Japan // Forest Ecology and Management. 2004. Vol. 200. P. 89–100.
- Nakamura Y., Krestov P.V. Coniferous forests of the temperate zone of Asia // Coniferous forests (Ecosystems of the World, Vol. 6). Amsterdam, Paris, London: Elsevier, 2005. P. 163–220.
- Nakashizuka T. Population dynamics of coniferous and broadleaved trees in a Japanese temperate mixed forest // Journal of Vegetation Science. 1991. Vol. 2. P. 413–418.
- Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests // Trends in Ecology and Evolution. 2001. Vol. 16. P. 205–210.
- Namikawa K., Wang F. Community structure of a mixed Korean pine (*Pinus korai-*

- ensis*)-hardwood forest in Xianobeihu Forestry Area, Ningan District, Heilongjiang Province, northeastern China // Japanese Journal of Forest Environment. 1996. Vol. 38. P. 35–42.
- Nanami S., Kawaguchi H., Yamakura T. Spatial pattern formation and relative importance of intra and interspecific competition in codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculate* // Ecological Research. 2011. Vol. 26, N. 1. P. 37–46.
- Nishimura N., Hara T., Miura M., Manabe T., Yamamoto S. Tree competition and species coexistence in a warm-temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan // Plant Ecology. 2002. Vol. 164. P. 235–248.
- North M., Chen J., Oakley B., Song B., Rudnicki M., Gray A., Innes J. Forest stand structure and pattern of oldgrowth western Hemlock/Douglas-fir and mixed-conifer forests // Forest Science. 2004. Vol. 50. P. 299–311.
- Nowacki J., Abrams M.D. Forest composition, structure, and disturbance of the Alan Seeger Natural Area, Huntingdon County, Pennsylvania // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1994. Vol. 121. P. 277–291.
- Nowacki J., Abrams M.D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67, N. 2. 225 p.
- Okitsu S. Growth characteristics and regeneration maner of the Korean Pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) on Mt. Changbai, Northeastern China // Natural Environmental Science Research. 1996. Vol. 9. P. 9–14.
- Oliver C.D. Forest development in North America following major disturbances // Forest Ecology and Management. 1981. Vol. 3. P. 53–68.
- Oliver C.D., Larson B.C. Forest stand dynamics (update edition). NY: John Wiley and Sons Inc., 1996. 521 p.
- Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Zhmerenetsky A.A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhotealin mountain range, Southeastern Russia // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 360. P. 221–234.
- Orwig D.A., Abrams M.D. Land-use history (1720–1992), composition, and dynamics of oak-pine forests within the Piedmont and Coast Plain of northern Virginia // Canadian Journal of Forest Research. 1994. Vol. 24. P. 1216–1225.

- Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // *American Naturalist*. 1969. Vol. 103, N. 929. P. 91–93.
- Palmiotto P.A., Davies S.J., Vogt K.A., Ashton M.S., Vogt D.J., Ashton P.S. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo // *Journal of Ecology*. 2004. Vol. 92, N. 4. P. 609–623.
- Parish R., Antos J.A. Structure and dynamics of an ancient montane forest in coastal British Columbia // *Oecologia*. 2004. Vol. 141. P. 562–576.
- Parish R., Antos J.A. Slow growth, long-lived trees, and minimal disturbance characterize the dynamics of an ancient, montane forest in coastal British Columbia // *Canadian Journal of Forest Research*. 2006. Vol. 36. P. 2826–2838.
- Parshall T. Canopy mortality and stand-scale change in a northern hemlock-hardwood forest // *Canadian Journal of Forest Research*. 1995. Vol. 25. P. 1466–1478.
- Peterson C.J., Pickett S.T.A. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown // *Ecology*. 1995. Vol. 76. P. 763–774.
- Peterson C.J., Squiers E.R. Competition and succession in an Aspen-white-pine forest // *Journal of Ecology*. 1995. Vol. 83. P. 449–457.
- Pickett S.T.A., White P.S. Patch dynamics: a synthesis // *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. NY: Academic Press, 1985. P. 371–384.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J., Paine R.T. Challenges in the quest for keystones // *BioScience*. 1996. Vol. 46. P. 609–620.
- Putz F.E., Coley P.D., Lu K., Montalvo A., Aiello A. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences // *Canadian Journal of Forest Research*. 1983. Vol. 13. P. 1011–1020.
- Quinby P.A. Self-replacement in old-growth white pine forests of Temagami, Ontario // *Forest Ecology and Management*. 1991. Vol. 41. P. 95–109.
- Raventós J., Wiegand T., De Luis M. Evidence for the spatial segregation hypothesis: a test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland // *Ecology*. 2010. Vol. 9. P. 2110–2120.
- Remmert H. (ed.). *The mosaic cycle concept of ecosystems* // *Ecological Studies*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. Vol. 85. 168 p.
- Ricklefs R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes //

- Science. 1987. Vol. 235 P. 167–171.
- Riginos C., Milton S.J. Context-dependent interactions between adult shrubs and seedlings in a semi-arid shrubland // *Journal of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16, N. 3. P. 331–340.
- Rinn F. TSAP-Win – time series analysis and presentation: dendrochronology and related applications. Heidelberg: Germany, 2003. 91 p.
- Romme W.H., Everham E.H., Frelich L.E., Moritz M.A., Sparks R.E. Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? // *Ecosystems*. 1998. Vol. 1. P. 524–534.
- Rozas V. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods // *Plant Ecology*. 2003. Vol. 167, N. 2. P. 193–212.
- Rubino D.L., McCarthy B.C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events // *Dendrochronologia*. 2004. Vol. 21. P. 97–115.
- Runkle J.R. Gap regeneration in some old-growth mesic forests of the eastern United States // *Ecology*. 1981. Vol. 62. P. 1041–1051.
- Runkle J.R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of the eastern United States // *Ecology*. 1982. Vol. 63. P. 1533–1546.
- Runkle J.R. Disturbance regimes in temperate forests // *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Orlando: Academic Press, 1985. P. 17–33.
- Runkle J.R. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance // *Canadian Journal of Forest Research*. 1990. Vol. 20. P. 632–641.
- Runkle J.R. Gap dynamics of old-growth eastern forests: management implications // *Natural Areas Journal*. 1991. Vol. 11. P. 19–25.
- Runkle J.R. Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern North America // *Ecology*. 2000. Vol. 81. P. 554–567.
- Runkle J.R., Yetter T.C. Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians // *Ecology*. 1987. Vol. 68. P. 417–424.
- Salas C., LeMay V., Núñez P., Pacheco P., Espinosa A. Spatial patterns in an old-growth *Nothofagus obliqua* forest in south-central Chile // *Forest Ecology and Management*. 2006. Vol. 231. P. 38–46.
- Schlesinger R.C. Increased growth of released white oak poles continues through

- two decades // *Journal of Forestry*. 1978. Vol. 76. P. 726–727.
- Schurr F.M., Bossdorf O., Milton S.J., Schumacher J. Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: a priori predicted versus observed pattern characteristics // *Plant Ecology*. 2004. Vol. 173. P. 271–282.
- Schweingruber F.H., Eckstein D., Serre-Bachet F., Bräker O.U. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology // *Dendrochronologia*. 1990. Vol. 8. P. 9–38.
- Sefidi K., Marvie Mohadjer M. R., Mosandl R., Copenheaver C.A. Canopy gaps and regeneration in old-growth oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky.) stands, northern Iran // *Forest Ecology and Management*. 2011. Vol. 262, N. 6. P. 1094–1099.
- Shelford V.E. *The ecology of North America*. Urbana: University of Illinois Press, 1963. 610 p.
- Shibistova O., Lloyd J., Evgrafova S., Savushkina N., Zrazhevskaya G., Arneth A., Knohl A., Kolle O., Schulze E.-D. Seasonal and spatial variability in soil CO<sub>2</sub> efflux rates for a central Siberian *Pinus sylvestris* forest // *Tellus*. 2002. Vol. 55. P. 552–567.
- Shugart H.H. *A theory of forest dynamics*. New York: Springer-Verlag, 1984. 278 p.
- Shugart H.H., Saatchi S., Hall F.G. Importance of structure and its measurement in quantifying function of forest ecosystems // *Journal of Geophysical Research*. 2010. Vol. 115. DOI: 10.1029/2009JG000993.
- Spies T.A., Turner M.G. *Dynamic forest mosaics // Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. P. 95–160.
- Splechtna B.E., Gratzer G. Natural disturbances in Central European forests: approaches and preliminary results from Rothwald, Austria // *Forest Snow and Landscape Research*. 2005. Vol. 79. P. 57–67.
- Stan A.B., Daniels L.D. Calibrating the radial-growth averaging method for detecting releases in old-growth forests of coastal British Columbia, Canada // *Dendrochronologia*. 2010. Vol. 28. P. 135–147.
- Steinhaus H. Sur la division des corps matériels en parties // *Bull. Acad. Polon. Sci.* 1957. Vol. 4, N. 12. P. 801–804.
- Stokes M.A., Smiley T.L. *An introduction to tree-ring dating*. Tucson: University of

- Arizona Press, 1968. 73 p.
- Stoyan D., Stoyan H. Fractals, random shapes and point fields // Methods of Geometrical Statistics. Chichester: Wiley, 1994. 297 p.
- Takahashi K., Seino T., Kohyama T. Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broad-leaved tree species // Canadian Journal of Forest Research. 2001. Vol. 31. P. 1336–1347.
- Taylor A.H., Jang S.W., Zhao L.J., Liang C.P., Miao C.J., Huang J.Y. Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies – Picea* forests in southwestern China // Forest Ecology and Management. 2006. Vol. 223. P. 303–317.
- Taylor A.H., Qinx A.H., Liu J. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China // Vegetatio. 1996. Vol. 124. P. 25–38.
- Tofts R., Silvertown J. Niche differences and their relation to species' traits in *Cirsium vulgare* and *Cirsium eriophorum* // Folia Geobotanica. 2000. Vol. 35. P. 231–240.
- Turner M.G., Baker W.L., Peterson C.J., Peet R.K. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances // Ecosystems. 1998. Vol. 1. P. 511–523.
- Ulrich W., Ollik M., Ugland K.I. A meta-analysis of species-abundance distributions // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 1149–1155.
- Vacek S., Lepš J. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. P. 789–798.
- Van Mantgem P. J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fule P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H., Veblen T.T. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States // Science. 2009. Vol. 323 P. 521–524.
- Veblen T.T. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient // Ecology. 1989. Vol. 70. P. 541–543.
- Veblen T.T. Regeneration dynamics // Plant Succession: Theory and Prediction. London: Chapman and Hall, 1992. P. 152–187.
- Veblen T.T., Alaback P.B. A comparative review of forest dynamics and disturbance in the temperate rainforests in North and South America // High latitude rain

- forests of the west coast of the Americas: climate, hydrology, ecology and conservation. Dordrecht: Springer-Verlag, 1996. P. 173–213.
- Veblen T.T., Hadley K.S., Nel E.M., Kitzberger E.M., Reid M.S., Villalba R. Disturbance regime and disturbance interactions in a Rock Mountains subalpine forest // *Journal of Ecology*. 1994. Vol. 82. P. 125–135.
- Veblen T.T., Hadley K.S., Reid M.S., Rebertus M.S. Blowdown and stand development in a Colorado subalpine forest // *Canadian Journal of Forest Research*. 1989. Vol. 19. P. 1218–1225.
- Wang C. *The forests of China*. NY: Harvard University Press, 1961. 276 p.
- Wang Q., Bao D., Guo Y., Lu J., Lu Z., Xu Y., Zhang K., Liu H., Meng H., Jiang M., Qiao X., Huang H. Species associations in a species-rich subtropical forest were not well-explained by stochastic geometry of biodiversity // *PlosOne*. 2014. Vol. 9 (5). DOI: 10.1371/journal.pone.0097300.
- Wang X., Wiegand T., Hao Z., Li B., Ye J., Lin F. Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China // *Journal of Ecology*. 2010. Vol. 98. P. 674–686.
- Weiher E., Keddy P. *Ecological assembly rules perspectives, advances, retreats*. NY: Cambridge University Press, 1999. 430 p.
- Weiskittel A.R., Hix D.M. Canopy gap characteristics of an oak-beech-maple old-growth forest in Northeastern Ohio // *Ohio Journal of Science*. 2003. Vol. 103, N. 4. P. 111–115.
- Weldon C.W., Slauson W.L. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications // *The Quarterly Review of Biology* 1986. Vol. 61. P. 23–44.
- White M.A., Running S.W., Thornton P.E. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest // *International Journal of Biometeorology*. 1999. Vol. 42. P. 139–145.
- White P.S. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation // *Botanical Review*. 1979. Vol. 45. P. 22–299.
- White P.S., Jentsch A. The search for generality in studies of disturbance and ecosystems dynamics // *Progress in Botany*. 2001. Vol. 62. P. 399–449.

- Whitmore T.C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 536–538.
- Whittaker R.H. *Communities and ecosystems*. Second edition. NY: MacMillan Publishing, 1975. 385 p.
- Wiegand K., Jeltsch F., Ward D. Do spatial effects play a role in the spatial distribution of desert-dwelling *Acacia raddiana*? // *Journal of Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. P. 473–484.
- Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N. Species association in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest // *The American Naturalist*. 2007. Vol. 170. P. 77–95.
- Wiegand T., Huth A., Getzin S., Wang S., Hao Z., Gunatilleke C.V.S., Gunatilleke I. Testing the independent species arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity // *Proceedings of the Royal Society*. 2012. Vol. 279. P. 3312–3320.
- Wiegand T., Moloney K.A. Rings, circles, and nullmodels for point pattern analysis in ecology // *Oikos*. 2004. Vol. 104. P. 209–229.
- Wiegand T., Moloney K.A. *A Handbook of spatial point pattern analysis in ecology*. NY: Chapman and Hall, 2014. 496 p.
- Winer B.J., Brown D.R., Michels K.M. *Statistical principles in experimental design*. 3rd ed. Boston: Mc Graw Hill, 1991. 380 p.
- Woods K.D. Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock-northern hardwood forests // *Vegetatio*. 1984. Vol. 56. P. 87–107.
- Wright S.J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence // *Oecologia*. 2002. Vol. 130. 1–14.
- Wright S.J., Muller-Landau H.C., Condit R., Hubbell S. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees // *Ecology*. 2003. Vol. 84. P. 3174–3185.
- Wu X., McCormick J.F., Busing R.T. Growth pattern of *Picea rubens* prior to canopy recruitment // *Journal of Plant Ecology*. 1999. Vol. 140. P. 245–253.
- Xi W.M., Peet R.K., Urban D.L. Changes in forest structure, species diversity and spatial pattern following hurricane disturbance in a Piedmont North Carolina forest, USA // *Journal of Plant Ecology*. 2008. Vol. 1, N. 1. P. 43–57.
- Yamamoto S. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests // *Botanical Magazine*

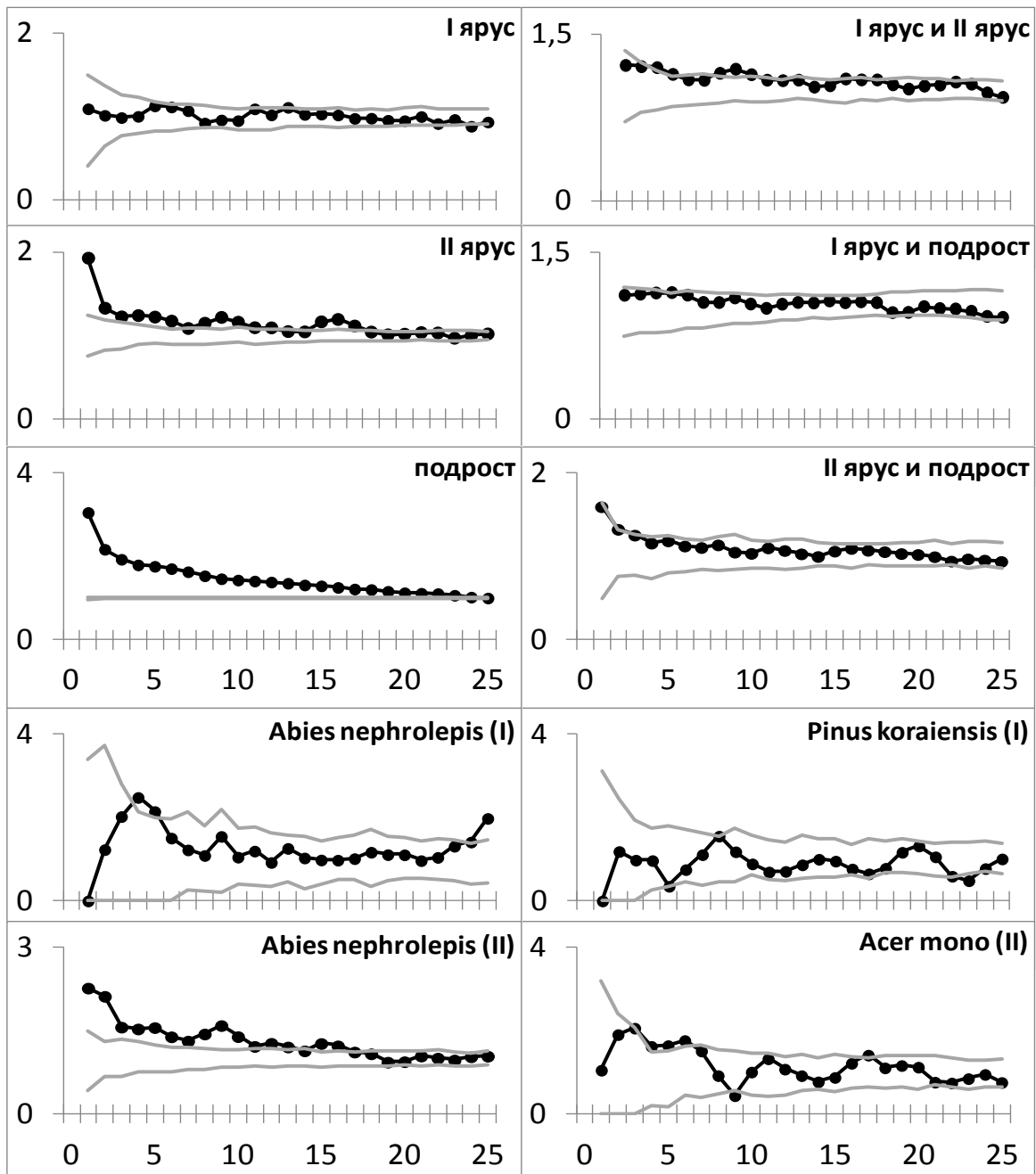
- Tokyo. 1989. Vol. 102. P. 93–114.
- Yamamoto S. Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan // Botanical Magazine, Tokyo. 1992. Vol. 105. P. 29–45.
- Yamamoto S. Gap characteristics and gap regeneration in a subalpine coniferous forest on the Mount Ontake, central Honshu, Japan // Ecological Research. 1993. Vol. 8. P. 277–285.
- Yamamoto S. Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan // Vegetatio. 1996. Vol. 127. P. 203–213.
- Yamamoto S. Gap-disturbance regimes in different forest types of Japan // Journal of Sustainable Forestry. 1998. Vol. 6. P. 223–235.
- Yamazaki M., Iwamoto S., Seiwa K. Distance- and density-dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest // Plant Ecology. 2009. Vol. 201. P. 181–196.
- Zhang C., Zhao Y., Zhao X., Gadow K.V. Species-habitat associations in a northern temperate forest in China // Silva Fennica. 2012. Vol. 46, N. 4. P. 501–519.
- Zhang J., Hao Z., Sun I.-F., Song B., Ye J., Li B., Wang X. Density dependence on tree survival in an old-growth temperate forest in northeastern China // Annals of Forest Science. 2009. Vol. 66. P. 204.
- Zhang Q., Jiang M., Chen F. Canopy recruitment in the beech (*Fagus engleriana*) forest of Mt. Shennongjia, central China // Journal of Forest Research. 2007. Vol. 12. P. 63–67.
- Zhang Y., Drobyshev I., Gao L.S., Zhao X.H., Bergeron Y. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North-Eastern China // Dendrochronologia. 2014. Vol. 32. P. 21–31.
- Zhao F.F., Xu Z.X., Zhang L. Changes in streamflow regime following vegetation changes from paired catchments // Hydrological Processes. 2012. Vol. 26. P. 1561–1573.
- Zhu L.J., Jin G.Z., Wang X.C. Reconstruction of disturbance history of a typical broad-leaved *Pinus koraiensis* forest and mechanisms of disturbance occurrence // Chinese Journal of Plant Ecology. 2015. Vol. 39, N. 2. P. 125–139.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

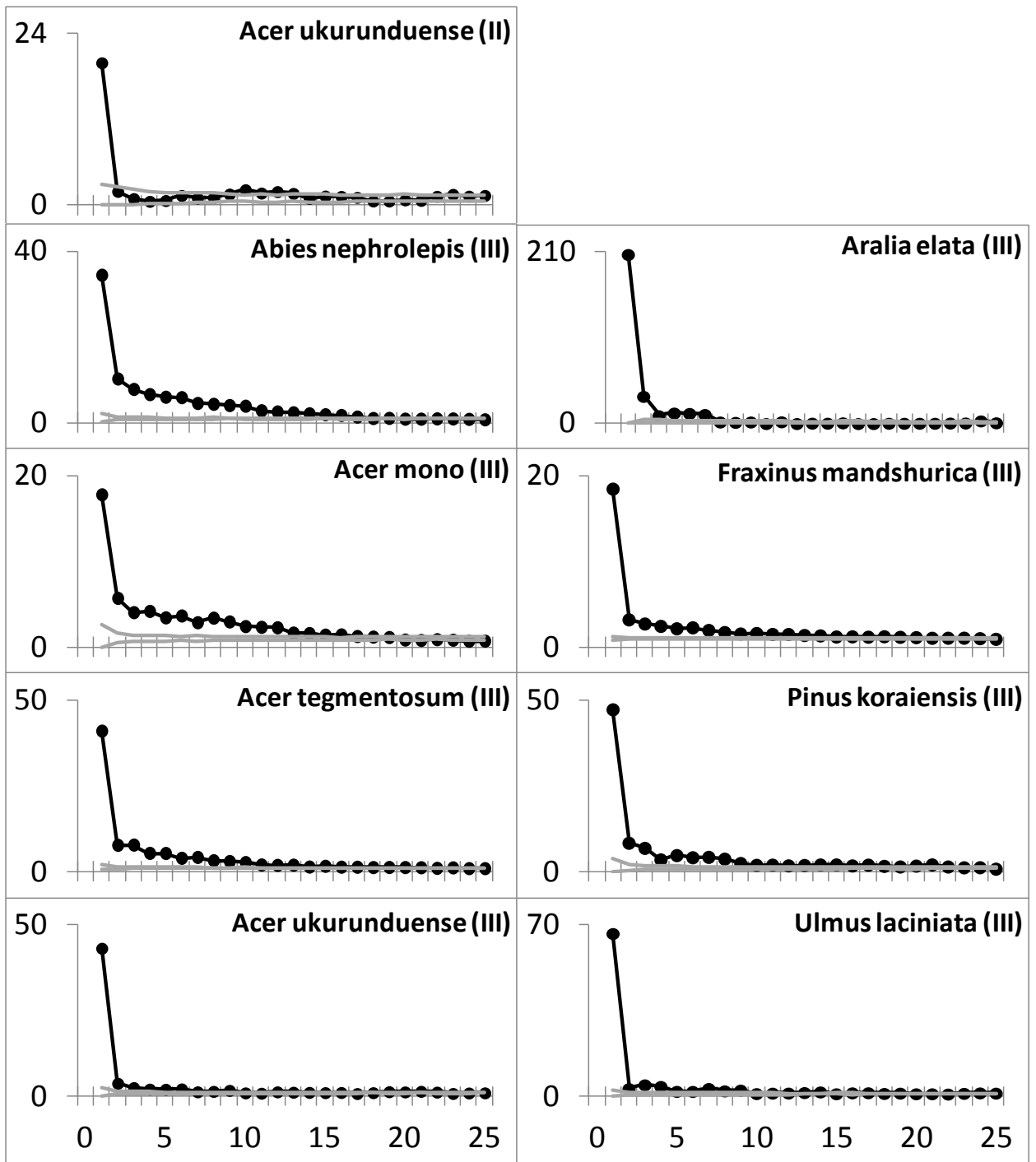
## Значения функции парной корреляции древостоя широколиственно-кедровых лесов

Результаты анализа горизонтальной структуры подроста (III), первого (I) и второго (II) ярусов древостоя исследованных сообществ. Серыми линиями показаны верхняя и нижняя граница имитационного интервала – область принятия нуль гипотезы, черная линия с маркёрами, ось ординат – фактическое значение функции парной корреляции  $g(r)$ ; ось абсцисс – радиус, м.

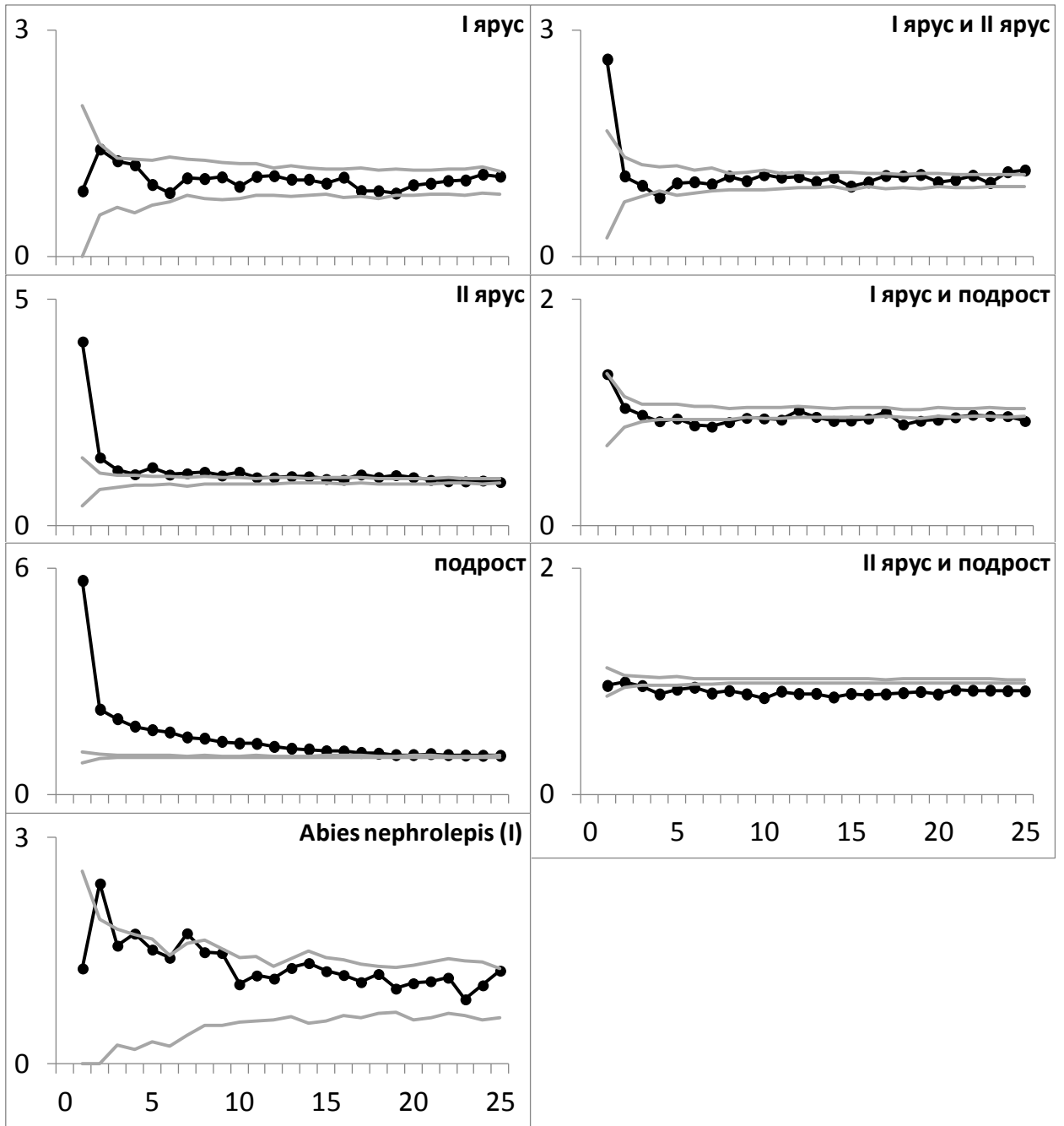
## ППП № 1

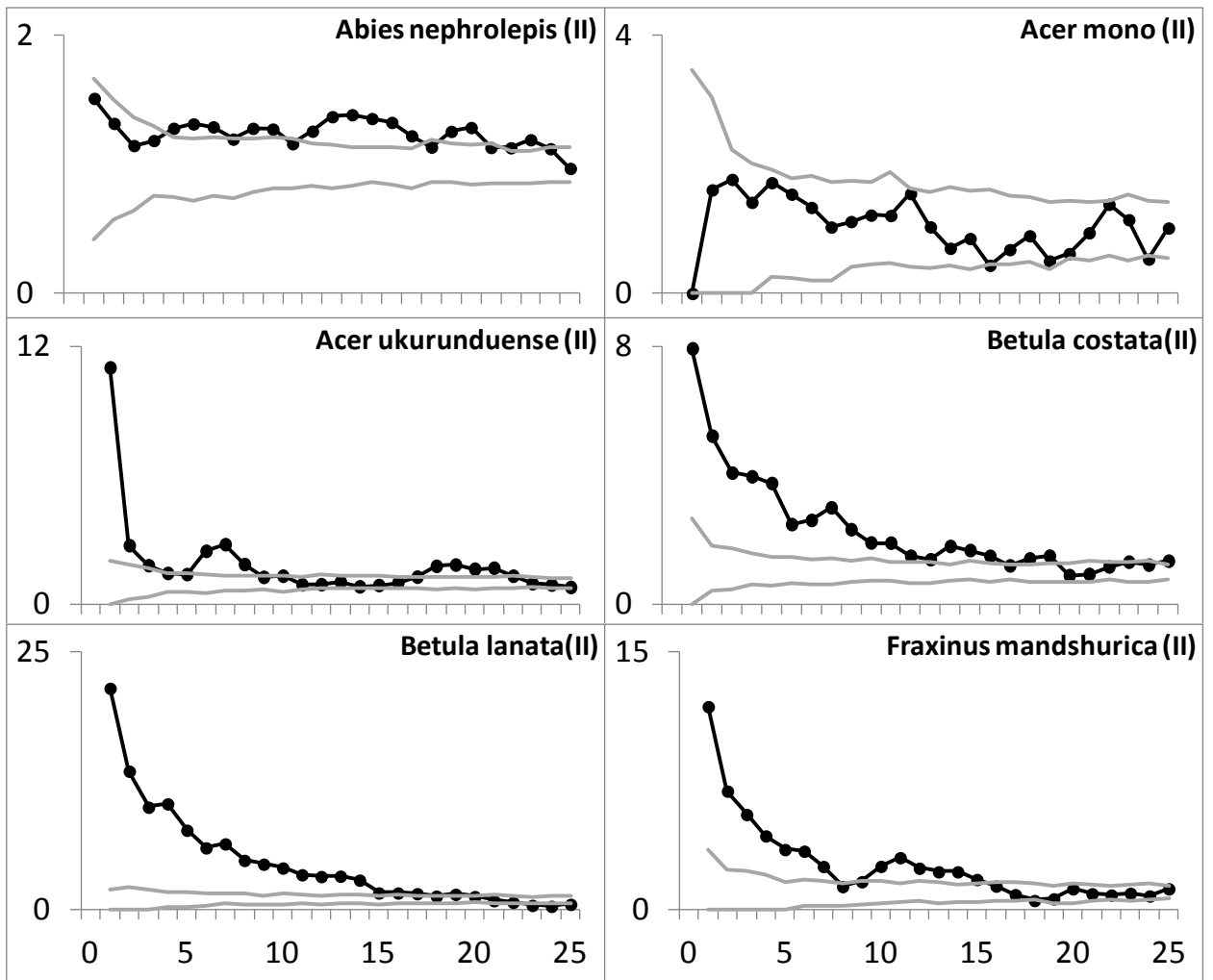


III № 1



ППП № 2





III III № 2

