



УДК 574.42

DOI 10.21685/2500-0578-2021-1-1

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИОННЫХ МОЗАИК И ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ *ACER MONO MAXIM.* И *ACER UKURUNDUENSE TRAUTV. ET MEY.* В ДРЕВОСТОЕ КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

А. А. Жмеренецкий¹, А. М. Омелько², О. Н. Ухваткина³, Л. А. Сибирина⁴

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159

¹ zmerenetsky@mail.ru, ² omelko@biosoil.ru, ³ ukhvatkina@biosoil.ru, ⁴ sibirina@biosoil.ru

Аннотация. Рассмотрены особенности структуры популяционных мозаик и онтогенетических спектров *Acer mono* и *Acer ukurunduense*. Исследование проведено в смешанном кедрово-широколиственном лесу в южной части горного хребта Сихотэ-Алинь. Данные для работы получены на двух постоянных пробных площадях размером 1,5 и 10,5 га, где было проведено полное картирование древостоя (число особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense* составило соответственно 909 и 3632 шт.). Анализ структуры популяционной мозаики проведен с использованием функции парной корреляции $g(r)$, функции $K_2(r)$, функции сферического контакта $H_s(r)$ и функции распределения расстояний до k -го соседа $D_k(r)$. Полученные онтогенетические спектры указывают на то, что оба исследованных вида стабильно сосуществуют с другими видами деревьев. Результаты анализа структуры мозаик особей показали, что их расположение как у *Acer mono*, так и у *Acer ukurunduense* при прохождении ими стадий онтогенетического развития изменяется от агрегированного к случайному (или близко к случайному). При этом, как и у других ранее проанализированных видов, положительные связи между особями обусловлены не внутри- и межвидовыми связями, а сходными требованиями к условиям, необходимым для развития. В первую очередь особям необходим свет, достаточное количество которого они могут получить в окнах. На это, в частности, указывают различия в их жизненности в зависимости от расположения под пологом древостоя и в окнах, а также то, что средний радиус групп особей в разных онтогенетических состояниях сходен и приблизительно совпадает со средними размерами окон. Следовательно, на формирование популяционных мозаик *Acer mono* и *Acer ukurunduense* оказывают ключевое влияние те же факторы, которые действуют в случае преобладающих видов кедрово-широколиственных лесов.

Ключевые слова: популяционная мозаика, взаимодействие видов, нуль-гипотеза, анализ точечных мозаик, функция парной корреляции, пространственная структура, возрастная структура, кедрово-широколиственный лес, Сихотэ-Алинь

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 18-04-00278, № 18-04-00120).

Для цитирования: Жмеренецкий А. А., Омелько А. М., Ухваткина О. Н., Сибирина Л. А. Структура популяционных мозаик и особенности развития *Acer mono Maxim.* и *Acer ukurunduense Trautv. et Mey.* в древостое кедрово-широколиственного леса Южного Сихотэ-Алиня // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-1>

STRUCTURE OF POPULATION MOSAIC AND FEATURES OF DEVELOPMENT OF *ACER MONO MAXIM.* AND *ACER UKURUNDUENSE TRAUTV. ET MEY.* IN KOREAN PINE-BROADLEAVED FOREST IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

A. A. Zhmerenetsky¹, A. M. Omelko², O. N. Ukhvatkina³, L. A. Sibirina⁴

Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 159 100 let Vladivostoku avenue, Vladivostok, 690022, Russia

¹ zmerenetsky@mail.ru, ² omelko@biosoil.ru, ³ ukhvatkina@biosoil.ru, ⁴ sibirina@biosoil.ru

Abstract. We analyzed the structure of population mosaics and ontogenetic spectra of two tree species – *Acer mono* and *Acer ukurunduense*. The study was performed in a mixed Korean pine-broadleaved forest in the southern part of the Sikhote-Alin mountain range. The data for the work were obtained on two permanent sample plots of 1.5 and 10.5 ha, where we carried out a complete stem-mapping of the stand (the number of *Acer mono* and *Acer ukurunduense* individuals was 909 and 3632, respectively). The analysis of the population mosaic structure was performed using the pair-correlation function $g(r)$, $K_2(r)$ function, the spherical contact function $H_s(r)$, and the distribution function of the distances to the k -th neighbor $D_k(r)$. The obtained ontogenetic spectra show that both studied species stably coexist with other tree species. The results of the analysis of the structure of the mosaics of individuals showed that their distribution in both *Acer mono* and *Acer ukurunduense* changes from aggregated to close to random as they go through stages of ontogenetic development. At the same time, as in other previously analyzed species, positive associations between individuals are not due to intra- and interspecific interactions, but to similar requirements for the conditions necessary for development. First of all, individuals need light, a sufficient amount of which they can obtain only in canopy gaps. This, in particular, is indicated by the differences in their vitality depending on their location under the stand canopy and in the gaps, as well as the fact that the average radius of groups of individuals in different ontogenetic states is similar and approximately coincides with the average size of gaps. Consequently, the formation of the population mosaics of *Acer mono* and *Acer ukurunduense* is influenced by the same factors as in the case of the dominating species of the Korean pine-broadleaved forests.

Keywords: population pattern, species interaction, null model, point pattern analysis, pair-correlation function, spatial structure, age structure, pine-broadleaved forest, Sikhote-Alin

Funding. This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grants No. 18-04-00278, No. 18-04-00120).

For citation: Zhmerenetsky A.A., Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Sibirina L.A. Structure of population mosaic and features of development of *Acer mono* Maxim. and *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. in Korean pine-broadleaved forest in the south of the Russian far east. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-1>

Введение

Изучение особенностей развития видов и процессов, протекающих в малонарушенных лесных экосистемах, представляет собой важную задачу популяционной экологии [1, 2]. Несмотря на то, что *Acer mono* Maxim. и *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. не относятся к эдификаторам кедрово-широколиственных лесов, они являются неотъемлемыми элементами лесных экосистем, где средообразующая роль принадлежит сосне кедровой корейской («кедр», *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.). Сосуществуя в таких сложных лесных системах, какими являются кедрово-широколиственные леса, каждый из слагающих древостой видов имеет свои особенности жизни и развития. Долгое время при изучении кедровых лесов основное внимание уделялось видам, имеющим промышленное значение (кедр, ель); с другой стороны, виды, не подходящие для промышленного использования, оставались малоизученными. К таким видам относятся *Acer mono* и *Acer ukurunduense*.

Важность исследования этих видов состоит в том, что за время, прошедшее с момента открытия и освоения края, данные виды так и не были детально изучены с позиций популяционной экологии. Известны общие сведения об их биологии [3], роли в послепожарных сукцесси-

ях [4], но более подробные особенности жизни в экосистемах кедрово-широколиственных лесов практически не освещены. Также необходимо понять, в чем состоят отличия закономерностей формирования популяционных мозаик этих видов по сравнению с преобладающими видами, мозаики которых были описаны ранее в ряде работ: *Picea ajanensis* [5], *Abies nephrolepis* [6], *Betula costata* [7], *Tilia amurensis* [8] и *Pinus koraiensis* [9].

Цель работы: описать структуру расположения особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense* и проанализировать факторы, определяющие эту структуру на разных стадиях онтогенетического развития особей: образование пространственных ассоциаций с другими видами деревьев, необходимость в определенном субстрате для развития ювенильных и имматурных особей, изменение требований к условиям освещенности в ходе онтогенетического развития.

Материалы и методики исследования

Территория исследования. Данные для работы были получены на территории Верхнеуссурийского стационара (ВУС) ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН (рис. 1). Стационар площадью 4417 га находится в бассейне р. Правая Соколовка (приток второго порядка р. Уссури) на западном макросклоне Южного Сихотэ-Алиня

(44° 01' 35" с. ш., 134° 12' 59" в. д.) в Чугуевском районе Приморского края. Стационар был организован в 1973 году для изучения и мониторинга динамических лесообразовательных процессов в биогеоценозах, оптимизации природопользования и воспроизводства высокопродуктивных лесных насаждений. По своим природным характеристикам условия стационара типичны для среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня и служат своеобразным эталоном южной тайги с преобладанием широколиственно-кедровых и пихтово-еловых лесов, поэтому можно предположить, что выявленные здесь закономерности структуры и процессов формирования популяционных мо-

заик видов деревьев должны быть характерными и за его пределами.

Рельеф стационара низкогорный, с невысокими округлыми горами, имеющими максимальную высоту около 1000 м, амплитуда относительных высот не превышает 400 м. Уклон склонов в среднем составляет 20–25°. Климат территории муссонный, поэтому большая часть осадков выпадает летом (всего за год около 830 мм). Среднегодовая температура воздуха составляет 0,9 °С [10]. Лесная растительность занимает практически всю территорию стационара. На высотах до 800 м н.у.м. формируется пояс кедрово-широколиственных лесов, выше он постепенно сменяется поясом темнохвойных пихтово-еловых лесов [11].

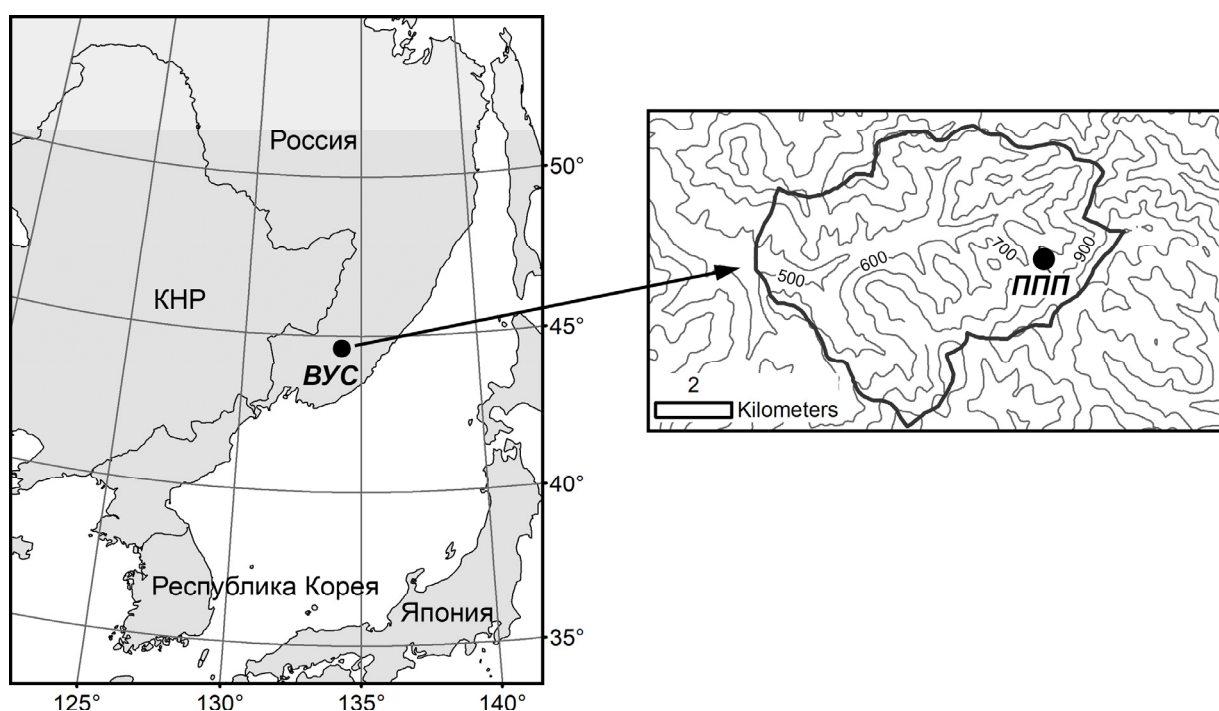


Рис. 1. Местоположение Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (ВУС) и постоянных пробных площадей (ППП)

Fig. 1. Location of the Verkhneussuriyskiy station of the Federal Research Center of Biodiversity FEB RAS (VUS) and permanent sample plots (PSP)

Общие характеристика исследуемых видов.
Клен мелколистный (*Acer mono*) – дерево до 20–24 м высотой и 60–70 см диаметра ствола, с серой трещиноватой корой, молодые побеги желтоватые, листья 5–7-лопастные, голые или снизу слабоопушенные, цветки желтовато-зеленые, в щитковидных соцветиях. Растет в кедрово-широколиственных лесах, иногда вблизи водоразделов занимает доминирующее положение в древостое, поднимается в горы до 1000 м н.у.м. Распространен в Приморском и Хабаровском краях, Амурской области, на Сахалине. Зацветает почти одновременно с появлением листьев в конце мая, плоды созревают в

сентябре. Крылатки бурого цвета, с продольными жилками, 1,5–3 см длиной, около 1 см шириной, расходятся почти под прямым углом. Размножается вегетативно (порослью) и семенами [3]. Прорастание семян происходит удовлетворительно как на оголенной почве, так и на рыхлой полуразложившейся подстилке [4].

Клен желтый (*Acer ukurunduense*) – небольшое, обычно многоствольное, раскидистое дерево до 12–14 м высотой или крупный куст с мягкой желтовато-серой шелушащейся корой; молодые побеги коричневые или красноватые, листья снизу бархатисто-опушенные, цветки мелкие, невзрачные, в узкой густой колосовид-

ной метелке, торчащей вверх. Широко распространен в смешанных и хвойных лесах Среднего и Южного Сихотэ-Алиня. Встречается одиночными деревьями и группами в долинах рек и ключей, по горным склонам, окраинам каменистых россыпей. В горы поднимается до 1000–1100 м. Теневынослив, влаголюбив, холодостоек. Дальше других видов кленов заходит на север (до устья Амура). Произрастает в Приморском и Хабаровском краях, Амурской области, на Сахалине и Курилах. Цветет после полного распускания листьев в середине июня, плоды созревают в сентябре. Крылатки мелкие, 1,5–2 см длиной, с крыльями, расходящимися под прямым или острым углом [3]. Размножается вегетативно и семенами [4].

Сбор данных. Для сбора данных использовались две постоянные пробные площади (ППП) № 71-2010 размером 150×200 м (3 га) и № 72-2013 размером 350×300 м (10,5 га). Пробные площади заложены в позднесукцессионном сообществе кедрово-широколиственных лесов на верхней границе распространения *Pinus koraiensis* [11]. Сбор данных для настоящей работы производился в ходе полевых сезонов 2013–2019 гг. Обе постоянные пробные площади находятся на участке, расположенном в бассейне ключа Березовый, в средней части западного склона (уклон 22°), на высоте 760–850 м н.у.м. В связи с тем, что обе постоянные пробные площади находятся в непосредственной близости друг от друга (около 200 м), на склоне одинаковой экспозиции и на одинаковой высоте, они характеризуются практически идентичными природными условиями.

Причины, по которым в работе для сбора материала использовались две постоянные пробные площади, характеризующиеся одинаковыми условиями, но существенно отличающиеся по размеру, следующие: нужно было собрать необходимые для достижения цели данные и выполнить эту работу доступными ресурсами. В рамках данного исследования был собран необходимый объем данных по всем основным возрастным состояниям, за исключением проростков. Использование ППП 71-2010 подходит для сбора данных по ювенильной и имматурной стадиям, поскольку в этих онтогенетических состояниях особи достаточно многочисленны. Но небольшой размер площади не подходит для изучения структуры мозаик виргинильных и генеративных особей из-за их низкой численности. Картирование виргинильных и генеративных особей на большой площади (ППП 72-2013) решает эту проблему, при

этом картирование ювенильных и имматурных особей на такой площади потребовало бы больших временных и финансовых затрат. В связи с этим данные для работы по ювенильной и имматурной стадиям были собраны на ППП 71-2010, а данные по виргинильной и генеративной стадиям – на ППП 72-2013.

Древостой на ППП 72-2013 образован 17 видами деревьев, а на ППП 71-2010 их 11, что связано с ее меньшими размерами [12, 13]. На обеих пробных площадях преобладают 5 видов: *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Betula costata* (Trautv.) Regel., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Pinus koraiensis* (Sieb. et Zucc.) и *Tilia amurensis* (Rupr.); на ППП 72-2013 сумма площадей поперечных сечений этих видов составляет 90.8 % от общей, на ППП 71-2010 она несколько больше – 96.1 % от общей. Из оставшихся 9.2 % на ППП 72-2013 8.6 % занимают еще 5 видов деревьев – *Acer mono* Maxim. ex Rupr., *Acer termentosum* Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. & C. A. Mey., *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom. и *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr. Эти же 5 видов занимают 3.5 % от суммы площадей поперечных сечений на ППП 71-2010. Оставшиеся 7 видов деревьев на ППП 72-2013 и 1 вид на ППП 71-2010 встречаются единично.

На территории пробных площадей не обнаружено следов антропогенного воздействия, в частности, дорог и пней от спиленных деревьев. Также не найдено свидетельств недавних пожаров в виде обгоревших пней, ветвей и следов на коре живых деревьев. Радиоуглеродное датирование обнаруженных в почве углей показало, что их возраст составляет около 2000 лет [13]. При этом для древостоя нехарактерны сильные нарушения (например, массовые ветровалы), которые могли бы привести к значительным изменениям видового состава деревьев [12]. Таким образом, можно предположить спонтанный характер динамики растительности на протяжении как минимум трех поколений наиболее долгоживущего вида – *Pinus koraiensis*.

Для изучения структуры популяционных мозаик видов деревьев были проведены ревизии пробных площадей в течение полевых сезонов 2010–2018 гг. В ходе ревизий пробные площади с использованием рулеток размечались на квадраты 5×5 м для ППП 71-2010 и 10×10 м для ППП 72-2013. Каждое дерево помечалось биркой, а его относительные координаты внутри квадрата определялись глазомерным способом [14]. На ППП 71-2010 учитывались ювенильные, имматурные (три фазы), виргинильные (три фазы), генеративные (молодые генеративные, средневозрастные генера-

тивные, старовозрастные генеративные) особи. На ППП 72-2013 учитывались виргинильные и генеративные особи. Онтогенетическое состояние особей *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis* определялось на основе работ, в которых описан онтогенез данных видов [15–17]. Для остальных видов использовались общие признаки (высота особи, форма кроны, наличие генеративных органов и т.д.), описанные в [18]. Всего на обеих пробных площадях было отмечено 27 199 особей, из которых 909 – *Acer mono* и 3632 – *Acer ukurunduense*. Для осо-

бей на ППП 71-2010 также зарисовывались проекции крон, которые затем использовались для вычисления их среднего радиуса. Для ювенильных и иматурных особей указывался тип субстрата, на котором они были найдены. В данном исследовании мы выделили 3 типа субстрата: лесная подстилка, пни и валеж, ветровально-почвенные комплексы (ВПК). Помимо живых деревьев на схемах квадратов отмечалось расположение пней и валежа с указанием их степени разложения по пятибалльной шкале (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика стадий разложения пней и валежа

Table 1

Characteristics of the stages of decomposition of stumps and deadwood

Стадия разложения	Характеристика валежа и пней
1	Только образовавшийся пенёк (упавшее дерево)
2	Пень (валеж) с отслаивающейся корой, но твердой плотной древесиной
3	Кора присутствует, но отслаивается, древесина становится мягче, но еще нет проростков древесных растений и мхов
4	Кора присутствует или нет, древесина мягкая, есть проростки древесных растений, мхи, структура древесины четко видна
5	Присутствует большая часть признаков, характерных для предыдущей ступени, однако древесина уже теряет свою структуру и рассыпается в руках
6	На почве виден лишь холм из разложившейся древесины, поросшей мхом

Анализ онтогенетической структуры. На основе данных, полученных на ППП 72-2013, были построены онтогенетические спектры для двух рассматриваемых видов, отражающие их демографическую структуру на определенной площади. Всего было выделено 7 суб-площадей, каждая из которых больше предыдущей на 1,5 – 2 га: 0,75 га, 1,5 га, 3 га, 5 га, 7 га, 9 га, 10,5 га. Данный подход позволяет проследить, как изменяется вид онтогенетических спектров с увеличением размера исследуемой площади и на какой площади он стабилизируется. Значимость различий между онтогенетическими спектрами при последовательном увеличении площади анализировалась с использованием критерия χ^2 в программе R [19].

Анализ структуры мозаик. Для анализа структуры мозаик особей в данной работе использовались: а) функция парной корреляции $g(r)$; б) функция $K2(r)$; в) функция сферического контакта $H_s(r)$; г) распределение расстояний до k -го соседа $D_k(r)$. Детальное описание функций и трактовки полученных с их использованием результатов даны в работе [9]. Этот набор функций был ранее использован для описания структуры мозаик *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, *Betula costata*, *Tilia amurensis* и *Pinus koraiensis* [5–9].

Данные ППП 71-2010 (3 га) использованы, во-первых, для одномерного анализа структуры мозаик ювенильных и иматурных особей *Acer*

mono и *Acer ukurunduense* и, во-вторых, для двумерного анализа связи мозаик особей разных видов, а также для двумерного анализа связи мозаик генеративных и ювенильных, генеративных и иматурных особей. Данные ППП 72-2013 (10,5 га) использованы для: а) одномерного анализа структуры мозаик виргинильных, молодых генеративных и генеративных особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense*; б) двумерного анализа связи мозаик особей разных видов; в) двумерного анализа связи генеративных и виргинильных особей. В двумерном анализе участвовали все виды деревьев, за исключением тех, которые встречаются на пробных площадях единично (всего 10 видов). В ходе анализа особи, за исключением ювенильных, были объединены в группы: а) $im_1+im_2+im_3$; б) v_1+v_2 ; в) v_3+g_1 ; г) g_2+g_3 (рис. 2, 3). Объединение было выполнено потому, что особи в отдельных онтогенетических состояниях зачастую слишком малочисленны (для анализа требуется не менее 50–70 шт. [20]). Виргинильные особи третьей фазы объединены с молодыми генеративными особями, поскольку они находятся в переходном состоянии, которое скорее зависит не от их физиологического развития, а от условий среды. Анализ выполнялся с использованием программы Programita [21]. Для одномерного анализа использовалась нуль-модель «CSR» (complete spatial randomness), т.е. предположение, что

особи расположены случайно. Для двумерного анализа использовалась нуль-модель «independence», т.е. предположение, что особи одной мозаики расположены независимо от особей другой мозаики. Имитационные пределы были получены с использованием метода Монте-Карло [20]. В случае одномерного анализа выполнялось 199 имитаций исходных мозаик, в процессе которых особи располагались случайно. Такое число имитаций обеспечивает 99 % имитационные интервалы [20]. В случае двумерного анализа одна из мозаик фиксирова-

лась, а вторая смещалась случайным образом, и этот процесс также повторялся 199 раз. Для ювенильных и имматурных особей в программе устанавливалась сетка 1×1 м, максимальная дистанция анализа была равна 25 м. Для виргинильных, молодых генеративных, средне- и старовозрастных генеративных особей использовалась сетка 3×3 м, максимальная дистанция анализа была 45 м. С использованием функции $D_k(r)$ найдены вероятности обнаружения 1-й, 2-й, 4-й, 6-й, 8-й, 12-й, 16-й, 20-й и 25-й соседней особи.

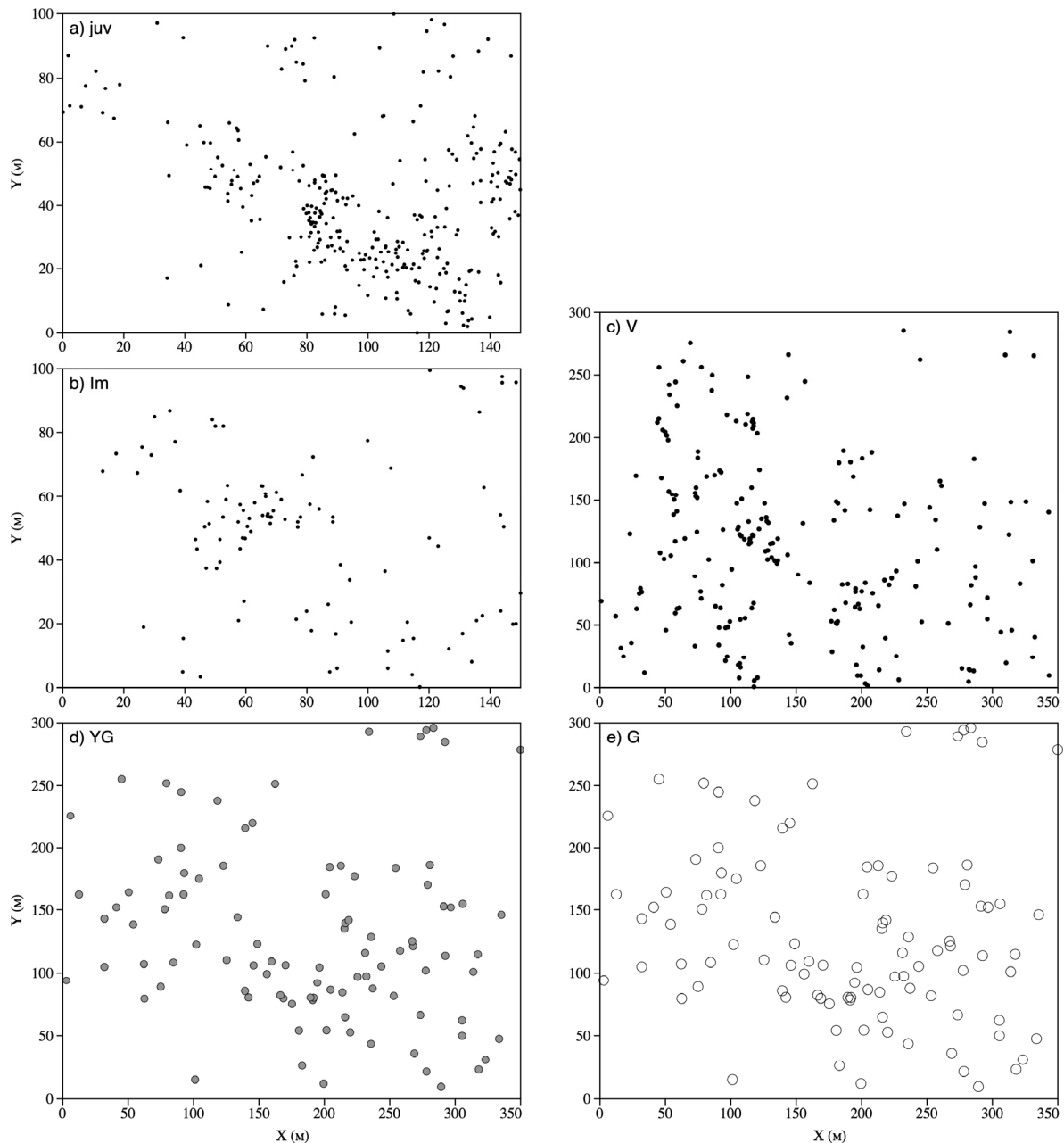


Рис. 2. Расположение особей *Acer mono* на постоянных пробных площадях: а – ювенильные особи; б – имматурные особи (im_1, im_2, im_3); в – виргинильные особи (v_1, v_2); д – молодые генеративные особи (v_3, g_1); е – средне- и старовозрастные генеративные особи (g_2, g_3)

Fig. 2. Location of *Acer mono* individuals on permanent sample plots: а – juvenile individuals; б – immature individuals (im_1, im_2, im_3); в – virginal individuals (v_1, v_2); д – young generative individuals (v_3, g_1); е – middle and old age generative individuals (g_2, g_3)

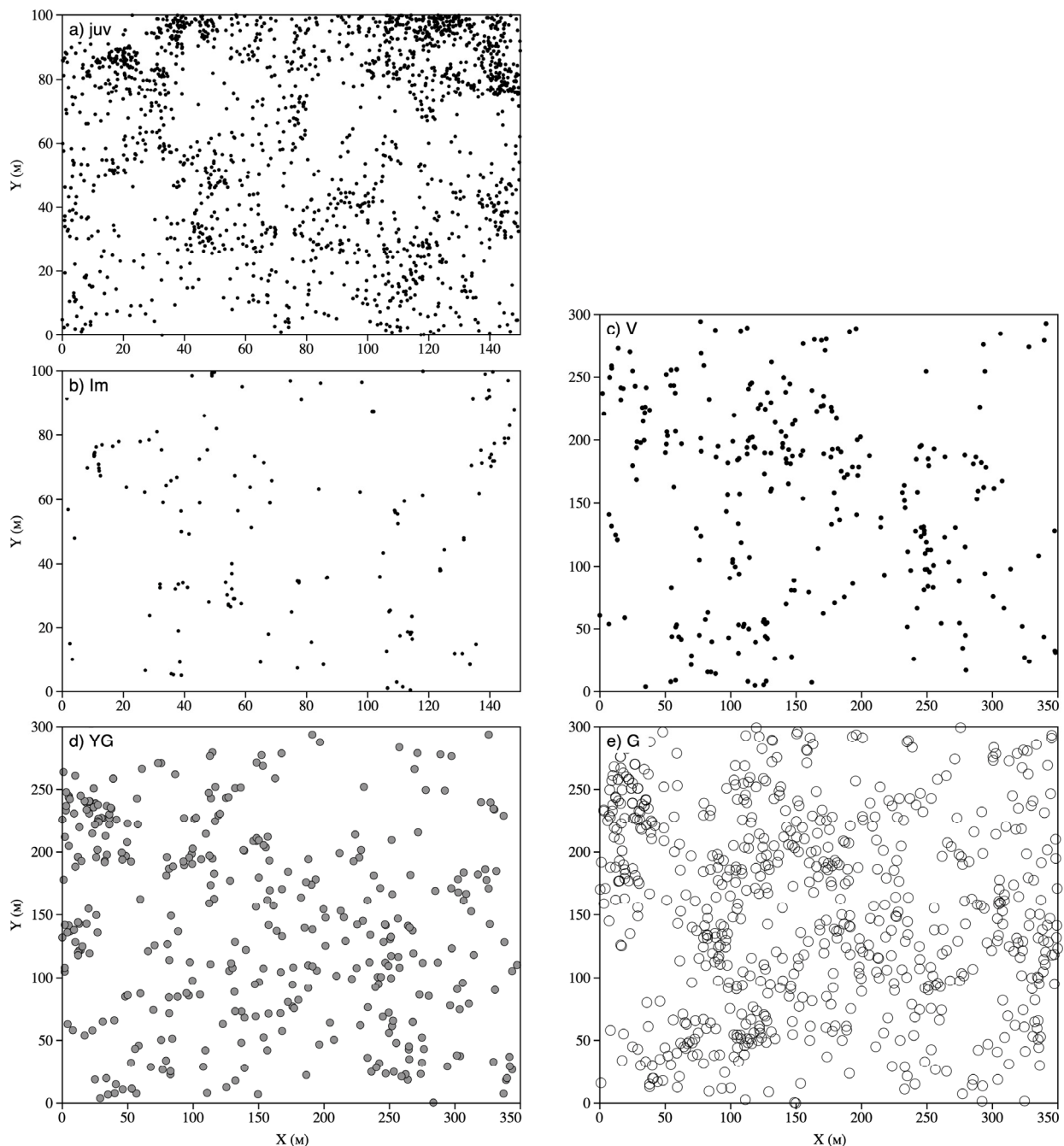


Рис. 3. Расположение особей *Acer ukurunduense* на постоянных пробных площадях:
а – ювенильные особи; б – имматурные особи (im_1, im_2, im_3); с – виргинильные особи (v_1, v_2);
д – молодые генеративные особи (v_3, g_1); е – средне- и старовозрастные генеративные особи (g_2, g_3)

Fig. 3. Location of *Acer ukurunduense* individuals on permanent sample plots:
а – juvenile individuals; б – immature individuals (im_1, im_2, im_3); с – virginal individuals (v_1, v_2);
д – young generative individuals (v_3, g_1); е – middle and old age generative individuals (g_2, g_3)

Анализ распределения по субстратам. Для того чтобы установить, необходим ли определенный субстрат для развития ювенильных и имматурных особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense*, было проведено сравнение эмпирического распределения особей по субстратам разного типа на ППП 71-2010 с ожидаемым распределением при их случайном расположении. Для этого вначале была определена площадь, занимаемая субстратами разного типа.

Площадь валежа и пней была установлена на основе измерений диаметров пней и стволов лежащих деревьев. Площадь, занимаемая ВПК, определялась на основе материалов картирования – размеры ВПК указывались на схемах. Наконец, площадь, занимаемая лесной подстилкой, была найдена как разность общего размера ППП 71-2010 и площадей, занимаемых пнями, валежом и ВПК. Полученные цифры были выражены в долях от общего размера

ППП. Число ювенильных и имматурных особей, которое могло быть обнаружено на субстрате разного типа, определялось путем перемножения доли площади, занимаемой определенным субстратом, и числа особей. В результате для ювенильных и имматурных особей было получено по два распределения – эмпирическое и ожидаемое. Значимость различий этих распределений анализировалась с использованием критерия χ^2 в программе R [19].

Анализ тенивыносливости. Чтобы охарактеризовать изменение в тенивыносливости в процессе развития особей, мы определяли их жизнеспособность (для имматурных, виргинильных и молодых генеративных особей) по трем категориям – нормальная, пониженная и низкая; также выявили положение относительно окон в пологе древостоя: а) в окне; б) на периферии окна; в) под пологом. К первой категории были отнесены особи, крона которых полностью находилась в пределах окон. Особи, кроны которых частично находились под пологом, были отнесены ко второй категории. Особи, кроны

которых были полностью под пологом, были отнесены к третьей категории. Чтобы проверить независимость жизнеспособности и расположения относительно окон, был проведен анализ таблиц сопряженности с использованием критерия χ^2 в программе R [19].

Результаты исследования

Онтогенетическая структура ценопопуляций

Acer mono. Данный вид в древостое представлен относительно небольшим числом особей, однако вид онтогенетического спектра практически не меняется, начиная с площади 0,75 га (рис. 4). Можно отметить только то, что при увеличении площади с 5 до 7 га и далее до 10,5 га увеличивается число виргинильных особей первой фазы (см. рис. 4, d–g). Однако попарное сравнение спектров с использованием критерия χ^2 не выявляет между ними статистически значимых отличий.

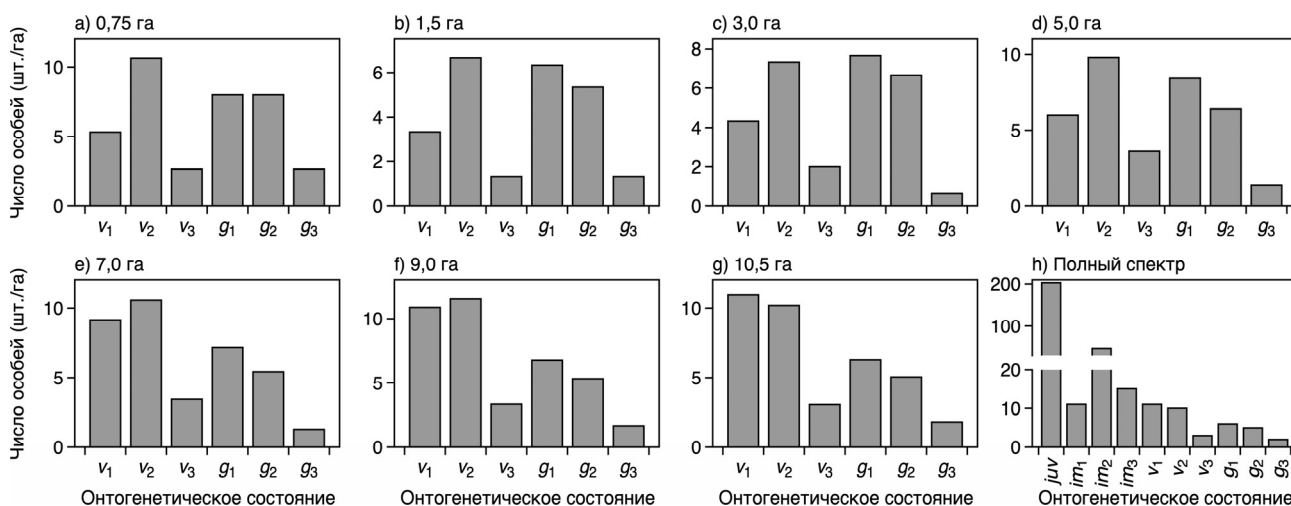


Рис. 4. Изменение онтогенетических спектров *Acer mono* при увеличении анализируемой площади в пересчете на 1 га (a–g) и полный спектр, полученный при объединении данных с ППП 71-2010 (ювенильные и имматурные особи) и ППП 72-2013 (виргинильные и генеративные особи) (h)

Fig. 4. Change in the ontogenetic spectra of *Acer mono* with an increase in the analyzed area in terms of 1 ha (a–g) and the full spectrum obtained by combining data with PSP 71-2010 (juvenile and immature individuals) and PSP 72-2013 (virginal and generative individuals) (h)

Итоговый онтогенетический спектр, включающий ювенильные, имматурные, виргинильные и генеративные особи (см. рис. 4, h), имеет левосторонний вид, но при этом выявляются несколько пиков в распределении числа особей: первый приходится на ювенильные особи, второй – на имматурные второй фазы и последний – на молодые генеративные особи. Наименьшую относительную численность имеют имматурные особи первой фазы, виргинильные третьей фазы и старовозрастные генеративные особи.

Acer ukurunduense. У этого вида при увеличении площади с 0,75 до 3 га нарастает численность виргинильных особей второй фазы (рис. 5, a–c). Начиная с площади 3 га вид спектров остается практически идентичным, статистически значимых различий при их попарном сравнении не выявляется. Таким образом, стабилизация спектра происходит на площади 3 га.

Если анализировать только численность виргинильных и генеративных особей, полученную на ППП 72-2013 (рис. 5, a–g), то спектр

имеет правосторонний вид, что могло бы свидетельствовать о том, что данный вид вскоре исчезнет из сообщества. Однако добавление ювенильных и имматурных особей полностью меняет картину: спектр становится в целом левосторонним (см. рис. 5, *h*), но при этом заметен «провал» численности особей, начиная с имматурных третьей фазы и заканчивая виргинильными третьей фазы. Итоговый спектр имеет два пика: первый приходится на ювенильные особи, а второй – на средневозрастные генеративные.

Нужно отметить, что анализируемые виды существенно отличаются по числу особей в каждом возрастном состоянии. Так, число

имматурных особей *Acer mono* составляет 115 шт./га, что в 4 раза меньше, чем число особей *Acer ukurunduense* (477 шт./га). Разрыв в численности между *Acer mono* и *Acer ukurunduense* прослеживается и в последующих онтогенетических состояниях, достигая минимума в виргинильном и максимума в средневозрастном генеративном.

Максимальный возраст, определенный по кернам, составил 265 лет для *Acer mono* и 81 год для *Acer ukurunduense*. Таким образом, возраст самых старых деревьев *Acer mono* в три и более раза больше, чем возраст деревьев *Acer ukurunduense*.

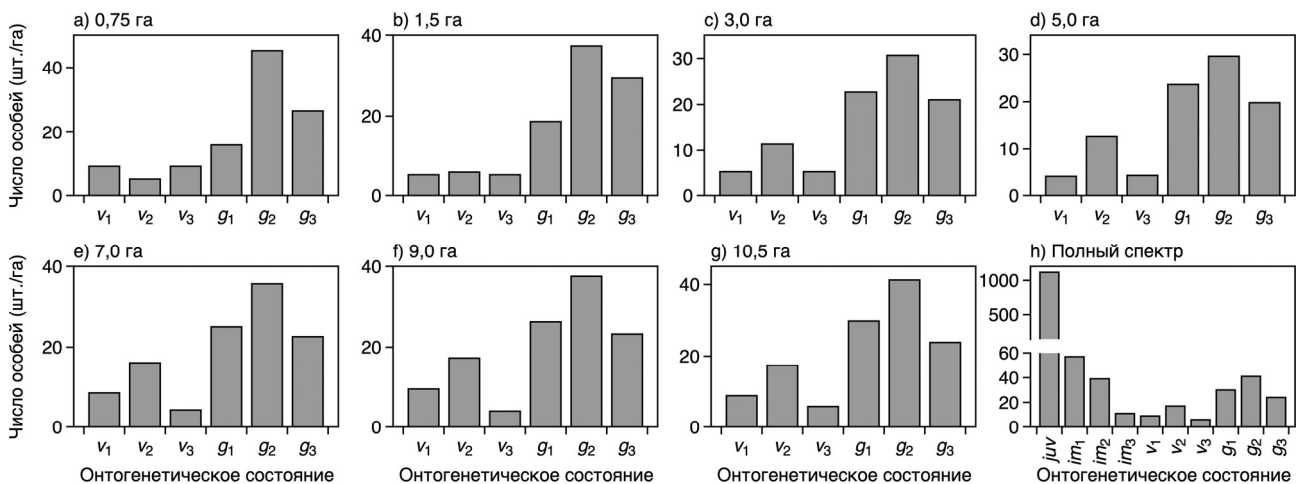


Рис. 5. Изменение онтогенетических спектров *Acer ukurunduense* при увеличении анализируемой площади в пересчете на 1 га (*a–g*) и полный спектр, полученный при объединении данных с ППП 71-2010 (ювенильные и имматурные особи) и ППП 72-2013 (виргинильные и генеративные особи) (*h*)

Fig. 5. Change in the ontogenetic spectra of *Acer ukurunduense* with an increase in the analyzed area in terms of 1 ha (*a – g*) and the full spectrum obtained by combining data with PSP 71-2010 (juvenile and immature individuals) and PSP 72-2013 (virginal and generative individuals) (*h*)

Структура мозаик особей в разных онтогенетических состояниях

Acer mono. Ювенильные, имматурные и виргинильные особи визуально расположены неоднородно и образуют группы разного размера (см. рис. 2, *a–c*). Начиная с молодого генеративного состояния, расположение особей относительно равномерное. Эмпирическая кривая функции парной корреляции $g(r)$ в случае ювенильных, имматурных и молодых генеративных особей расположена выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа (рис. 6, *a, e, i*) – так называемая «виртуальная агрегация», обусловленная неоднородной плотностью особей на пробных площадях. Размеры групп особей составляют около 20–25 м. Функция $K2(r)$ также выявляет значимое агрегированное (контагиозное) расположение особей (см. рис. 6, *b, f, j*), но средний радиус групп существенно меньше – от 5 м в ювенильном до 10 м в виргинильном со-

стоянии. Распределение расстояний до k -го соседа $D_k(r)$ показывает, что при таких размерах групп они образованы относительно небольшим числом особей – от 2 до 4 шт. (см. рис. 6, *c, g, k*). Радиус пустых пространств, выявляемых с помощью функции $H_s(r)$, в которых особи не встречаются, значимо больше ожидаемого при их случайном расположении и составляет более 25 м в ювенильном и имматурном состоянии и до 40 м в виргинильном состоянии (см. рис. 6, *d, h, l*).

В случае молодых генеративных особей функция парной корреляции показывает наличие больших групп с радиусом более 20 м, однако согласно функции $K2(r)$ расположение особей случайно – эмпирическая кривая находится в пределах имитационного интервала (см. рис. 6, *m, n*). Набор функций $D_k(r)$ показывает, что группы, выявленные с использованием функции парной корреляции, образованы всего 2–3 особями (см. рис. 6, *p*). Размер участков, не занятых особями, остается выше ожида-

емого при их случайном расположении и достигает 45 м (см. рис. 6, k).

Генеративные особи *Acer toono* формируют достаточно однородную мозаику, но как функция парной корреляции, так и функция $K2(r)$ выявляют группы с радиусом до 3–4 м, которые, как показывает набор функций $D_k(r)$,

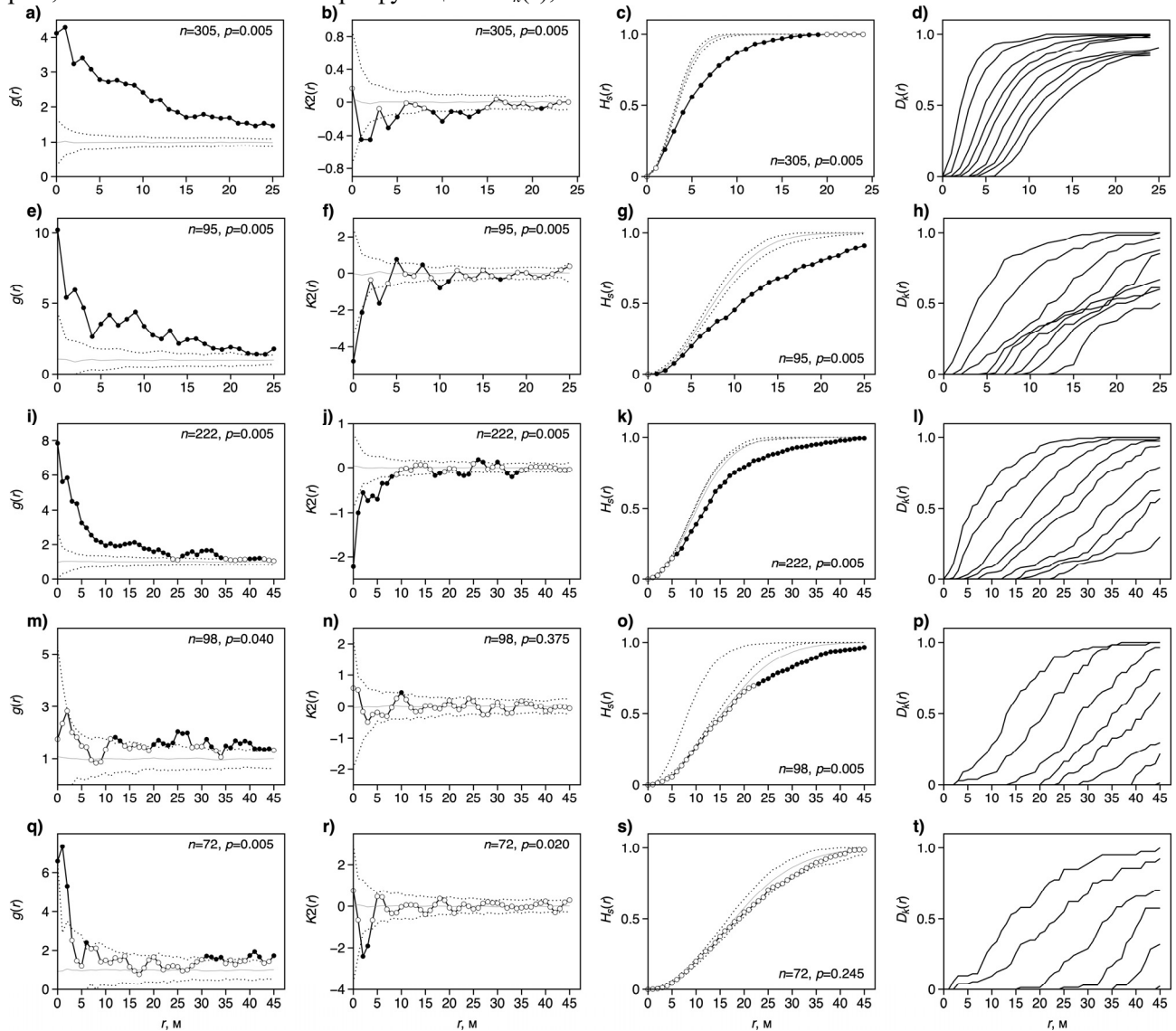


Рис. 6. Характеристика структуры мозаики особей *Acer toono* с использованием четырех статистических функций: a–d – j_{uv} ; i–l – $im_1 + im_2 + im_3$; m–p – $v_1 + v_2$; q–t – $v_3 + g_1$; e – $g_2 + g_3$; n – число особей в мозаике; p – p-уровень по результатам GoF-теста. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, белые точки – значения в пределах имитационных интервалов, черные точки – значения, выходящие за пределы имитационных интервалов

Fig. 6. Characteristics of the mosaic structure of *Acer toono* individuals using four statistical functions: a – d – j_{uv} ; i – l – $im_1 + im_2 + im_3$; m – p – $v_1 + v_2$; q – t – $v_3 + g_1$; e – $g_2 + g_3$; n is the number of individuals in the mosaic; p – p-level according to the results of the GoF-test. Solid line is an empirical curve, dashed line – expected value according to the null model, white dots – values within the simulation intervals, black dots – values outside the simulation intervals

Acer ukurunduense. По сравнению с *Acer toono* особи этого вида гораздо более многочисленны и во всех онтогенетических состояниях визуально расположены неоднородно

очень немногочисленны и образованы максимум тремя особями (см. рис. 6, q, r, t). Функция $H_g(r)$ находится в пределах имитационных интервалов, что также свидетельствует о том, что расположение особей близко к случайному (см. рис. 6, s).

(см. рис. 3). Эмпирическая кривая функции парной корреляции $g(r)$ для всех состояний расположена выше имитационных интервалов и выявляет крупные группы ювенильных, им-

матурных и виргинильных особей с радиусами около 20 м и более крупные группы молодых генеративных и генеративных особей с радиусами около 25–30 м (рис. 7, а, е, i, r, q). Функция $K2(r)$ во всех онтогенетических состояниях также показывает агрегированное расположение особей, но радиус групп существенно меньше – до 3–7 м (см. рис. 7, b, f, j, n, r). Функция $H_s(r)$ показывает, что пустые пространства (не занятые особями) вначале увеличиваются при переходе особей из ювенильного в имматурное и далее в виргинильное состояние (см. рис. 7, c, g, k, o, s).

(до 10 м в ювенильном и до 38 м в виргинильном состоянии), и затем постепенно уменьшаются к генеративному состоянию (около 22 м) (см. рис. 7, s). Набор функций $D_k(r)$ показывает, что если учитывать радиусы групп, выявленных при использовании функции $K2(r)$, то эти группы образованы относительно небольшим числом особей – от 8–10 в ювенильном и имматурном состоянии (см. рис. 7, d, h) до 2–3 в виргинильном, молодом генеративном и генеративном состояниях (см. рис. 7, l, p, t).

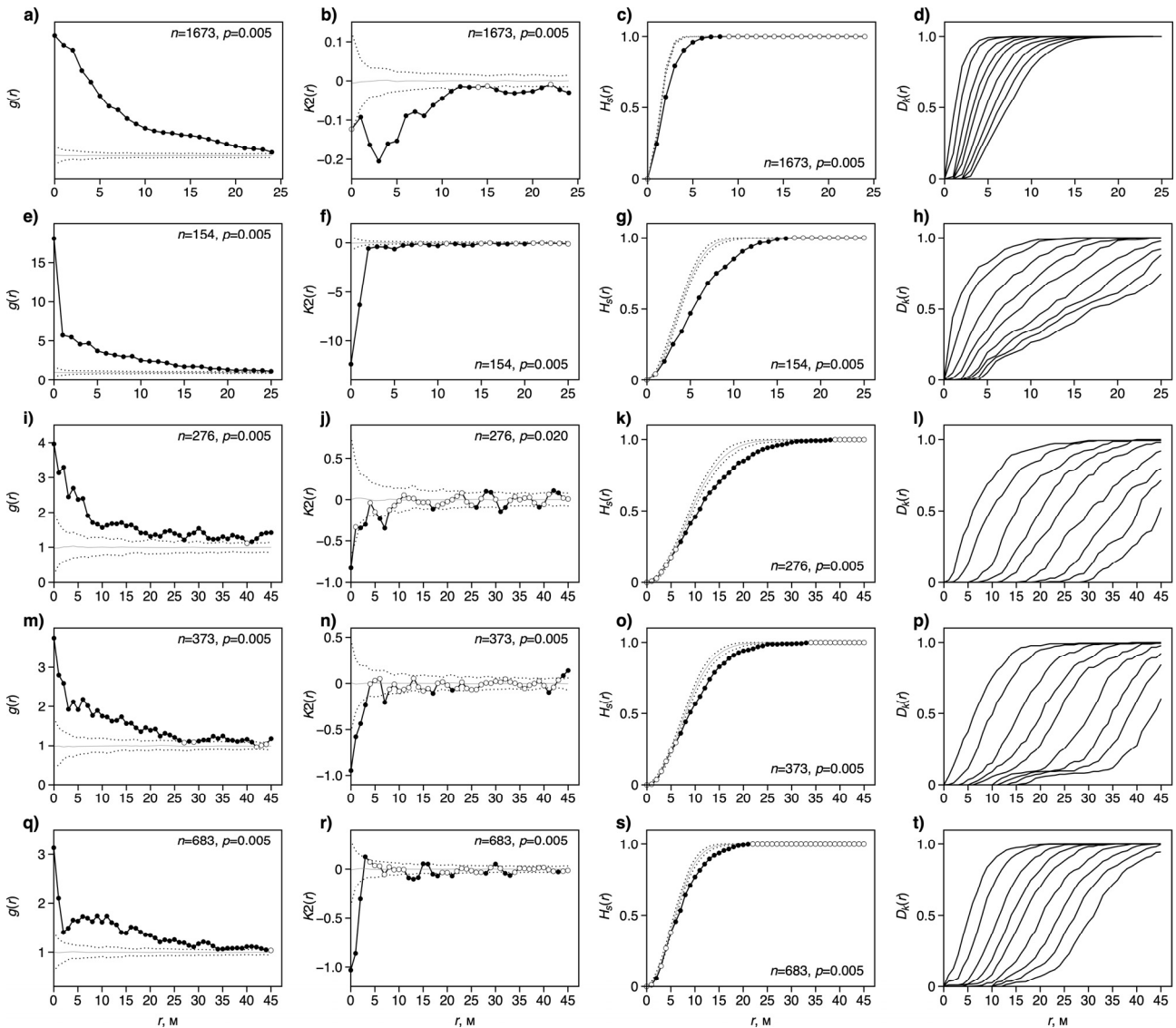


Рис. 7. Характеристика структуры мозаики особей *Acer ukurunduense* с использованием четырех статистических функций: а–d – juv; i–l – $im_1 + im_2 + im_3$; m–p – $v_1 + v_2$; q–t – $v_3 + g_1$; e – $g_2 + g_3$; n – число особей в мозаике; p – p-уровень по результатам GoF-теста. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, белые точки – значения в пределах имитационных интервалов, черные точки – значения, выходящие за пределы имитационных интервалов

Fig. 7. Characteristics of the mosaic structure of *Acer ukurunduense* individuals using four statistical functions: a – d – juv; i – l – $im_1 + im_2 + im_3$; m – p – $v_1 + v_2$; q – t – $v_3 + g_1$; e – $g_2 + g_3$; n – number of individuals in a mosaic; p – p-level according to the results of the GoF-test. Solid line – empirical curve, dashed line – expected value according to the null model, white dots – values within the simulation intervals, black dots – values outside the simulation intervals

Межвидовые ассоциации

Всего было проанализировано по 18 связей особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense* с особями других видов в каждом из пяти онтогенетических состояний (поскольку связи не всегда симметричны, то анализировалась, например, как связь «*Acer mono* – *Pinus koraiensis*», так и связь «*Pinus koraiensis* – *Acer mono*»). У *Acer mono* анализ выявил 7 положительных связей между виргинильными особями и 2 положительные связи между особями в молодом генеративном состоянии (рис. 8,а). У *Acer ukurunduense* в ювенильном, имматурном и виргинильном состоянии выявлено 6, 4 и 5 положительных связей соответственно (см. рис. 8,б). В молодом генеративном состоянии положительные связи сменяются отрица-

тельными – 2 связи в молодом генеративном и 4 в генеративном состоянии.

Связь ювенильных, имматурных и виргинильных особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense* с генеративными особями

Всего для *Acer mono* и *Acer ukurunduense* в каждом из трех онтогенетических состояний было проанализировано по 10 связей с генеративными особями. У ювенильных и имматурных особей *Acer mono* анализ с использованием функции парной корреляции выявляет по одной положительной связи – с генеративными особями *Tilia amurensis* и *Picea ajanensis* соответственно. У виргинильных особей *Acer mono* обнаруживаются 4 положительные связи – с генеративными особями *Acer mono*, *Picea ajanensis*, *Tilia amurensis* и *Ulmus laciniata*.

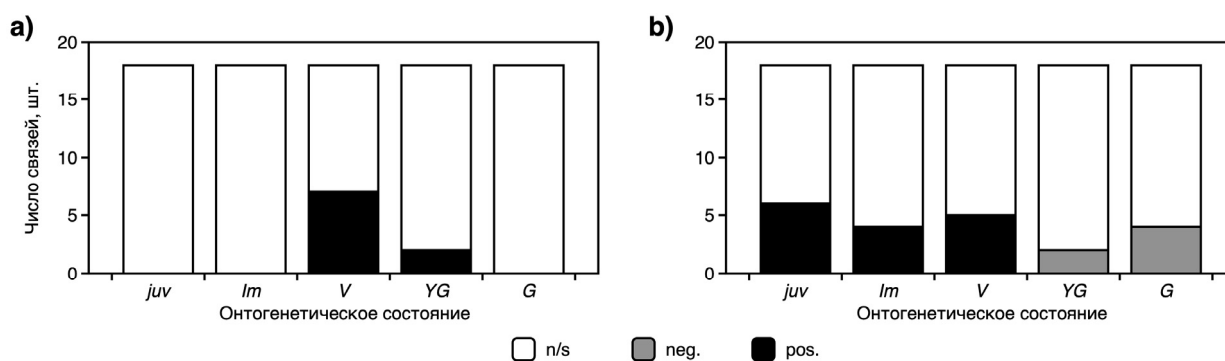


Рис. 8. Изменение числа связей *Acer mono* (а) и *Acer ukurunduense* (б) с другими видами деревьев в процессе онтогенетического развития особей: n/s – статистически незначимые связи, neg. – отрицательные связи, pos. – положительные связи

Fig. 8. Change in the number of connections of *Acer mono* (a) and *Acer ukurunduense* (b) with other tree species in the process of ontogenetic development of individuals: n/s – statistically insignificant connections, neg. – negative connections, pos. – positive connections

У ювенильных особей *Acer ukurunduense* обнаруживается одна положительная связь – с *Acer tegmentosum*, при этом у имматурных особей связей не выявляется. У виргинильных особей *Acer ukurunduense* выявляется одна положительная связь с генеративными особями своего вида.

Таким образом, у обоих видов анализ выявил только единичные положительные связи с генеративными особями. Единственное исключение составляют виргинильные особи *Acer mono*, для которых значимыми оказались 4 из 10 связей.

Субстрат, необходимый для ювенильных и имматурных особей

Основным субстратом на исследуемых пробных площадях является лесная подстилка, которая состоит главным образом из опада пре-

обладающих видов деревьев и сохраняется в течение всего года, поскольку хвоя и листья не успевают полностью разложиться к концу лета. Мощность подстилки составляет в среднем 5 ± 2 см. Подстилка занимает 96,5 % от площади поверхности ППП 71-2010 и, таким образом, сама по себе пространственной структуры не имеет и играет роль фона для других типов субстрата. На втором месте по площади находится полуразложившийся валеж и пни – 3 %. Наименьшую площадь занимают ВПК (учитывая только бугры и западины) – 0,5 %. Анализ расположения ювенильных и имматурных особей *Acer mono* показывает, что оно сходно с тем, которое наблюдалось бы, если бы они находились в случайных местах: как для ювенильных, так и для имматурных особей распределение не отличается значимо от случайного (рис. 9,а).

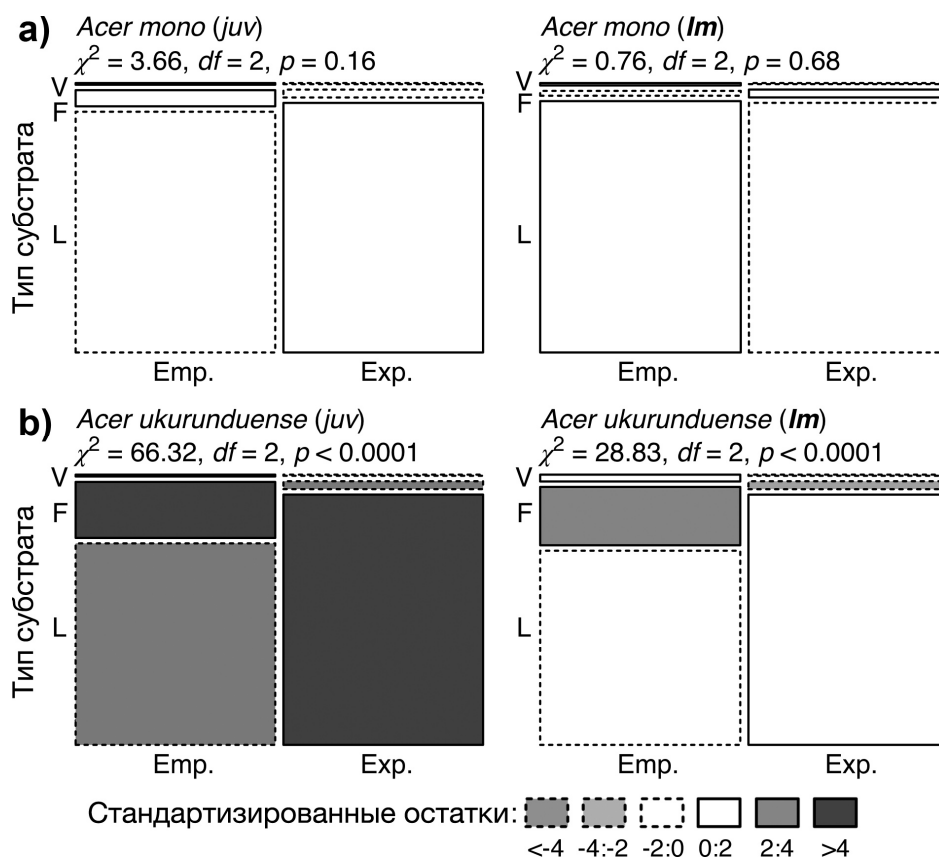


Рис. 9. Наблюдаемые и ожидаемые частоты ювенильных (juv) и имматурных (Im – $im_1 + im_2 + im_3$) особей *Acer mono* (a) и *Acer ukurunduense* (b) на субстрате различного типа: L – листовая опад, F – полуразложившийся валеж и пни, V – ВПК. Площадь каждого прямоугольника пропорциональна частоте ячейки соответствующей таблицы сопряженности. Сплошная и прерывистая линии обозначают положительное и отрицательное отклонение от ожидаемых частот. Цвет прямоугольника соответствует стандартизированным остаткам (значения показаны в легенде). Светло-серые и темно-серые прямоугольники показывают значимые отклонения от ожидаемых частот (при $\alpha = 0,005$ и $\alpha = 0,0001$ соответственно)

Fig. 9. Observable and expected frequencies of juvenile (juv) and immature (Im – $im_1 + im_2 + im_3$) individuals of *Acer mono* (a) and *Acer ukurunduense* (b) on different types of substrate: L – leaf litter, F – semi-decomposed deadwood and stumps, V – wind-soil complex. Area of each rectangle is proportional to the cell frequency of the corresponding contingency table. Solid and dashed lines indicate positive and negative deviation from the expected frequencies. The color of the rectangle corresponds to the standardized residuals (values are shown in the legend). Light gray and dark gray rectangles show significant deviations from the expected frequencies (for $\alpha = 0,005$ and $\alpha = 0,0001$, respectively)

Для *Acer ukurunduense*, наоборот, выявляют-ся значимые отличия в расположении особей (см. рис. 9,b) по сравнению с ожидаемым: на полуразложившемся валеже и пнях обнаружено значительно больше ювенильных и имматурных особей, чем можно было бы ожидать при их случайном расположении. Доля особей на ВПК, несмотря на незначительную долю этого субстрата, также отличается от ожидаемой в большую сторону как для ювенильных, так и для имматурных.

Изменение потребности в свете в ходе развития особей

Анализ выявил различия в частотах особей трех онтогенетических состояний с разной жизненностью в зависимости от их расположе-

ния относительно полога и окон (рис. 10). На всех стадиях для обоих видов за исключением молодых генеративных особей *Acer mono* преобладают особи, расположенные под пологом (57–97 % для *Acer mono* и 81–86 % для *Acer ukurunduense*). Однако большая их часть имеет пониженную и низкую жизненность (62–93 % для *Acer mono* и 85–87 % для *Acer ukurunduense*). Наоборот, для обоих видов частота особей с нормальной жизненностью во всех трех онтогенетических состояниях значи-мо выше ожидаемой частоты в окнах и на их периферии. Под пологом выше ожидаемых частот особей с низкой жизненностью. В молодом генеративном состоянии *Acer mono* распределение особей меняется: особи в окнах преобладают, а число особей под пологом

уменьшается. Для *Acer ukurunduense* распределение частот особей в трех онтогенетических состояниях остается сходным. Однако, опять-

таки, частота особей нормальной жизненности значительно выше, чем ожидалось в окнах и на их периферии.

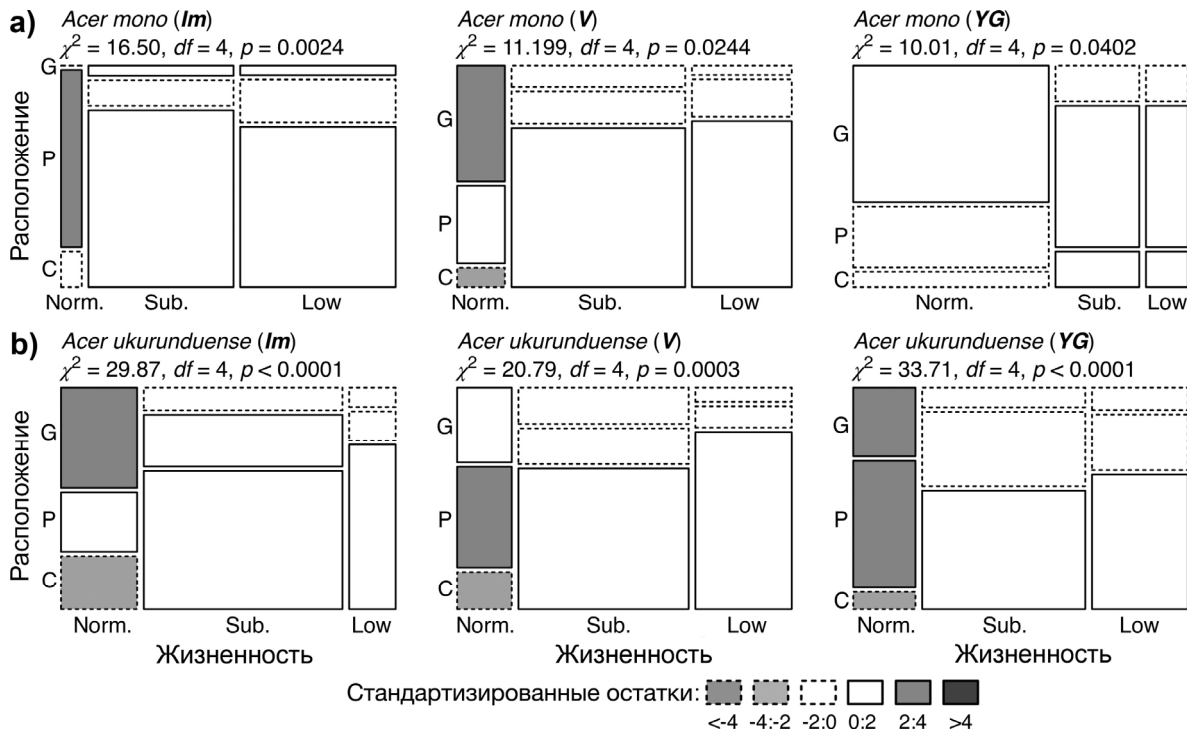


Рис. 10. Наблюдаемые частоты особей нормальной, пониженной и низкой жизненности в зависимости от их расположения относительно полога и окон: Im – имматурные ($im_1 + im_2 + im_3$), V – виргинильные ($v_1 + v_2$), YG – молодые генеративные ($v_3 + v_1$). Положения: G – в окне, P – на периферии окна, C – под пологом; жизненность: Norm. – нормальная, Sub. – пониженная, Low – низкая. Площадь каждого прямоугольника пропорциональна частоте ячейки соответствующей таблицы сопряженности. Сплошная и прерывистая линии обозначают положительное и отрицательное отклонение от ожидаемых частот. Цвет прямоугольника соответствует стандартизованным остаткам (значения показаны в легенде). Светло-серые и темно-серые прямоугольники показывают значимые отклонения от ожидаемых частот (при $\alpha = 0,005$ и $\alpha = 0,0001$ соответственно)

Fig. 10. Observed frequencies of individuals of normal, lower and low vitality depending on their location relative to the canopy and gaps: Im – immature ($im_1 + im_2 + im_3$), V – virginal ($v_1 + v_2$), YG – young generative ($v_3 + v_1$). Positions: G – in the gap, P – at the periphery of the gap, C – under the canopy; vitality: Norm. – normal, Sub. – lower, Low – low. The area of each rectangle is proportional to the cell frequency of the corresponding contingency table. Solid and dashed lines represent positive and negative deviations from the expected frequencies. The color of the rectangle corresponds to the standardized residuals (values are shown in the legend). Light gray and dark gray rectangles show significant deviations from the expected frequencies (at $\alpha = 0,005$ and $\alpha = 0,0001$, respectively)

Обсуждение результатов исследования

Полученные результаты показали, что *Acer mono* и *Acer ukurunduense* успешно развиваются и устойчиво сосуществуют с другими видами деревьев в исследованном сообществе. Это, в частности, подтверждается онтогенетическими спектрами, которые имеют особенности для каждого из видов. Онтогенетический спектр *Acer mono* левосторонний; число особей значительно уменьшается при переходе из ювенильного состояния в имматурное и далее в виргинильное, затем уменьшение численности

особей замедляется и продолжается до старовозрастного генеративного состояния. У данного вида не так ярко выражена разница в численности особей в имматурном состоянии по сравнению с числом особей в остальных состояниях, как, например, это характерно для *Pinus koraiensis* или *Betula costata* [7, 22]. Спектр *Acer ukurunduense* бимодальный, есть два пика числа особей – в ювенильном и средневозрастном генеративном состояниях. Поэтому если рассматривать только виргинильные и генеративные особи, то спектр будет правосторонним (регрессивным) и можно сделать ошибочный вы-

вод о том, что в настоящее время в древостое условия не подходят для данного вида. Итоговый онтогенетический спектр *Acer ukurunduense* характеризуется тем, что виргинильная его часть повторяет генеративную, отличаясь лишь меньшим числом особей. По своим особенностям онтогенетический спектр *Acer ukurunduense* сходен со спектрами других проанализированных видов, например, с *Betula costata* [7]. Ранее было показано [22], что такой спектр может считаться нормальным для ненарушенных древостоев. Его бимодальный вид обусловлен тем, что виргинильные особи, с одной стороны, интенсивно изреживаются и, с другой стороны, относительно быстро проходят это онтогенетическое состояние. В генеративном состоянии они находятся более длительное время, поэтому небольшого числа разреженных виргинильных особей достаточно, чтобы поддерживать динамическое равновесие числа генеративных особей.

Исходя из того, при какой анализируемой площади онтогенетические спектры перестают значительно меняться, можно сделать вывод, что для элементарных демографических единиц (ЭДЕ) *Acer mono* и *Acer ukurunduense* достаточно нескольких гектаров. Однако если принять во внимание тот факт, что даже на площади 10,5 га виргинильные особи третьей фазы обоих видов единичны (3 шт./га для *Acer mono* и 6 шт./га для *Acer ukurunduense*), то площадь ЭДЕ должна быть существенно большей и составлять не менее 20–30 га.

Результаты анализа структуры мозаик особей, полученные с использованием функции парной корреляции $g(r)$ и функции $K2(r)$, в большинстве не согласуются между собой, за исключением результатов для молодых генеративных и средне- и старовозрастных генеративных особей *Acer mono*. В остальных случаях радиус групп, выявляемых с использованием функции парной корреляции, значительно превышает радиус групп, выявляемых с использованием функции $K2(r)$. Эта разница в результатах объясняется тем, что особи анализируемых видов расположены неоднородно (густота их в разных частях пробных площадей отличается), что хорошо заметно уже при визуальном анализе мозаик. Эта неоднородность вносит систематическое отклонение в результаты, получаемые с использованием функции парной корреляции. В этом случае функция парной корреляции позволяет определить только размер возникающих неоднородностей [20], хотя внутри них особи могут быть расположены случайно. Размеры групп, обусловленных случайным расположением особей, определяются с использованием функции $K2(r)$.

Степень агрегации особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense* при прохождении ими стадий онтогенетического развития существенно уменьшается – от выраженного контагиозного расположения (ювенильные особи) к практически случайному (генеративные особи). Основное отличие от проанализированных ранее преобладающих видов [5–9] состоит в том, что некоторые генеративные особи образуют группы – 2–3 особи у *Acer mono* и 3–5 особей у *Acer ukurunduense*. В первом случае это объясняется тем, что из-за обломов вершин в имматурном и виргинильном состоянии образуются особи *Acer mono* с несколькими стволами, которые учитываются как отдельные особи с одинаковыми координатами на пробной площади. Во втором случае это связано с жизненной формой *Acer ukurunduense* – дерево-куст.

Ювенильные особи *Acer mono* образуют группы разных размеров – от 5 до 13 м, в которые входит до 26 особей. Размеры групп особей *Acer ukurunduense* составляют около 14 м, число особей в таких группах значительно больше 26 шт. Имматурные особи *Acer mono* формируют небольшие группы (в среднем 2–3 особи) и в основном расположены в одной части пробной площади. Имматурные особи *Acer ukurunduense* формируют как крупные (8–10 особей), так и мелкие (4–5 особей) группы, которые расположены практически по всей пробной площади. Данная особенность, по-видимому, связана с тем, что имматурные особи *Acer ukurunduense* могут длительное время сохраняться в виде пневой поросли под пологом древостоя и при улучшении условий освещенности (образовании окон) быстро занимать освободившиеся участки. Оба вида проявляют сходство с ранее исследованными видами *Picea ajanensis* [5], *Betula costata*, [7], *Pinus koraiensis* [9] в агрегации имматурных особей. Но характер агрегации отличается. Так, *Picea ajanensis* и *Betula costata* формируют более плотные группы – около 26 особей на дистанции 17–25 м. Имматурные особи *Acer mono* таких групп не образуют, мелкими группами в 2–3 особи выживая в наиболее подходящих местах. *Acer ukurunduense* по характеру агрегации занимает промежуточное положение, формируя как мелкие, так и крупные группы, но не такие большие, как это характерно для *Picea ajanensis* [5] и *Betula costata* [7].

Виргинильные особи обоих видов имеют незначительное отличие в численности, но по расположению во многом схожи. Оба вида формируют небольшие группы, но *Acer mono* имеет среднее число особей в группах меньше (2–3 шт.), а для *Acer ukurunduense* число особей

в группах составляет 3–5 шт. Рассматриваемые виды в данном возрастном состоянии имеют сходство с *Tilia amurensis*, образуя группы размером от 4 (*Acer mono*) до 8 м (*Acer ukurunduense*) по всей пробной площади. В то же время виргинильные особи *Tilia amurensis* проявляют агрегацию и на больших масштабах – до 14,5 м с числом особей 13 шт. [7].

Численность молодых генеративных особей *Acer mono* снижается более чем в два раза, а расположение становится более однородным с небольшим числом мелких групп, в то время как у *Acer ukurunduense* в данном состоянии, наоборот, происходит увеличение числа особей с сохранением небольших групп. Эти особенности связаны с тем, что *Acer ukurunduense* способен выживать, сохраняя подземную часть растения и формируя новые стволы взамен отмирающих (не дождавшихся условий, подходящих для развития) старых, увеличивая или сохраняя численность особей, способных к плодоношению. По этой способности он схож с *Tilia amurensis* и так же как и она при определенных условиях приобретает жизненную форму дерево-куст [23]. *Acer mono* не обладает способностью образовывать новые стволы, поэтому в процессе изреживания численность особей постепенно уменьшается и формируется более однородная мозаика.

В молодом генеративном состоянии происходит явное разделение направлений развития обоих видов: численность особей *Acer mono* продолжает снижаться, в то время как *Acer ukurunduense*, напротив, активно развивается и занимает пространство, как это характерно для *Betula costata* [7] и *Pinus koraiensis* [9, 22]. Для *Acer mono* здесь хорошо заметно сходство стратегии развития с *Abies nephrolepis* [6].

В генеративном состоянии численность *Acer mono* в процессе изреживания незначительно снижается в данном возрастном состоянии. Мозаика становится практически однородной с редкими группами из 2–3 деревьев. *Acer ukurunduense*, напротив, формирует новые стволы. Численность особей в этом состоянии по сравнению с предыдущим увеличивается практически в два раза. Эта особенность ярко показывает отличия жизненных стратегий видов. *Acer mono* как вид, требующий более специфических условий для роста (более теплолюбив [3]), вероятно, приурочен к более теплым частям склонов и выживает за счет длительного периода жизни в пологе древостоя. *Acer ukurunduense*, напротив, достаточно устойчив к холоду [3] и в связи с этой особенностью распространен равномерно на территории пробной площади. При этом жизнь отдельных стволов относительно коротка (около 70–80 лет), но подземная часть сохраняется долго, и он выживает на од-

ном месте до тех пор, пока условия освещенности остаются благоприятными.

Радиусы групп, выявляемые в мозаиках особей до генеративного состояния с использованием функции $K2(r)$, близки и составляют 8–13 м для *Acer mono* и 7–14 м для *Acer ukurunduense*. Эти размеры очень близки к размерам групп *Pinus koraiensis* – 8–12 м [9].

Изменение размеров пустых пространств, не занятых особями, у обоих видов выглядит сходным образом. В ювенильном и имматурном состоянии они относительно небольшие, но значимо больше, чем при случайном расположении особей. Затем, в имматурном и виргинильном состоянии они значительно увеличиваются, а далее постепенно уменьшаются к средне- и старовозрастному генеративному состоянию. При этом у *Acer mono* их размер совпадает с ожидаемым в соответствии с нуль-гипотезой (случайным расположением особей), а у *Acer ukurunduense* он становится приблизительно таким же, как и у ювенильных особей данного вида.

Динамика пространственных ассоциаций *Acer mono* и *Acer ukurunduense* при прохождении ими последовательных стадий онтогенеза в целом совпадает с описанной в предыдущем исследовании для *Pinus koraiensis* [9]: число положительных связей увеличивается в виргинильном состоянии, а затем уменьшается, и положительные связи сменяются отрицательными. Основное отличие заключается в том, что у *Acer mono* отрицательные связи не выявляются, и в ювенильном, имматурном и генеративном состоянии связи отсутствуют. Влияние генеративных особей на ювенильные, имматурные и виргинильные особи *Acer mono* и *Acer ukurunduense* так же, как и в случае *Pinus koraiensis* [9], незначительно, а единичные значимые связи сложно поддаются систематизации.

Сопоставляя результаты, полученные в данной работе, с аналогичными результатами для *Pinus koraiensis*, можно прийти к выводу, что основным фактором, определяющим процесс формирования и структуру популяционных мозаик, является процесс образования окон в пологе древостоя [9]. Во-первых, у *Acer mono* и *Acer ukurunduense* особи нормальной жизнеспособности встречаются преимущественно в окнах и на их периферии. Следовательно, уже в имматурном состоянии быстрее развиваются те особи, которые расположены в лучших условиях освещенности; они же имеют больше шансов на выживание. Если в течение некоторого времени происходит процесс «отбора» особей, оказавшихся в лучших условиях освещенности, то они будут расположены группами. Это под-

тверждается сходством радиусов групп имматурных, виргинильных и молодых генеративных особей между собой и размерами окон, около 90 % которых имеют радиус 9–10 м [9].

Во-вторых, большое число положительных связей между виргинильными особями показывает, что они вместе оказались в пределах одних и тех же окон. Поскольку в виргинильное состояние переходят только те особи, которые оказались в окнах, то их относительно немного, но они расположены близко друг к другу. Затем в молодом генеративном и средне- и старовозрастном генеративном состоянии из-за конкуренции положительные связи между особями практически исчезают или сменяются отрицательными. Когда функция парной корреляции показывает агрегированное расположение виргинильных особей, а функция $K2(r)$ – случайное, то это означает, что эти особи были относительно быстро «выбраны» из мозаики в соответствии с размерами образовавшихся окон, когда они оказались в благоприятных условиях. Поэтому такая выборка может не иметь собственной структуры, и особи внутри групп могут быть расположены случайно.

Как было показано ранее, для кедрово-широколиственных лесов характерен режим нарушений (имеется в виду образование окон в пологе в результате, например, ветровалов) низкой и (редко) средней интенсивности [12, 24]. Это означает, что время от времени в пологе образуются единичные окна в результате, например, вывала ветром отдельных деревьев; размер таких окон сопоставим с размером кроны одного дерева. Реже образуются окна более крупных размеров в результате одновременного вывала 2–3 деревьев. При этом окна расположены случайно [13], а, значит, улучшение условий освещенности происходит каждый раз в случайном месте древостоя. Это объясняет то обстоятельство, что степень агрегации особей в процессе их развития быстро уменьшается и мозаика генеративных особей случайна или близка к случайной.

Интересно то, что полученные результаты, а именно: структура мозаик, образуемых особями разных онтогенетических состояний, вид онтогенетических спектров, особенности пространственных ассоциаций с другими видами – не позволяют провести явную границу между *Acer mono*, *Acer ukurunduense* и проанализированными ранее преобладающими видами кедрово-широколиственных лесов. Точно так же, как и у других видов, мозаика особей в процессе их развития от ювенильного до генеративного состояния становится случайной или близкой к случайной. Ювенильные и имматурные

особи *Acer ukurunduense* так же, как и особи *Betula costata* или *Picea ajanensis*, развиваются преимущественно на полуразложившемся валеже [5, 7]. В то же время ювенильные и имматурные особи *Acer mono* развиваются на подстилке так же, как и особи *Pinus koraiensis* или *Tilia amurensis* [8, 9]. Онтогенетические спектры *Acer mono* и *Acer ukurunduense* имеют такой же вид, как, например, у *Betula costata*, *Tilia amurensis* и *Pinus koraiensis* [7–9]. Число и характер межвидовых связей, как было показано выше, меняется так же, как и у *Pinus koraiensis* [9]. Таким образом, на данном этапе исследований можно заключить, что процессы формирования популяционных мозаик *Acer mono* и *Acer ukurunduense* в целом не отличаются от таковых преобладающих видов. Обнаруженные небольшие различия (например, группы 3–5 генеративных особей у *Acer ukurunduense*) связаны с жизненной формой вида, но не с долей его участия в древостое.

Проведенные исследования позволяют сделать некоторые выводы об особенностях жизненных стратегий *Acer mono* и *Acer ukurunduense*. Продолжительность жизни особей *Acer mono*, сходная с таковой у преобладающих видов [12], способность длительно переносить угнетение, особенности онтогенетического спектра и относительно необильное возобновление являются признаками *S*-стратегии. Совокупность полученных данных о *Acer ukurunduense*, таких, как массовое возобновление, короткая продолжительность жизни, быстрое развитие в окнах [25], характеризуют данный вид как *R*-стратега. В то же время особи *Acer ukurunduense* способны длительно переносить угнетение и существовать в виде корневой поросли под пологом древостоя, что является признаками *S*-стратегии. Таким образом, *Acer ukurunduense*, в зависимости от складывающихся условий, проявляет черты как *R*-, так и *S*-стратегии.

Заключение

Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что изменение структуры мозаик особей *Acer mono* и *Acer ukurunduense* при прохождении ими стадий онтогенетического развития не зависит от внутривидовых и межвидовых взаимосвязей. Выявляемые методами анализа точечных мозаик положительные внутривидовые связи объясняются сходными требованиями к условиям, необходимым для развития особей, но не взаимодействием особей друг с другом. Агрегированное расположение особей главным образом связано с неравномерностью освещенности под пологом древостоя.

В случае ювенильных и имматурных особей *Acer ukurunduense* помимо освещенности важен субстрат. Положительные межвидовые связи (агрегация особей разных видов) также объясняются потребностями особей в свете для развития. В отличие от преобладающих видов, у которых к генеративному состоянию остаются единичные случайно расположенные особи, у

Acer mono и *Acer ukurunduense* сохраняются немногочисленные группы по 2–3 и 3–5 особей соответственно. Но в целом, как и у преобладающих видов, динамика мозаик данных видов определяется процессами образования окон (особенностями естественных нарушений древостоя), а не спецификой внутри- и межвидовых связей.

Список литературы

1. Ed. by R. E. Ricklefs. Ecology. Heidelberg, 1990. 896 p.
2. Ed. by S. P. Hubbel. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton : Princeton University press, 2001. 390 p.
3. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока / отв. ред. Н. В. Усенко. Хабаровск : Хабаровское книжное издательство, 1969. 416 с.
4. Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
5. Ухваткина О. Н., Омелько А. М. Формирование пространственной структуры популяции *Picea ajanensis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге российского Дальнего Востока // Растительные ресурсы. 2017. Т. 53, № 1. С. 70–87.
6. Петренко Т. Я., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А. [и др.]. Формирование популяционной мозаики *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока // Растительные ресурсы. 2017. Т. 53, № 4. С. 480–495.
7. Жмеренецкий А. А., Омелько А. М., Ухваткина О. Н. [и др.]. Онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляции *Betula costata* (Betulaceae) в ненарушенном кедрово-широколиственном сообществе на юге российского Дальнего Востока // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54, № 2. С. 260–279.
8. Жмеренецкий А. А., Омелько А. М., Ухваткина О. Н., Петренко Т. Я. Формирование популяционной мозаики *Tilia amurensis* Rupr. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 1. С. 1–11.
9. Омелько А. М., Ухваткина О. Н., Жмеренецкий А. А. [и др.]. Формирование популяционной мозаики *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Т. 4, № 2. С. 1–19.
10. Кожевникова Н. К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна // Сибирский экологический журнал. 2009. № 5. С. 693–703.
11. Отв. ред. Б. П. Колесников. Кедровые леса Дальнего Востока // Труды Дальневосточного филиала Академии наук СССР. Сер.: Ботаническая. 1956. Т. 2, вып. 4. 262 с.
12. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 360. P. 221–234.
13. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. [et al.]. From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest // For. Ecol. Manag. 2018. Vol. 411. P. 44–46.
14. Condit R. Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Springer-Verlag, 1998. 224 p.
15. 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 Ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. № 5. С. 81–92.
16. Ухваткина О. Н., Комарова Т. А., Трофимова А. Д. Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carst. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Вестник Московского государственного университета леса. 2010. № 3. С. 169–173.
17. Комарова Т. А., Трофимова А. Д., Ухваткина О. Н., У-Сан Ким. Онтоморфогенез пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. № 5. С. 93–101.
18. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers // Russian Journal of Ecology. 2001. Vol. 32. P. 159–163.
19. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, 2018.
20. Wiegand T., Moloney K. A. Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology. London ; New York : CRC Press, 2014. 510 p.

21. Wiegand T., Moloney K. A. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology // *Oikos*. 2004. Vol. 104. P. 209–229.
22. Ухваткина О. Н., Омелько А. М. Особенности жизненной стратегии сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном хвойно-широколиственном лесу на территории Южного Сихотэ-Алиня // *Вестник Томского государственного университета. Сер.: Биология*. 2016. № 4. С. 164–179.
23. Недосеко О. И. Поливариантность жизненных форм у ивы пятитычинковой *Sailx pentandra* L. // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический*. 1994. Е. 99, вып. 5. С. 105–118.
24. Zhang Y., Drobyshev I., Gao L. [et al.]. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North- Eastern China // *Dendrochronologia*. 2014. Vol. 32. P. 21–31.
25. Козин Е. К. Схема развития древостоя девственного пихтово-елового леса // *Лесное хозяйство*. 1981. № 2. С. 50–53.

References

1. Ricklefs R.E. ed. *Ecology*. Heidelberg, 1990:896.
2. Hubbel S.P. ed. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University press, 2001:390.
3. Usenko N. V. ed. *Derev'ya, kustarniki i liany Dal'nego Vostoka* = Trees, shrubs and vines of the Far East. Khabarovsk: Khabarovskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1969:416. (In Russ.)
4. Komarova T.A. *Semennoe vozobnovlenie rasteniy na svezhikh garyakh (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya)* = Seed renewal of plants on fresh burned-out areas (forests of South Sikhote Alin). Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1986:224. (In Russ.)
5. Ukhvatkina O.N., Omel'ko A.M. Formation of the spatial structure of the *Picea ajanensis* (Pinaceae) population in cedar- broadleaved forests in the south of the Russian Far East. *Rastitel'nye resursy* = Plant resources. 2017;53(1):70–87. (In Russ.)
6. Petrenko T.Ya., Omel'ko A.M., Zhmerenetskiy A.A. [et al.]. Formation of the population mosaic of *Abies nephrolepis* (Pinaceae) population in the stand of the cedar-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. *Rastitel'nye resursy* = Plant resources. 2017;53(4):480–495. (In Russ.)
7. Zhmerenetskiy A.A., Omel'ko A.M., Ukhvatkina O.N. [et al.]. Ontogenetic and spatial structure of the *Betula costata* (Betulaceae) cenopopulation in the undisturbed cedar-broadleaved community in the south of the Russian Far East. *Rastitel'nye resursy* = Plant resources. 2018;54(2):260–279. (In Russ.)
8. Zhmerenetskiy A.A., Omel'ko A.M., Ukhvatkina O.N., Petrenko T.Ya. Formation of the population mosaic of *Tilia amurensis* Rupr. in the stand of the cedar-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(1):1–11. (In Russ.)
9. Omel'ko A.M., Ukhvatkina O.N., Zhmerenetskiy A.A. [et al.]. Formation of the population mosaic of *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. in the stand of the cedar-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019;4(2):1–19. (In Russ.)
10. Kozhevnikova N.K. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* = Siberian ecological journal. 2009;5:693–703. (In Russ.)
11. Kolesnikov B.P. ed. Cedar forests of Far East. *Trudy Dal'nevostochnogo filiala Akademii nauk SSSR. Ser.: Botanicheskaya* = Proceedings of Far Eastern branch of the USSR Academy of Sciences. Botanical series. 1956;2(4):262. (In Russ.)
12. Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Zhmerenetskiy A.A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *Forest Ecology and Management*. 2016;360:221–234.
13. Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Zhmerenetskiy A.A. [et al.]. From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine- broadleaved forest. *For. Ecol. Manag.* 2018;411:44–46.
14. Condit R. *Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Springer-Verlag, 1998:224.
15. Komarova T.A., Ukhvatkina O.N., Trofimova A.D. Ontomorphogenesis of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) under conditions of the middle mountain belt. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* = Bulletin of Botanical garden of FEB RAS. 2010;5:81–92. (In Russ.)
16. Ukhvatkina O.N., Komarova T.A., Trofimova A.D. Features of ontogeny of *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. in the mid-mountain belt of the South Sikhote-Alin. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa* = Forestry Bulletin of Moscow State University of Forest. 2010;3:169–173. (In Russ.)
17. Komarova T.A., Trofimova A.D., Ukhvatkina O.N., U-San Kim. Ontomorphogenesis of Khingam fir (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) under conditions of the middle mountain belt. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* = Bulletin of Botanical garden of FEB RAS. 2010;5:93–101. (In Russ.)
18. Smirnova O.V., Bobrovskii M.V. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32:159–163.
19. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, 2018.

20. Wiegand T., Moloney K.A. *Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology*. London; New York: CRC Press, 2014:510 .
21. Wiegand T., Moloney K.A. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*. 2004;104:209–229.
22. Ukhvatkina O.N., Omel'ko A.M. Features of life strategy of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the late succession of coniferous-broadleaved forest in the South Sikhote-Alin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya* = Bulletin of Tomsk State University. Biological series. 2016;4:164–179. (In Russ.)
23. Nedoseko O.I. The polyvariance of life forms in the bay-leaf willow *Saix pentandra* L. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskij* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1994;99(5):105–118. (In Russ.)
24. Zhang Y., Drobyshev I., Gao L. [et al.]. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North- Eastern China. *Dendrochronologia*. 2014;32:21–31.
25. Kozin E.K. Development scheme of a virgin fir-spruce forest stand. *Lesnoe khozyaystvo* = Forestry. 1981;2:50–53. (In Russ.)