

Оригинальная статья

УДК 630.561.24+551.583.4+58.02

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

РЕЖИМ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЙ И РАЗВИТИЕ ДРЕВОСТОЯ ПИХТОВО-ЕЛОВОГО ЛЕСА В ЮЖНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ

О. Н. Ухваткина , А. М. Омелько, Л. А. Сибирина,
Г. А. Гладкова, А. А. Жмеренецкий

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Россия, 690022, г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, д. 159

Поступила в редакцию 01.09.2023 г., после доработки 24.11.2023 г., принята 09.12.2023 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Возрастные смены в пихтово-еловых лесах и возможное влияние на них происходящих климатических изменений являются актуальным вопросом. В работе рассмотрен древостой ненарушенного пихтово-елового леса, расположенный в южном Сихотэ-Алине на высоте 530 м над ур. м. В 2001 г. здесь была заложена постоянная пробная площадь, а в 2022 – 2023 гг. была проведена ее ревизия и получены образцы древесины (кernels). В результате исследования было установлено, что развитие древостоя имело существенные отличия от описанного ранее в схеме возрастных смен девственного пихтово-елового леса. Во-первых, установлено, за последние 242 года не происходили массовые распады древостоя и выявляются только частичные распады, имевшие место в 1831 – 1850 и в 1931 – 1950 гг. При этом около 50% деревьев ели аянской пережили за время своего развития как минимум 2 частичных распада древостоя. Во-вторых, показано, что в изученном древостое ель аянская не формирует одновозрастного поколения. Также выявлено, что на момент ревизии в древостое сложилась ситуация, предшествующая новому распаду древостоя. Важным полученным результатом является и то, что с 2001 г. наблюдается устойчивый тренд на уменьшение прироста ели аянской у 75% деревьев. Этот тренд может быть связан не с возрастными сменами в древостое, а обуславливаться реакцией ели на глобальное изменение климата. Подобная тенденция может вносить существенные коррективы в возрастные смены древостоев пихтово-еловых лесов.

Ключевые слова: ель аянская, Сихотэ-Алинь, история древостоя, дендрохронология

Финансирование. Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6), а также при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-20100, <https://rscf.ru/project/22-24-20100/>).

 Для корреспонденции. Лаборатория лесных экосистем Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

ORCID и e-mail адреса: Ухваткина Ольга Николаевна: <https://orcid.org/0000-0002-4379-1864>, ukhvatkina@gmail.com; Омелько Александр Михайлович: <https://orcid.org/0000-0002-5703-6851>, alexomelko@gmail.com; Сибирина Лидия Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5217-6866>, sibirina@biosoil.ru; Гладкова Галина Александровна: <https://orcid.org/0000-0001-6283-3348>, gladkova@biosoil.ru; Жмеренецкий Александр Александрович: zhmerenetsky@mail.ru.

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Сибирина Л. А., Гладкова Г. А., Жмеренецкий А. А. Режим естественных нарушений и развитие древостоя пихтово-елового леса в южном Сихотэ-Алине // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 345 – 363. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то что возрастные изменения и процесс смены пород в темнохвойных лесах рассматриваются с самого момента начала научного изучения лесов и их динамики, до сих пор многие вопросы возрастного развития различных видов деревьев в таких лесах остаются неизученными и требуют дальнейшей разработки (Pukinskaya, 2020).

Современные представления о лесных сообществах предполагают, что ключевую роль в их динамике и развитии играет так называемый режим естественных нарушений (Frelich, Lorimer, 1991; Abrams et al., 1999; Ishikawa et al., 1999; Omelko et al., 2016). В сомкнутых длительно развивающихся без воздействия человека древостоях умеренного пояса естественные нарушения варьируют от выпадения отдельных деревьев до крупномасштабных усыханий и выпадения деревьев, полностью изменяющих древостой (Plisson et al., 2005; Margolis et al., 2007). Характер возобновления разных видов деревьев, в свою очередь, может повлиять на будущие режимы нарушений, так как разные виды растений в зависимости от теневыносливости и стратегии возобновления по-разному реагируют на различия в размерах окон в пологе и интенсивности нарушений, имеют разную продолжительность жизни и устойчивость к различным факторам, вызывающим нарушения (например, сильным ветрам) (Liu, 1997; Bergeron et al., 1998; Drobyshev, 1999; Mori, Takeda, 2004). Понимание того, как структура и состав леса реагировали на нарушения, происходившие в прошлом, может дать представление об их будущей устойчивости к вызванным климатом изменениям режима нарушений древостоев (Kneeshaw et al., 2011; Tepley, Veblen, 2015; Kulakowski et al., 2017).

В последнее время в научном сообществе сложилось устойчивое опасение, что на режим естественных нарушений в древостоях, развивающихся без антропогенного воздействия, могут существенно повлиять изменения климата (Janda et al., 2017), поэтому существует необходимость определить степень воздействия климатических изменений на эти процессы.

Схема развития елово-пихтового леса, описывающая возрастные смены, характерные для елово-пихтовых лесов юга российского Дальнего Востока, включает в себя 6 стадий (Kozin, 1981). Длительность стадий составляет 20 лет, а весь цикл занимает 120 лет: от стадии распада древостоя через стадии усиления роли кедра корейского и лиственных видов, стадию массового входа в основной полог нового поколения ели и усыхания поколения пихты, а также ослабления роли лиственных пород, с постепенным набором запаса у ели и нового поколения пихты, перехода их в старовозрастное состояние и снова к распаду древостоя (Kozin, 1981). Важным отличием от бореальных елово-пихтовых лесов является непре-

рывное участие в древостое кедра корейского, а также нескольких лиственных видов деревьев (Ukhvatkina, Omelko, 2013), усложняющих взаимодействие деревьев в процессе развития их древостоя. Несмотря на наличие большого числа пробных площадей в таких лесах на территории юга материковой части Дальнего Востока, детализация созданной схемы и её уточнение ранее не проводились.

Учитывая происходящие в регионе активные процессы климатических изменений (Altman et al., 2018; Ukhvatkina et al., 2018, 2021), важной задачей является необходимость отслеживания динамики ненарушенных лесов в меняющихся условиях и выявление тенденций в развитии древостоев.

Таким образом, в данном исследовании поставлены две задачи: 1) реконструировать историю естественных нарушений древостоя и проанализировать произошедшие изменения его структуры и видового состава для уточнения и дополнения схемы развития пихтово-еловых лесов Южного Сихотэ-Алиня; 2) выяснить, проявляются ли в росте отдельных деревьев или развитии древостоя признаки влияния происходящих в последние десятилетия климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория и объект исследования. Исследование проведено на территории Верхнеуссурийского стационара Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, расположенного в южной части горной системы Сихотэ-Алинь (рис. 1, а), занимающего площадь 4400 га. Рельеф стационара низкоротный, средний уклон составляет 20 – 25°. Минимальная и максимальная высота над уровнем моря составляет 460 и 1060 м. Климат территории исследования муссонный; среднегодовая сумма осадков составляет 830 мм (см. рис. 1, б). Среднегодовая температура составляет 0.9°C (Kozhevnikova, 2009). Средняя скорость ветров обычно составляет не более 3 м/с, а число дней с сильными ветрами (более 20 м/с) около 20.

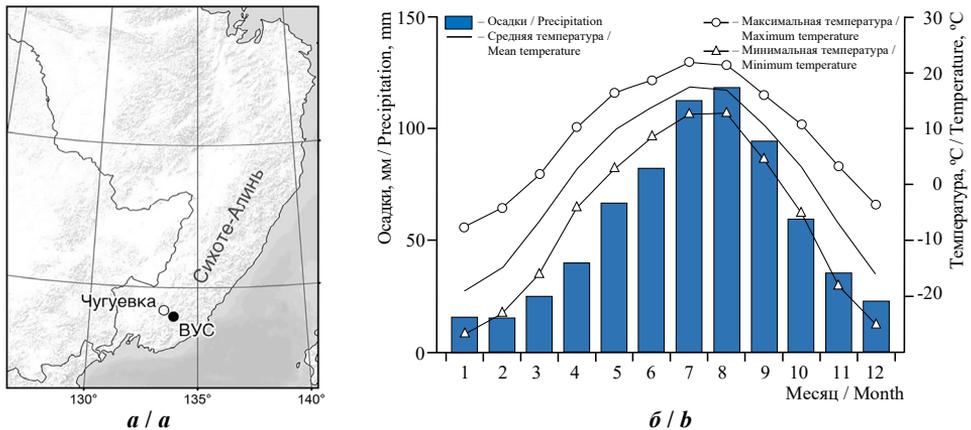


Рис. 1. Территория исследования (а) и климатограмма территории исследования (метеостанция Чугуевка) (б)

Fig. 1. Study area (a) and the climatogram of the Chuguevka meteorological station (b)

Постоянная пробная площадь № 50-2001 размером 0.25 га была заложена в 2001 г. в елово-пихтовом древостое, не подвергнувшись антропогенному воздействию, на высоте 530 м над ур. м. на вышоложенном участке в нижней части склона долины р. Правая Соколовка. Общая характеристика древостоя пробной площади приведена в табл. 1.

Древостой в пределах пробной площади образован деревьями следующих видов: *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *Tilia amurensis* Rupr., *Betula costata* (Trautv.) Regel., единично – *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Acer tegmentosum* Maxim. Et Rupr., *Taxus cuspidate* Siebold & Zucc.

Подлесок редкий, общая сомкнутость 0.3 – 0.4. В его составе 15 видов кустарников и лиан, но ни один из них не является доминирующим на данной стадии развития древостоя. Спорадически группами в пределах околосредовой пологе древостоя встречаются *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., другие кустарники *Acer barbinerve* Maxim., *Spiraea betulifolia* Pall., *Spiraea ussuriensis* Pojark., *Corylus mandshurica* Maxim., *Ribes triste* Pall., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Rosa acicularis* Lindl., *Aralia elata* (Miq.) Seem., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr.) Maxim., *Eouimum macroptera* Rupr., *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Lebed., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. & Maxim., *Sambucus sibirica* Nakai, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Rupr. Высота большинства кустарников и лиан не превышает 1.5 м, лещина и клен бородчатый достигают 3.5 м.

Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит, мозаичный, проективное покрытие достигает 90 – 100%. В его составе 5 массовых видов растений, он разделяется на два подъяруса. В первом подъярусе аспект создает *Dryopteris crassirhizoma* Nakai., единично встречается *Veratrum dahuricum* (Turcz.) O. Loes. Второй подъярус образован, главным образом, видами таежного мелкотравья: *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и плауном *Lycopodium annotinum* L. Всего в составе травянистого яруса встречается 30 видов.

Сбор данных. При закладке пробной площади в 2001 г. учитывались все деревья, начиная с диаметра 1 см на высоте 1.3 м. У каждого дерева была измерена высота, диаметр на высоте 1.3 м. Далее все деревья были распределены по четырехсантиметровым ступеням толщины и разделены на крупный подрост (диаметр от 1 до 12 см на высоте 1.3 м) и деревья, формирующие полог древостоя (диаметр от 16 см на высоте 1.3 м). Методом сплошного учета описан мелкий и средний подрост (мелкий подрост – до 0.5 м высотой, средний – от 0.6 м высотой и до диаметра 1 см на высоте 1.3 м), а также подлесок и травяной ярус.

В мае 2023 г. проведен повторный учет деревьев, подлеска и подростка по методикам, примененным при закладке пробной площади для обеспечения сравнимости результатов. Дополнительно в пределах пробной площади в 2022 – 2023 гг. было проведено бурение для получения образцов древесины – кернов с ели аянской, пихты белокорой, кедра корейского, березы желтой и липы амурской. Керн брался на высоте 1.3 м перпендикулярно склону и/или наклону дерева для того, чтобы избежать получения кривой древесины (Stokes, Smiley, 1968). Всего было получено 89 кернов, из которых 68 шт. – ель аянская, 15 шт. – береза желтая, 4 шт. –

Таблица 1. Таксационные показатели древостоя в 2001 и в 2023 гг.
Table 1. Characteristics of the main tree species in 2001 and 2023

Вид / Species	Сумма площадей сечений, м ² /га / Basal area, m ² /ha				Запас, м ³ / Volume, m ³				Средний диаметр на высоте 1,3 м, см / DBH, cm				Средняя высота, м / Mean height, m				Подрост, шт./га / Undergrowth, pos./ha		Возраст, лет *** / Age, ***
	Живые / Live 2001	Живые / Live 2023	Мертвые / Dead 2001	Мертвые / Dead 2023	Живые / Live 2001	Живые / Live 2023	Мертвые / Dead 2001	Мертвые / Dead 2023	2001*	2023*	2001*	2023*	2001	2023					
Еа / Pj	17.57	17.36	1.18	2.03	199.4	170.01	9.19	19.92	6.5	4.8	26.4	28.6	6.2	4.5	72	179	72-244		
Пб / An	13.70	3.74	2.09	11.78	134.4	27.75	19.33	104.33	7.1	5.5	22.8	19.7	8.2	4.8	124	130	-		
Кк / Pk	2.93	3.67	0.00	0.00	43.8	41.95	0.00	0.00	6.4	4.7	42.1	47.6	7.1	5.0	20	30	-		
Бж / Bc	5.13	5.72	0.06	0.38	57.4	54.65	0.59	2.76	11.5	12	24.5	26.0	14.8	13.0	20	-	70-164		
Ла / Ta	0.70	1.14	0.00	0.04	5.9	7.67	0.00	0.28	8.6	8.0	18.3	21.2	11.1	6.0	-	-	73-161		
Клж / Au	0.12	0.15	0.51	0.00	0.5	0.61	0.12	0.00	5.8	4.5	-	-	5.1	4.0	16	-	-		
Клз / At	0.00	0.08	0.00	0.00	0.0	0.28	0.00	0.00	-	4.6	-	-	-	5.0	88	-	-		
Чм / Pm	0.00	0.02	0.41	0.08	0.6	0.07	3.00	0.00	-	8.0	-	-	-	8.5	-	-	-		
То / Tc	0.00	<0.01	0.00	0.00	0.0	<0.01	0.00	0.00	-	1.0	-	-	-	1.7	-	-	-		
Итого / Total	40.15	31.89	4.25	14.31	442.07	302.99	32.23	127.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-		

Примечания. Еа – ель аянская, Пб – пихта белокорая, Кк – сосна корейская, Ла – липа амурская, Клж – клен желтый, Клз – клен зеленокорый, Чм – черемуха Маака, То – тис остроконечный; * – верхняя строка – средний диаметр / высота для крупного подроста (диаметр до 12 см), нижняя строка – средний диаметр / высота для полога древостоя (диаметр с 16 см); *** – число годичных колец дерева с момента его достижения высоты бурения (1.3 м) до момента взятия образца.

Note. Pj – *Picea jezoensis*, An – *Abies nephrolepis*, Pk – *Pinus koraiensis*, Ta – *Tilia amurensis*, Au – *Acer ukurundhense*, At – *Acer tegmentosum*, Pa – *Padus maackii*, Tc – *Taxus cuspidate*; DBH is the average diameter at 1.3 m; * : top line – DBH / H to large undergrowth (DBH < 12 cm), bottom line – DBH / H to large undergrowth (DBH > 16 cm); *** – the age by the height of DBH.

липа амурская, 2 шт. – кедр корейский. Для пихты белокорой не удалось получить ни одного образца в связи с тем, все деревья имели обширную сердцевинную гниль более $2/3$ радиуса ствола.

Первичная обработка и верификация образцов. Первичная обработка кернов в лаборатории проводилась в соответствии с общепринятыми дендрохронологическими процедурами (Cook, Kairiukstis, 1990). Все образцы были смонтированы на деревянные бруски, высушены, подрезаны и прошли процедуру повышения контрастности до тех пор, пока отдельные трахеиды не стали видны под бинокулярным микроскопом. Измерение радиального прироста деревьев проводилось с помощью полуавтоматической измерительной установки Velmex (Velmex INC., США) с точностью 0.01 мм. После измерения серии прошли перекрестное датирование с использованием ПО TSAP (Rinn, 1996). Оценка надежности перекрестного датирования и поиск пропущенных колец выполнены с использованием ПО COFESHA (Holmes, 1983).

Для повышения надежности перекрестного датирования полученных образцов были использованы образцы из базы данных авторов, собранные по каждому виду в период с 2009 по 2022 г. на территории исследования.

Анализ истории естественных нарушений древостоя. Восстановление истории естественных нарушений древостоя выполнено с помощью методики «boundary-line criterion» (Black, Abrams, 2003), которая основана на предположении о том, что резкое увеличение радиального прироста деревьев в фитоценозе чаще всего обусловлено улучшением условий среды, связанным с гибелью соседних деревьев (Lorimer, Frelich, 1989; Rubino, McCarthy, 2004). Такие моменты резкого увеличения прироста названы «релизами» (от английского «growth release», сокращенно GR). Подробно процесс выявления моментов релизов описан в работе Блэка и Абрамса (Black, Abrams, 2003). Выявление релизов проведено с помощью пакета TRADER (Altman et al., 2014) для ПО R (R Core Team, 2019).

Число полученных кернов было пропорционально числу деревьев каждого вида на пробной площади. В связи с этим восстановление истории древостоя проведено только по ели аянской, так как кернов, полученных с деревьев остальных видов, было недостаточно для анализа истории нарушений древостоя (Black et al., 2009). Образцы с кедра корейского, березы желтой и липы амурской были использованы для анализа изменений радиального прироста деревьев и возрастной структуры древостоя.

На пробной площади получено 68 шт. кернов с ели аянской, что дало в совокупности 9379 измерений. Согласно методике Блэка с соавторами (Black et al., 2009) создание региональной кривой для восстановления истории нарушений древостоя требует не менее 50 тыс. измерений. При создании граничной функции («boundary-line function») использован накопленный материал с территории исследования, включающий в себя 66531 измерений 507 кернов ели аянской, полученных в период с 2009 по 2022 г. на территории исследования.

В англоязычной литературе при анализе истории нарушений древостоя используются термины «minor release» и «major release». В первом случае резкое увеличение прироста («release») за декаду выявляется не более чем у 40% деревь-

ев. Во втором случае – более 40% деревьев (Black et al., 2009). В данной работе, как и Е. К. Козин (Kozin, 1981), мы используем термины частичный и массовый распад. Частичным распадом (Ishikava et al., 1999; Ukhvatkina et al., 2011) считалась декада (10 лет), когда резкое увеличение прироста показали более 30%, но не более 60% проанализированных деревьев, резкое увеличение прироста у деревьев менее 30% от проанализированных образцов считалось признаком выпадения отдельных деревьев, массовый распад – увеличение прироста наблюдается более чем у 60% деревьев в декаду.

Особенности возрастного развития деревьев. Для анализа формирования возрастных групп ели аянской все керны были разделены в зависимости от года достижения высоты взятия керна (далее – возраст на высоте 1.3 м): первая группа – деревья достигли высоты 1.3 м до частичного распада древостоя в 1831 г., вторая группа – деревья достигли высоты 1.3 м в период после распада 1831 – 1840 гг., но до частичного распада в 1871 – 1880 гг., третья группа – деревья достигли высоты 1.3 м в период после частичного распада 1871 – 1880 гг., но до частичного распада 1921 – 1950 гг., четвертая группа – деревья, достигшие высоты 1.3 м после 1921 г. Для березы желтой, кедра корейского и липы амурской разделение на группы не проводилось в связи с тем, что число образцов было недостаточно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура древостоя. В состав древостоя на пробной площади в 2001 г. входило 7 видов, имеющих живые деревья диаметром более 1 см на высоте 1.3 м (см. табл. 1). Наибольший вклад в общий запас древостоя вносили деревья ели аянской, на втором месте – пихта белокорая, затем – береза желтая и кедр корейский. Формула состава древостоя на 2001 г. выглядит следующим образом: 5Еа3Пб1Кк1Бж + Ла, сомкнутость – 80%. При перечеке 2023 г. выявлено 10 видов деревьев – добавился крупный и средний подрост клена зеленокорого, черемуха Маака и тис остроколючный. Состав древостоя в 2023 г.: 6Еа2Бж1Кк1Пб + Ла, сомкнутость – 70%.

Анализ распределения числа деревьев по ступеням толщины при ревизии 2001 г. показал (рис. 2, а), что у ели аянской преобладают молодые деревья и крупный подрост как в живой, так и в мертвой части древостоя. В 2023 г. вид распределения не отличается, хотя число деревьев, относящихся к крупному подросту, возросло с 332 до 536 шт./га. В мертвой части древостоя характер распределения также не изменился с 2001 г., но заметно значительное уменьшение числа мертвых деревьев (в 4 раза) начиная с крупного подростка и до диаметра 12 см.

У пихты белокорой в 2001 г. наблюдалось накопление крупного подростка и деревьев диаметром 16 – 24 см (см. рис. 2, б). При учете в 2023 г. число деревьев, относящихся к крупному подросту, выросло в два раза, а общее число деревьев, начиная с диаметром 20 см, уменьшилось с 280 до 92 шт./га. В мертвой части древостоя у пихты белокорой произошло увеличение числа деревьев в два раза.

У кедра корейского в 2001 г. преобладал крупный подрост и присутствовали деревья с диаметром 24 – 28, 52 и 64 см (см. рис. 2, в). При перечеке 2023 г. число деревьев, относящихся к крупному подросту, увеличилось в 1.5 раза, остальные

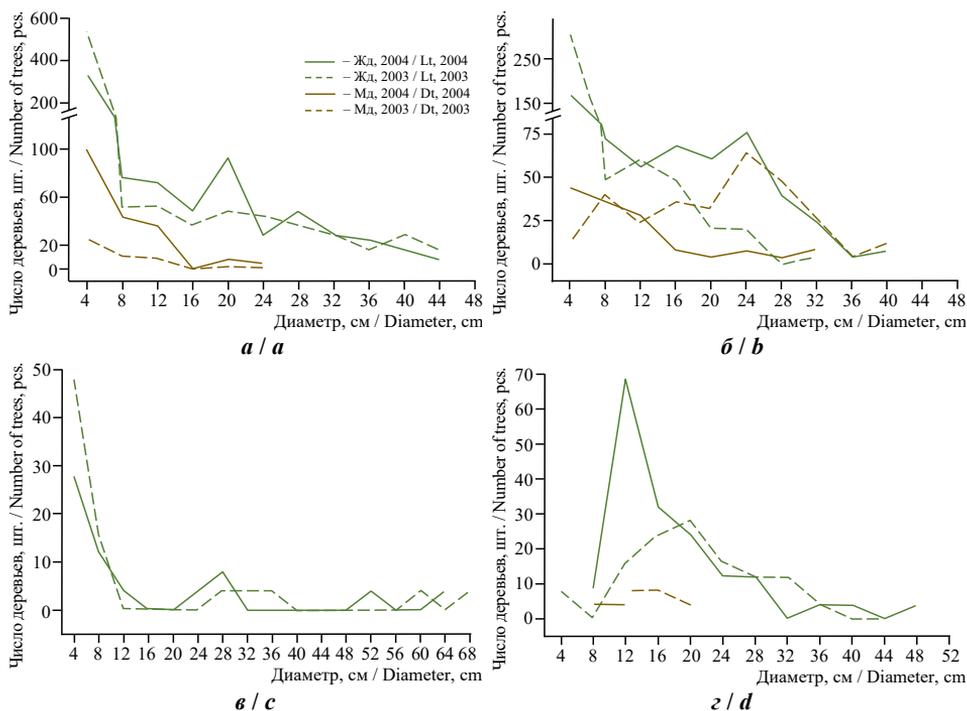


Рис. 2. Распределение числа деревьев по ступеням толщины в 2001 и в 2023 гг. для ели аянской (а), пихты белокорой (б), кедра корейского (в), березы желтой (г): Жд, 2004 – живые деревья, учет 2004 г.; Жд, 2003 – живые деревья, учет 2003 г.; Мд, 2004 – мертвые деревья, учет 2004 г.; Мд, 2003 – мертвые деревья, учет 2003 г.

Fig. 2. Distribution of the number of trees by thickness steps in 2001 and 2023: *Picea jezoensis* (a), *Abies nephrolepis* (b), *Pinus koraiensis* (c), *Betula costata* (d): Lt, 2004 – live trees, 2004; Lt, 2003 – live trees, 2003; Dt, 2004 – dead trees, 2004; Dt, 2003 – dead trees, 2003

деревья показали увеличение диаметра на 1-2 ступени толщины. Мертвых деревьев кедр корейского на пробной площади не было.

Береза желтая в 2001 г. не имела крупного подроста (см. рис. 2, г). Пик численности приходился на деревья, относящиеся к 12-см ступени толщины, максимальный диаметр – 48 см. При учете 2023 г. пик численности наблюдается на 20-см ступени толщины, общий характер распределения не изменился, хотя появилось небольшое число крупного подроста (8 шт./га). Анализ мертвой части древесной березы желтой показывает, что число мертвых деревьев не превышает 10 шт.

Что касается остальных видов (рис. 3, а, б), то у липы амурской и клена желтого в 2023 г. наблюдается увеличение общего числа деревьев (у липы в 1.5 раза, у клена желтого в 2 раза). Появились три вида деревьев, не отмеченных в 2001 г. – клен зеленокорый, черемуха Маака и тис остроконечный.

Средний и мелкий подрост на пробной площади редкий у всех видов при ревизии 2001 и 2023 гг. (табл. 2).

РЕЖИМ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЙ И РАЗВИТИЕ ДРЕВОСТОЯ

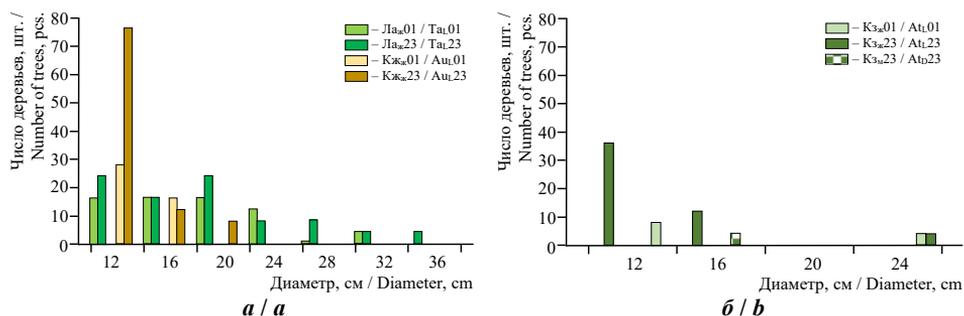


Рис. 3. Распределение числа деревьев по ступеням толщины: *а* – Ла_ж01(23) – число живых (Ж) деревьев липы амурской в 2001 и в 2023 гг., КЖ_ж01(23) – число живых (Ж) деревьев клена желтого в 2001 и в 2023 гг.; *б* – Кз_ж(м)01(23) – число живых (Ж) или мертвых (М) деревьев клена зеленокорого в 2001 и в 2023 гг.

Fig. 3. Tree distribution by DBH (the diameter at 1.3 m) in 2001 and 2023: *a* – Та_л01(23) is the number of live (L) trees of *Tilia amurensis* in 2001 and 2023, Ау_л01(23) is the number of live (L) trees of *Acer ukurunduense* in 2001 and 2023; *b* – Ат_л(D)01(23) the number of live (L) or dead (D) trees of *Acer tegmentosum* in 2001 and 2023

История естественных нарушений древостоя. Общий период анализируемой истории естественных нарушений древостоя составил 240 лет – с 1771 по 2010 г. Первые 10 лет и последние 10 лет не могут быть проанализированы в соответствии с особенностями методики. Анализ выявленных релизов хорошо показывает наличие двух ярко выраженных периодов частичных распадов – с 1831 по 1850 г., также с 1931 по 1950 г., а также очень небольшой по численности, но все же фиксируемый всплеск радиального прироста деревьев в декаду 1871 – 1880 гг. (рис. 4). В период между выраженными частичными распадами доля деревьев, показывающих релиз, составляет не более 18%.

Возраст деревьев и особенности их развития в древостое. Для ели аянской все проанализированные образцы были разделены на четыре группы по времени дос-

Таблица 2. Численность подроста на пробной площади в 2001 и в 2023 гг.

Table 2. Numbers of undergrowth on the sample area in 2001 and 2023

Вид / Species	Средний подрост / Middle undergrowth				Мелкий подрост / Small undergrowth			
	2001 г.		2023 г.		2001 г.		2023 г.	
	шт. / pcs.	%	шт. / pcs.	%	шт. / pcs.	%	шт. / pcs.	%
<i>Picea jezoensis</i>	36	47.4	159	66.5	36	13.6	20	20.0
<i>Abies nephrolepis</i>	12	15.8	50	20.9	112	42.4	80	80.0
<i>Pinus koraiensis</i>	12	15.8	30	12.6	8	3.0	–	–
<i>Betula costata</i>	–	–	–	–	20	7.6	–	–
<i>Tilia amurensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Acer ukurunduense</i>	4	5.3	–	–	12	4.5	–	–
<i>Acer tegmentosum</i>	12	15.8	–	–	76	28.8	–	–
<i>Padus maackii</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Taxus cuspidata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
Итого / Total	76	100.0	239	100.0	264	100.0	100	100.0

Примечание. Прочерк – нет деревьев.

Note. Dash means no trees.

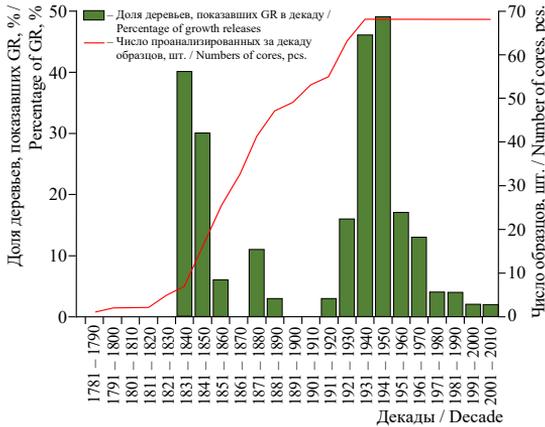


Рис. 4. Распределение моментов резкого увеличения прироста (GR) деревьев ели аянской по декадам, выраженное в процентах от общего числа образцов, участвовавших в каждой декаде

Fig. 4. Growth releases (GR) of *Picea jezoensis*, expressed as a percentage of the total number of samples participating in each decade

тижения деревьями высоты 1.3 м. Как выяснилось, доля участия деревьев в разных возрастных группах имеет выраженные отличия. Первая группа – самые старые деревья, составляет всего 7% от их общего числа (возраст 195 – 244 лет, медиана – 200 лет) (рис. 5, д), вторая и третья группа отличаются незначительно – 37% (возраст 155 – 187 лет, медиана – 167 лет) и 31% (возраст 107 – 152 лет, медиана – 139 лет) соответственно, 24% от общего числа деревьев составляют самые молодые деревья, достигшие высоты 1.3 м после декады 1921 г., но до частичного распада 1931 – 1950 гг. (возраст 71 – 102 лет, медиана – 85 лет) (см. рис. 5, д).

Сравнение радиального прироста в различных возрастных группах у ели аянской показывает, что реакция (увеличение радиального прироста) самых старых деревьев на последний частичный распад 1931 – 1950 гг. была наименьшей по сравнению с другими группами, в то время как наиболее активно реагировали увеличением прироста самые молодые деревья ели (см. рис. 5, а – з). Анализ изменения радиального прироста имеющих кернах березы желтой (см. рис. 5, е) показывает его резкое увеличение в период с 1931 до 1950-х гг. Для кедра корейского удалось получить керны с двух деревьев, относящихся к ступеням толщины 36 и 68 см. Несмотря на то что kern с дерева 68 см в диаметре был с наличием гнили, он был включен в анализ, так как длина серии измерений с сохранившейся части составила 138 лет. Число колец на высоте 1.3 м у более молодого дерева составило 79 лет. У старого дерева отмечается кратковременное уменьшение прироста в период частичного распада 1931 – 1950 гг. и затем некоторое увеличение его со снижением к 2000 г. (см. рис. 5, ж). В последние 20 лет радиальный прирост дерева оставался на примерно одинаковом уровне (см. рис. 5, ж).

У более молодого дерева характер кривой радиального прироста очень близок к группе молодых деревьев ели аянской (см. рис. 5, з), когда после частичного распада 1931 – 1950 гг. происходит резкое увеличение прироста с постепенным его замедлением. В последние 20 лет прирост этого дерева кедра корейского заметно увеличился (см. рис. 5, ж).

Анализ радиального прироста деревьев липы амурской не выявил реакции на распад 1931 – 1950 гг., возможно, число образцов недостаточно для её выявления. В то же время за последние 20 лет у липы амурской наблюдается значительное увеличение радиального прироста (см. рис. 5, з).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Динамика структуры и история нарушений древостоя. Видовой состав древостоя за 22 года, прошедшие со времени закладки пробной площади, изменился незначительно. Хорошо заметно, что увеличилась доля участия по запасу ели аянской и березы желтой, при этом доля пихты белокорой в общем запасе древостоя уменьшилась с 30 до 10% (см. табл. 1). Увеличилось число деревьев светлюбивых лиственных видов и добавились новые виды в крупном и среднем подросте – клен зеленокорый, черемуха Маака и тис остроконечный (см. табл. 1).

Произошло увеличение численности крупного подроста ели аянской, пихты белокорой, кедра корейского, березы желтой, липы амурской (см. табл. 1, рис. 2), в то время как численность мелкого подроста (см. табл. 2) за последние 20 лет уменьшилась у всех видов. Снижение числа взрослых деревьев произошло у ели аянской и пихты белокорой (см. рис. 2, а, б).

Если говорить о взрослых деревьях кедра корейского и березы желтой (см. рис. 2, в, г), то у них наблюдается закономерное увеличение диаметра деревьев в течение 22 лет вне зависимости от изменений в древостое.

Таким образом, резкие изменения в численности живых и мертвых деревьев наблюдаются только для

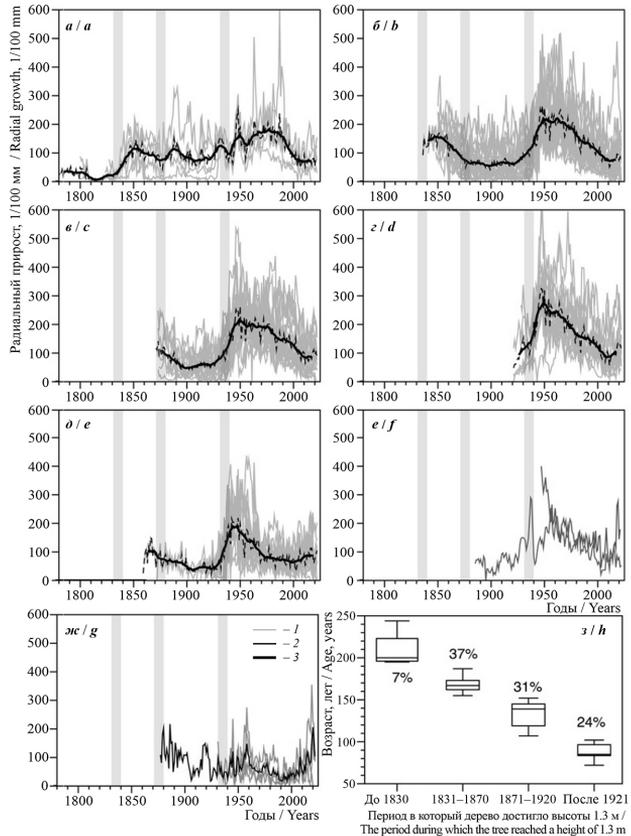


Рис. 5. Радиальный прирост ели аянской (а – деревья, достигшие высоты 1.3 м до частичного распада 1831–1840 гг., б – деревья, достигшие высоты 1.3 м с 1840 до 1871 гг., в – деревья, достигшие высоты 1.3 м с 1871 по 1921 г., г – деревья, достигшие высоты 1.3 м после 1921 г.), березы желтой (д), кедра корейского (е), липы амурской (ж), з – распределение числа деревьев ели аянской по времени достижения высоты 1.3 м

Fig. 5. Radial growth of *Picea jezoensis* (а – the trees reaching a height of 1.3 m before partial disturbance in 1831–1840, б – the trees reaching a height of 1.3 m from 1840 to 1871, с – the trees reaching a height of 1.3 m from 1871 to 1921, д – the trees reaching a height of 1.3 m after 1921), *Betula costata* (е), *Pinus koraiensis* (ф), *Tilia amurensis* (г), h – distribution of the *Picea jezoensis* trees by reaching a 1.3 m height

пихты белокорой, тогда как для остальных видов значительного колебания числа деревьев за 22 года не происходило.

Анализ истории нарушений древостоя и изменения радиального прироста. Анализ истории естественных нарушений древостоя показывает, что в период с 1781 по 2010 г. частичные распады происходили два раза – в 1831 – 1850 и 1931 – 1950 гг. (см. рис. 4). Хорошо заметно, что между этими распадами прошло ровно 100 лет, а также видно событие, связанное с выпадением отдельных деревьев в 1871 – 1880 гг. Интересно, что удалось зафиксировать влияние распадов не только на ель аянскую, но и активную реакцию деревьев березы желтой на распад 1931 – 1950 гг. (см. рис. 5, е). Возраст деревьев березы недостаточен для того, чтобы зафиксировать более ранний распад. При этом у липы амурской реакции на частичный распад 1931 – 1950 гг. не наблюдается (см. рис. 5, з). Для понимания этого явления требуются дальнейшие исследования.

Реакция деревьев ели аянской на распады с возрастом уменьшается. Это хорошо заметно, если сравнить реакцию на частичный распад 1931 – 1950 гг. у группы самых старых деревьев (см. рис. 5, а) и у группы самых молодых деревьев (см. рис. 5, з), при этом в период между распадами радиальный прирост деревьев очень заметно падает (см. рис. 5, б, в). Взрослые деревья березы желтой, показав заметное увеличение прироста после распада 1931 – 1950 гг., в дальнейшем показывают снижение приростов до уровня, предшествовавшего периоду распада (см. рис. 5, е).

Появление в древостое клена зеленокорого, увеличение числа деревьев клена желтого, увеличение радиального прироста липы амурской после выпадения основной части деревьев пихты белокорой, увеличение подроста всех видов говорит о том, что в древостое появились условия для развития более светолюбивых видов.

Наблюдаемый промежуток времени между предыдущими частичными распадами, составивший 100 лет, а также выпадение пихты белокорой и начало развития светолюбивых видов говорит о возможности начала нового частичного распада древостоя уже в текущую декаду – 2021 – 2030 гг. Также, если посмотреть на приросты деревьев ели аянской, то хорошо заметно значительное их снижение у самых старых из них не только за последние 20 лет (см. рис. 3, а), но и ранее, при этом распад 1931 – 1950 гг. у некоторых деревьев не привел к увеличению прироста. У самых старых деревьев ели, начавших активный рост после распада 1831 – 1850 гг. и после декады 1871 – 1880 гг., также наблюдается равномерный низкий прирост (см. рис. 3, б, в). Только у самых молодых деревьев ели аянской выпадение пихты белокорой в период с 2001 по 2023 г. привело к резкому увеличению радиального прироста (см. рис. 3, з). Судя по всему, в текущую декаду 2021 – 2030 гг. может произойти выпадение наиболее старых деревьев ели аянской, которое приведет к активному росту самой молодой части поколения взрослых деревьев.

Что касается таких видов, как кедр корейский и береза желтая, то анализ распределений числа стволов по диаметру за две ревизии показывает увеличение диаметра взрослых деревьев, не зависящее от событий, происходящих с деревьями ели аянской и пихты белокорой (см. рис. 5, е, ж). Хорошо заметно увеличение диаметра взрослых деревьев на одну – две ступени толщины за прошедшие 22 года (см. рис. 2, в). Выпадения взрослых деревьев этих видов не происходило (см. рис. 2, в).

Судя по всему, таким образом проявляются особенности жизненной стратегии этих видов (Ukhvatkina, Omelko, 2016; Zhmerenetsky et al., 2018), когда ко взрослому состоянию они приобретают черты С-стратегов и их развитие становится независимым от развития остальной части древостоя, а напротив, они сами могут активно влиять на процессы развития других видов деревьев.

Несмотря на значительное выпадение пихты белокорой (см. табл. 1, рис. 2, б), активного развития лиственных видов в древостое на момент последней ревизии не происходит. Общее число деревьев липы амурской выросло, число деревьев клена желтого увеличилось, но произошло это за счет крупного подроста. Черёмуха Маака и клен зеленокорый, а также тис остроконечный встречаются редко (см. табл. 1).

Развитие древостоя и климатические процессы. Таким образом, в развитии исследуемого древостоя наблюдаются отличия от описанной ранее схемы (Kozin, 1981). Общая продолжительность цикла составила не 120, а 100 лет. Исследование показало, в 1931 – 1950 гг. произошел крупный частичный распад древостоя. Вероятно, именно в этот момент сформировалось поколение пихты белокорой, которое наблюдалось в 2001 г. и к настоящему моменту находится на стадии активного выпадения из состава древостоя. Наиболее старые деревья (ель аянская и кедр корейский) на распад 1931 – 1950 гг. отреагировали резким уменьшением радиально-го прироста, а затем его незначительным увеличением (см. рис. 5, а, б, ж).

Состояние древостоя на момент ревизии в 2001 г. (через 50 – 70 лет после последнего частичного распада) можно соотнести с пятой стадией развития древостоя по Е. К. Козину (Kozin, 1981), когда запас и сомкнутость основного полога была максимальной. Хотя существует значительное отличие в том, что, согласно описанной схеме, на этой стадии должно было сформироваться возрастное поколение ели аянской, напоминающее одновозрастный древостой, но распределение числа деревьев по диаметру ревизии 2001 г. показывает наличие деревьев разных ступеней толщины без явного преобладания в какой-либо ступени.

На момент ревизии 2023 г., в соответствии с разработанной схемой (Kozin, 1981), древостой должен был бы находиться на шестой стадии развития, которая характеризуется распадом основного поколения ели и пихты. Здесь также наблюдаются отличия: за прошедшие 22 года произошло выпадение поколения пихты белокорой, но значительной гибели основной части деревьев ели аянской не наблюдается. Также мы видим снижение числа сухостойных деревьев ели аянской (отмеченные в 2001 г. упали, а усыхания новых не произошло) и активное развитие крупного подроста (см. рис. 2).

С одной стороны, есть вероятность того, что процесс усыхания ели аянской еще не начался и, может быть, значительно растянут во времени, т.к. деревья этого вида достаточно долго реагируют на изменения среды (Ukhvatkina et al., 2010; Petrenko et al., 2016). Признаки такого развития событий мы видим, анализируя прирост ели аянской в последние 20 лет (рис. 5, а – в), – на рисунке хорошо заметно, что в последние 20 лет у деревьев старших групп наблюдается или снижение радиального прироста или низкий радиальный прирост без динамики (только у самых молодых деревьев наблюдается увеличение в последние 20 лет – см. рис. 5, з). Дополнительно можно сказать, что, по-видимому, в первую стадию после частич-

ного распада 1931 – 1950 гг. происходило активное развитие молодых деревьев ели (и вероятно, выпавшего уже поколения пихты), но всё же мы наблюдаем, что не менее 44% деревьев ели аянской (первая и вторая возрастная группа, см. рис. 5, а, б) к моменту распада уже были сформировавшимися взрослыми деревьями и имели возраст на высоте 1.3 м от 160 до 244 лет. Таким образом, в древостое не наблюдается одновозрастности и однородности деревьев ели аянской и не наблюдается их массового выпадения. Тогда как, согласно описанной схеме (Kozin, 1981), эти деревья должны были погибнуть в течение первой – второй стадии после массового распада и остаться должны были так называемые единичные «деревья-волки». В отличие от этого заметно, что 44% деревьев пережили более двух распадов, т.е. продолжение роста взрослых деревьев после распада не является редким явлением.

С другой стороны, уход за 20 лет практически всего поколения пихты белококорой должен был отразиться на всех деревьях ели аянской увеличением их прироста (Black, Abrams, 2004; Black et al., 2009), а увеличение радиального прироста наблюдается только для четверти деревьев (см. рис. 5, в). Уменьшение прироста ели аянской в таком случае может быть связано не с динамическими процессами в древостое, а с изменением климатических условий. Как отмечалось в предыдущей работе (Ukhvatkina et al., 2023), у ели аянской наблюдается отрицательная реакция на повышение максимальных температур воздуха. Причём чем выше в горах расположено место произрастания ели аянской, тем меньше влияние максимальных температур на ее рост. Учитывая тот факт, что исследуемая пробная площадь расположена относительно низко (минимальная высота над уровнем моря на территории исследования, где встречается ель аянская, составляет 430 – 450 м над ур. м., а исследованная пробная площадь расположена на высоте 530 м над ур. м.), наблюдаемое влияние потепления климата на ель в древостое может вносить корректировки в развитие древостоя (Ukhvatkina et al., 2023) общим снижением прироста ели аянской. В исследуемом древостое у 75% деревьев ели аянской (см. рис. 5) наблюдается тренд на снижение приростов в последние 20 лет, а предыдущие наши исследования говорят о четкой связи радиального роста ели аянской с увеличением максимальных и средних температур на этой высоте (Ukhvatkina et al., 2023).

Остается непонятным вопрос об участии лиственных видов при распаде поколения ели аянской и пихты. Нам удалось зафиксировать увеличение прироста березы желтой после распада 1931 – 1950 гг., т.е. в первую стадию, но при этом у липы амурской такой реакции практически не выявляется. Напротив, после выпадения пихты белококорой за последние 20 лет реакцию показала липа амурская, а береза желтая практически не увеличила прирост, хотя размеры и возраст деревьев этих видов в среднем очень близки (см. табл. 1).

Вероятно, развитие древостоя после распада 1931 – 1950 гг. происходило без стадии массового отмирания лиственных видов (березы и липы), но для объяснения причин этого явления требуются дальнейшие исследования. Интересно, что для еловых лесов Европы исследователями отмечается устойчивая тенденция увеличения доли лиственных (клена и липы) и снижения участия ели (Jakubowska-Gabara, 1996; Mirin, Tikhodeeva, 2020; Pukinskaya, 2020; Thrippleton et al., 2020),

РЕЖИМ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЙ И РАЗВИТИЕ ДРЕВОСТОЯ

связываемое авторами с тенденцией потепления климата. В рамках этого исследования такого явления не зафиксировано.

Сравнивая полученные результаты с выводами других авторов (Janda et al., 2017; Pavlin et al., 2021), можно говорить, что процесс возобновления ненарушенного елово-пихтового леса на территории южного Сихотэ-Алиня больше напоминает возобновление древостоев кедрово-широколиственных лесов, которое осуществляется за счет частичных, а не массовых распадов древостоя (Ukhvatkina et al., 2015; Omelko et al., 2016). Важным моментом также является влияние климатических изменений на динамику древостоя, определяющееся активной сменой климатических процессов в регионе (Shumakov, 2022; Ukhvatkina et al., 2018, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование выявило ряд существенных отличий в развитии исследуемого древостоя от разработанной ранее схемы развития древостоев елово-пихтовых лесов в южной части Сихотэ-Алиня (Kozin, 1981) и позволяет внести некоторые дополнения. Важным отличием стало то, что, по-видимому, процесс возрастных смен в елово-пихтовом ненарушенном лесу имеет более плавный характер, чем ожидалось ранее и больше похож на смены в кедрово-широколиственных лесах, когда обновление древостоя проходит не за счет массовых, а за счет частичных распадов древостоя.

Показано, что ель аянская не формирует разновозрастные поколения даже при её преобладании в древостое, а одновременно в основном пологе древостоя могут расти деревья, образовавшиеся как после последнего частичного распада, так и деревья, пережившие более двух распадов. Остаются не выясненными вопросы о роли крупных лиственных видов – березы желтой и липы амурской, их возрастных сменах и отражении в их росте динамических процессов, происходящих с елью и пихтой.

Полученные данные о тренде на уменьшение радиального прироста ели аянской могут свидетельствовать о влиянии климатических изменений (наблюдаемое повышение температуры воздуха) на развитие елово-пихтового леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Abrams M. D., Copenheaver C. A., Terazawa K., Umeki K., Takiya M., Nobuhiro A. A 370-year dendroecological history of and old-growth *Abies* – *Acer-Quercus* forest in Hokkaido, Northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, vol. 29, no. 12, pp. 1891–1899. <https://doi.org/10.1139/x99-174>

Altman J., Fibich P., Dolezal J., Aakala T. TRADER: A package for tree ring analysis of disturbance events in R. *Dendrochronologia*, 2014, vol. 32, iss. 2, pp. 107–112. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.01.004>

Altman J., Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Macek M., Plener T., Pejcha V., Cerny T., Petrik P., Srutek M., Song J.-S., Zhmerenetsky A. A., Vozmishcheva A. S., Krestov P. V., Petrenko T. Y., Treydte K., Dolezal J. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclones during the 20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2018, vol. 115, pp. 11543 – 11548. <https://doi.org/10.1073/pnas.1808979115>

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, iss. 4, pp. 464–468. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1998.tb00931.x>

Black B. A., Abrams M. D. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications*, 2003, vol. 13, iss. 6, pp. 1733–1749. <https://doi.org/10.1890/02-5122>

Black B. A., Abrams M. D. Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia*, 2004, vol. 22, iss. 1, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2004.09.004>

Black B. A., Abrams M. D., Rentch J. S., Gould P. J. Properties of boundary-line releases criteria in North American tree species. *Annals of Forest Science*, 2009, vol. 66, article no. 205. <https://doi.org/10.1051/forest/2008087>

Cook E. R., Kairiukstis L. A. Methods of dendrochronology. In: *Applications in the Environmental Science*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1990, pp. 34.

Drobyshev I. V. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in Sphagnum myrtillus old-growth forests. *Forest Ecological and Management*, 1999, vol. 115, iss. 1, pp. 71–83. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00437-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00437-X)

Frelich L. E., Lorimer C. G. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monography*, 1991, vol. 61, pp. 145–164. <https://doi.org/10.2307/1943005>

Holmes R. L. Computer-assisted quality control in the tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin*, 1983, vol. 43, pp. 69–75.

Ilisson T., Metslaid M., Vodde F., Jogiste K., Kurm M. Storm disturbance in forest ecosystems in Estonia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2005, vol. 20, pp. 88–93. <https://doi.org/10.1080/14004080510041020>

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, iss. 4, pp. 439–448. <https://doi.org/10.2307/3237178>

Jakubowska-Gabara J. Decline of potentillo albae-Quercetum Libb. 1933 phytocenoses in Poland. *Vegetatio*, 1996, vol. 124, no. 1, pp. 45–59.

Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrisey R. C., Kucbel S., Jaloviar P., Jasik M., Samonil P., Cada V., Mrharlova H., Labusova J., Novakova M., Rydval M., Mateju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>

Kneeshaw D. D., Harvey B. D., Reyes G. P., Caron M.-N., Barlow S. Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? *Forest Ecology and Management*, 2011, vol. 262, pp. 482–490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.014>

Kozhevnikova N. K. Dynamics of weather-climatic characteristics and ecological function of small river basin. *Contemporary Problems of Ecology*, 2009, vol. 2, no. 5, pp. 436–443 (in Russian).

Kozin E. K. Scheme of development of a forest stand of the fir-spruce forest. *Lesnoe khozyastvo*, 1981, no. 10, pp. 50–53 (in Russian).

Kulakowski D., Seidl R., Holeksa J., Kuuluvainen T., Nagel T., Panayotov M., Svoboda M., Thorn S., Vacchiano G., Whitlock C., Wohlgemuth T., Bebi P. A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 120–131. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.037>

Liu Q. J. Structure and dynamics of the subalpine coniferous forest on Changbai mountain, China. *Plant Ecology*, 1997, vol. 132, iss. 1, pp. 97–105. <https://doi.org/10.1023/A:1009705319128>

Lorimer C. G., Frelich L. E. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, vol. 19, no. 5, pp. 651–663. <https://doi.org/10.1139/x89-102>

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, no. 11, pp. 2227–2241. <https://doi.org/10.1139/X07-079>

Mirin D. M., Tikhodeeva M. Yu. Change of vegetation of reserved oak-wood “Les na Vorskle” during 60 years. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 7, pp. 672–686 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813620070078>

Mori A., Takeda H. Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence of an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 200, pp. 89–100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.06.036>

Omelko A., Ukhvatkina O., Zhmerenetsky 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, pp. 221–234. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036>

Paulin J., Nagel T. A., Svitok M., Pettit J. L., Begovic K., Mikac S., Dikku A., Toromani E., Panayotov M., Zlatanov T., Haruta O., Dorog S., Chaskovskyy O., Mikolas M., Janda P., Francovic M., Rodrigo R., Vostarek O., Synek M., Dusatko M., Knir T., Kozak D., Kameniar O., Bace R., Cada V., Troitsiuk V., Schurman J.S., Saulnier M., Buechling A., Svoboda M. Disturbance history is a key driver of tree life span in temperate primary forests. *Journal of Vegetation Science*, 2021, vol. 32, iss. 5, article no. e13069. <https://doi.org/10.1111/jvs.13069>

Petrenko T. Ya., Ukhvatkina O. N., Omel'ko A. M., Zhmerenetsky A. A. Virginal plants development of *Picea ajnensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex carr. in old-growth korean pine-broadleaf forest in the territory of the Southern Sikhote-Alin. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2016, vol. 18, pp. 14 – 26 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. Tree change in nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 459–476 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2019. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed March 16, 2023).

Rinn F. *TSAP V3.5. Computer Program for Tree-ring Analysis and Presentation*. Heidelberg, Frank Rinn Distribution, 1996. 269 p.

Rubino D. L., McCarthy B. C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia*, 2004, vol. 21, iss. 3, pp. 97–115. <https://doi.org/10.1078/1125.7865.00047>

Shumakov I. A., ed. *Third Assessment Report on Climate Change and Its Consequences on the Territory of the Russian Federation. General Summary*. Saint Petersburg, Naukoemkie tehnologii, 2022. 124 p. (in Russian).

Stokes M. A., Smiley T. L. *An Introduction to the Tree-ring Dating*. Chicago, University of Chicago Press, 1968. 110 p.

Tepley A. J., Veblen T. T. Spatiotemporal fire dynamics in mixed-conifer and aspen forests in the San Juan Mountains of southwestern Colorado, USA. *Ecology Monographs*, 2015, vol. 85, pp. 583–603. <https://dx.doi.org/10.1890/14-1496.1.sm>

Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic forest modelling as a tool for decision support. *European Journal of Forest Research*, 2020, vol. 139, pp. 483–498. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01263-x>

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. Evaluation of the successional processes in conifer-broadleaved forests of the Russian Far East using a population-demographic approach. *Fundamental research*, 2013, no. 11, pp. 948–953 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2016, no. 4, pp. 164–179 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/36/10>

Ukhvatkina O. N., Komarova T. A., Trofimova A. D. The features of ontogenesis *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. In the middle part of southern Sikhote-Alin mountains. *Forestry Bulletin*, 2010, no. 3, pp. 169–173 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Krestov P. V., Zmerenetsky A. A. Impact of partial releases in mixed Korean pine-broadleaved stands on the natural regeneration processes. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2011, vol. 4, no. 4, pp. 416–431 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Gusev V. S. Natural disturbances regime as a factor of Korean pine-broadleaved forest stand shaping in the south of the Russian Far East. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 441–458 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Petrenko T. Y. Autumn-winter minimum temperature changes in the southern Sikhote-Alin mountain range of northeastern Asia since 1529 AD. *Climate of the Past*, 2018, vol. 14, iss. 1, pp. 57–71. <http://dx.doi.org/10.5194/cp-14-57-2018>

Ukhvatkina O., Omelko A., Kislov D., Zhmerenetsky A., Epifanova T., Altman J. Tree-ring-based spring precipitation reconstruction in the Sikhote-Alin' Mountain range. *Climate of the Past*, 2021, vol. 17, iss. 2, pp. 951–967. <http://dx.doi.org/10.5194/cp-17-951-2021>

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zmerenetsky A. A. Changes in the dendroclimatic response of the *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) carriers along altitudinal gradient in the Southern Sikhote-Alin. *Contemporary Problems of Ecology*, 2023, vol. 16, no. 6, pp. 745–757. <https://doi.org/10.1134/S1995425523060215>

Zhmerenetsky A. A., Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Petrenko T. Ya., Sibirina L. A. Ontogenetic and spatial distribution of *Betula costata* (Betulaceae) coenotic population in undisturbed Korean pine-broadleaved forest at the south of the Russian Far East. *Rastitelnye Resursy*, 2018, vol. 54, no. 2, pp. 260–279 (in Russian).

Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin

O. N. Ukhvatkina , A. M. Omelko, L. A. Sibirina,
G. A. Gladkova, A. A. Zhmerenetsky

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences
159 100 Let Vladivostoku Avenue, Vladivostok 690022, Russia

Received: September 1, 2023 / revised: November 24, 2023 / accepted: December 9, 2023 / published: September 30, 2024

Abstract. Age shifts in fir–spruce forests and the potential influence of ongoing climate changes upon them are pressing issues. The study focuses on a stand of undisturbed fir–spruce forest located in the southern Sikhote-Alin at an altitude of 530 m a.s.l. A permanent sample plot was established there in 2001, and a revision was conducted in 2022–2023 with wood samples (cores) obtained. The research has revealed significant deviations in the stand development from the previously described pattern of age shifts in virgin fir–spruce forests. Firstly, it was established that there have been no major stand disturbances over the last 242 years, and only minor ones occurring in 1831–1850 and 1931–1950 were identified. About 50% of Jezo spruce trees survived at least 2 minor disturbances during their development. Secondly, it is shown that Jezo spruce does not form a single-age generation within the studied stand. It was also found that at the time of revision, the stand was in a situation preceding a new stand disturbance. An important result obtained is that a stable trend of decreasing growth has been observed in 75% of Jezo spruce trees since 2001. This trend might not be associated with age shifts within the stand but could be attributed to the spruce’s response to global climate changes. Such a trend could significantly impact the age shifts in fir–spruce forest stands.

Keywords: Jezo spruce, Sikhote-Alin, disturbance history, dendroecology

Funding. The work was carried out within the framework of realization of the most important innovative project of state importance “Development of the system of ground and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas fluxes on the territory of the Russian Federation, ensuring the creation of a system of accounting data on the fluxes of climatically active substances and carbon budget in forests and other terrestrial ecological systems” (reg. № 123030300031-6), as well as with the financial support of the Russian Science Foundation (project № 22-24-20100, <https://rscf.ru/project/22-24-20100/>).

Ethics approval and consent to participate. This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Sibirina L. A., Gladkova G. A., Zhmerenetsky A. A. Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 345–363 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

 *Corresponding author.* Laboratory of Forest Ecosystems of Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Olga N. Ukhvatkina: <https://orcid.org/0000-0002-4379-1864>, ukhvatkina@gmail.com; Alexander M. Omelko: <https://orcid.org/0000-0002-5703-6851>, alexomelko@gmail.com; Lidia A. Sibirina: <https://orcid.org/0000-0001-5217-6866>, sibirina@biosoil.ru; Galina A. Gladkova: <https://orcid.org/0000-0001-6283-3348>, gladkova@biosoil.ru; Alexander A. Zhmerenetsky: zhmerenetsky@mail.ru.