

УДК 574.42

Структура подроста и естественное возобновление в смешанном хвойно-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня

О.Н. Ухваткина*, А.М. Омелько

*Учреждение Российской академии наук
Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН,
Россия 690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159¹*

Received 2.09.2011, received in revised form 9.09.2011, accepted 16.09.2011

Проведен анализ структуры и истории древостоя смешанного широколиственно-темнохвойно-кедрового леса (Приморский край, южная часть хребта Сихотэ-Алинь). На основе результатов дендрохронологического и пространственного анализа показано, что расположение подроста не определяется размещением деревьев верхнего полога, а связано с размещением существовавших в прошлое время «окон» в древостое. Растения всех видов прорастают под пологом древостоя и в небольших просветах, накапливаясь с течением времени и образуя смешанные группы. Развитие хвойного подроста происходит в несколько этапов: вначале подрост накапливается под пологом древостоя, а затем последовательно выходит во второй и первый полог, при этом периоды быстрого роста чередуются с длительным угнетением, благодаря чему обеспечивается непрерывность существования хвойно-широколиственного леса.

Ключевые слова: смешанные, хвойно-широколиственные, структура, возобновление, подрост, дендрохронология.

Введение

Согласно теории гар-динамики процесс естественного возобновления древостоя нарушенного леса можно подразделить на следующие этапы: а) образование «окна» в пологе древостоя за счет усыхания или вы-

вала взрослого дерева, б) появление в «окне» многочисленного подроста, в) быстрое развитие подроста, заканчивающееся тем, что одно или несколько молодых деревьев врастают в полог, закрывая «окно», г) отмирание оставшегося подроста (Yamamoto, 1992).

* Corresponding author E-mail address: ukhvatkina@gmail.com

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

До настоящего времени не проводилось целенаправленных исследований по изучению процесса естественного возобновления в смешанных лесах юга Российского Дальнего Востока с позиции гар-теории. В составе древостоев этих лесов участвуют до 20 видов (хвойные – *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc, лиственные – *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Tilia taquetii* С.К. Schneid и *Betula costata* (Trautv.) Regel. и другие), различных по своим экологическим характеристикам. Для таких лесов характерна мозаичная структура древостоев, формирующаяся в результате воздействия микроклиматических условий и разнообразных сочетаний видов, а также вертикальная сомкнутость древесного яруса.

В то же время работы, посвященные изучению динамики и естественного возобновления этих лесов, немногочисленны. В 1995 г. в смешанных кедровых лесах Среднего и Южного Сихотэ-Алиня, на примере двух пробных площадей, было проведено исследование структуры и истории таких древостоев (Ishikawa et al., 1999). Было выяснено, что в одном древостое могут существовать три возрастных поколения *P. koraiensis*, как и считал Б.А. Ивашкевич (1929). Е.К. Козин (1981) предположил, что вхождение хвойных деревьев в первый полог древостоя в смешанном лесу происходит поэтапно, а не сразу при образовании открытого пространства в древесном пологе, как это принято в гар-теории (Yamamoto, 1995). Впоследствии он сделал еще одно предположение о том, что этот процесс сопровождается одним или несколькими периодами угнетения и ускоренного развития (Козин, 2011).

Таким образом, возникают следующие вопросы: 1) каким образом формируются дре-

востои, имеющие в своем составе несколько возрастных поколений хвойных видов; 2) действительно ли процесс естественного возобновления в смешанном кедровом лесу происходит через несколько периодов угнетения и усиления роста деревьев?

Целью нашей работы было изучение естественного возобновления в древостое широколиственного темнохвойно-кедрового леса для получения ответов на данные вопросы.

Район работ, материалы и методы

Район исследований

Исследование было проведено на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН. Стационар расположен на западном макросклоне южной части Сихотэ-Алиня в бассейне притоков второго порядка р. Уссури (N 44°01'35.3", E 134°12'59.8").

Постоянная пробная площадь № 1 размером 64×91 м (0,58 га) была заложена в 1976 г. в бассейне ключа Березовый в средней части западного склона (уклон 22°), на высоте 760-790 над ур. моря. Участок расположен в коренном спелом лесу и относится к центральному типу кедровых лесов на верхней границе распространения кедра корейского, где он формирует смешанные формации кедрово-еловых и елово-широколиственных лесов (Колесников, 1956). Древостой 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 taquetii* С.К. Schneid и *Betula costata* (Trautv.) Regel. В подлеске встречаются: *Actinidia kolomikta* Maxim. et Rupr., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Ribes maximoviczianum* Kom., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Acer barbinerve* Maxim.

Сбор данных
и полевые измерения

Ревизия пробной площади проведена в 2009 г. Для задач данного исследования использованы результаты картирования всех взрослых деревьев и подроста (всего 2631 шт.), а также измерения высот. Положение деревьев и подроста определялось с точностью до 0,1 м, учитывался весь подрост высотой от 0,05 м, учет всходов не проводился. Кроме этого, на схеме пробной площади было отмечено расположение пней (73 шт.) с указанием вида дерева.

Со 105 деревьев взяты керны. Керны с большой гнилой частью были исключены из анализа. Всего в дендрохронологический анализ включены керны с 87 деревьев пяти видов (*P. ajanensis*, *P. koraiensis*, *A. nephrolepis*, *T. taquetii*, *B. costata*). После предварительной подготовки (сушки и обрезки) керны были отсканированы на планшетном сканере Epson® Perfection 3490 Photo с разрешением 1200 dpi. Измерение ширины годовых колец проводилось в программе Adobe® Photoshop® CS4 Extended (Measurement tools) с точностью 0,01 мм.

Анализ истории древостоя

Анализ истории древостоя выполнен с помощью методики «boundary-line release criterion» (Black, Abrams, 2003). Подход основан на предположении о том, что резкое усиление радиального прироста деревьев в условиях экологического оптимума происходит из-за улучшений условий, связанных с гибелью соседних деревьев (Lorimer, Frelich, 1989; Rubino, McCarthy, 2004). Для выявления таких моментов (так называемых growth release, сокращенно GR) вначале рассчитывают значения относительного изменения радиального прироста, выраженного в процентах (%GC), по следующей формуле:

$$\%GC = ((M2 - M1) / M1) * 100,$$

где M1 – средний прирост за прошедшие 10 лет, включая текущий год (предварительный прирост), M2 – средний прирост за последующие 10 лет (последующий прирост) (Nowacki, Abrams, 1997). Усреднение по десятилетиям сглаживает изменения прироста, обусловленные ежегодными климатическими колебаниями (Nowacki, Abrams, 1997).

Затем строится точечный график, где по оси абсцисс откладываются значения предварительного прироста (M1), а по оси ординат – относительное изменение прироста (%GC). Далее подбирается функция (называемая boundary line function, сокращенно BLF), описывающая изменение %GC в зависимости от M1. Важно то, что при подборе функции BLF используют только максимальные значения %GC, найденные в каждом классе предварительного роста, разбитого на интервалы 0,5 мм. Максимально возможные значения относительного изменения радиального прироста отрицательно связаны с предварительным ростом, т.е. дерево с небольшим приростом при улучшении условий увеличивает его во много раз, в то время как дерево с большим приростом не имеет такой возможности (Black, Abrams, 2003). Преимущество функции BFL заключается в том, что ее использование позволяет выявить моменты улучшения условий роста при любых значениях предварительного роста и исключает влияние изменений роста, связанных со старением дерева, геометрией ствола и длинно-периодичными сдвигами климата (Black et al., 2009).

Все значения %GC, которые превышают 20 % от значения функции BLF при данной величине предварительного роста (M1), свидетельствуют об улучшении условий роста дерева (GR). Поскольку каждое значение %GC

относится к определенному номеру дерева и дате, мы можем выяснить, какое из них показало улучшение условий. Если за десятилетний период реакцию на улучшение условий показали 30 и более процентов учтенных деревьев, то это говорит о частичном распаде древостоя (Ishikava et al., 1999).

Вычисление функции BFL возможно для вида в целом либо как локальной функции для отдельно взятого местопроизрастания вида (Zielonka et al., 2009). Учитывая, что подобных работ для изучаемых нами видов не проводилось, а массив собранных данных не позволяет нам говорить о виде в целом, мы построили локальные функции.

Анализ структуры древостоя

Вертикальная сомкнутость древостоев смешанных лесов Российского Дальнего Востока очень затрудняет выделение пологов в древесном ярусе, и эта задача пока не имеет общего решения. Оригинальная методика была предложена Е.К. Козиным (1981, 2011), но она пока не получила статистического подтверждения. В нашей работе выделение пологов производилось с помощью анализа распределения деревьев по высоте по методу k -средних (Lloyd, 1957; Steinhaus, 1956).

Для того чтобы проанализировать горизонтальную структуру пологов, в том числе подроста, мы использовали парную корреляционную функцию (Wiegand, Moloney, 2004; Wiegand et al., 2007; Грабарник, 2010), основанную на подсчете пар точек, расстояние между которыми не превышает некоторое значение:

$$g(r) = (1/2\pi r) * (dK(r)/dr),$$

где $K(r)$ – так называемая K -функция Рипли (Ripley, 1976), r – расстояние между парами

точек мозаики. Эта функция предназначена для анализа эффектов второго порядка в точечных мозаиках. В процессе анализа строится график эмпирической функции $g(r)$, который затем дополняется доверительными интервалами, построенными с использованием метода Монте-Карло (Stoyan, Stoyan, 1994) в соответствии с выбранной нуль-гипотезой. Если график функции $g(r)$ выходит за пределы доверительного интервала, то эффект считается значимым на данном расстоянии между точками r . Выход за предел верхнего доверительного интервала говорит об образовании групп точек при анализе мозаики одного типа и сходстве структуры либо наличии положительной связи между точками при анализе мозаик двух типов. Выход за предел нижнего доверительного интервала имеет обратное значение.

Статистические расчеты были выполнены с помощью ПО Programita (http://www.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html#ring). В анализ были включены следующие структурные элементы: пологи, пни, деревья, показавшие GR. Варианты анализа разделяются на две группы: 1) анализ однородности мозаики (пологи в целом и отдельно по видам; пни; деревья, показавшие GR); 2) сравнение структуры мозаик (виды деревьев в пологах; пологи в целом, а также по видам деревьев, пни; пологи в целом, а также по видам деревьев, деревья, показавшие GR; отношение полог друг с другом в целом и по отдельным видам деревьев).

Результаты

Дендрохронологический анализ

Всего для анализа использованы 13544 измерения, длительность учтенного временного промежутка составила 243 года. Выявление частичных распадов было проведено с использованием построенных для вида

функций BFL. Распределение числа деревьев, резко увеличивших радиальный прирост по десятилетиям, приведено для временного промежутка с 1850 по 1999 гг. (табл. 1). В таблице также показано число учтенных деревьев (N) в каждой декаде (от 40 до 87 шт.). За этот временной промежуток пики увеличения радиального прироста отмечены в 1920-1929 (41 % учтенных деревьев), 1960-1969 (75 %) и 1980-1989 гг. (40 %). Наиболее массовая реакция деревьев отмечена в 1960-1969 гг. (GR показали 64 дерева из 87 изученных), что может свидетельствовать о частичном распаде древостоя. В этот период увеличение радиального прироста произошло у 29 деревьев *P. ajanensis*, 23 деревьев *A. nephrolepis*, 8 деревьев *P. koraiensis*, 2 деревьев *T. taquetii* и 2 деревьев *B. costata*.

Вертикальная и горизонтальная структура древостоя

В результате анализа распределения деревьев по высоте были выделены три полога (табл. 2). Подрост на пробной площади многочисленный, особенно много подроста *P. koraiensis*, *A. nephrolepis* и *P. ajanensis* (рисунок). Подрост большинства видов деревьев расположен группами, что особенно отчетливо заметно для *P. koraiensis*, *P. ajanensis* и *T. taquetii*. Видовой состав второго полога идентичен составу подроста. Второй полог образован взрослыми (генеративными) деревьями *A. ukurunduense* и виргинильными деревьями остальных видов (Комарова и др., 2010; Ухваткина и др., 2010), причем преобладает *A. nephrolepis*, участие деревьев других видов существенно меньше (рисунок). Таким образом, несмотря на то, что второй полог отделяется от подроста и имеет другую горизонтальную структуру и количественный состав, он также образован подрастающими деревьями основных видов. Поэтому, помимо

собственно полога подроста, мы также провели детальный анализ структуры второго полога.

В первом пологе больше всего деревьев *P. ajanensis* и *T. taquetii*, *P. koraiensis* и *A. nephrolepis* по числу занимают промежуточное положение, меньше всего деревьев *B. costata*. Пни, отмеченные на пробной площади, образовались, главным образом, в результате усыхания деревьев *P. ajanensis* (36 шт.) и *T. taquetii* (30 шт.).

Основные результаты анализа структуры подроста и второго полога древостоя, их взаимосвязей друг с другом и первым пологом представлены ниже. Подробные расчеты, иллюстрированные графиками, вынесены в приложение, которое расположено по адресу http://web.me.com/alexomelko/p_undergrowth/appendix.html.

Пни. Расположение пней однородно и при этом положительно связано с расположением деревьев, показавших GR в 1960-1969 гг. (расстояния между пнями и деревьями 6-11 м, табл. 3). Это позволяет предположить, что большинство пней осталось от деревьев, выпавших в результате частичного распада древостоя в этот период времени.

Подрост. Подрост на пробной площади размещен очень неравномерно, группами, радиус которых в среднем составляет 6 м. Отдельные виды деревьев в подросте также сгруппированы. Анализ показывает, что при расстояниях между растениями 1-3 м структура размещения подроста разных видов деревьев отличается. При расстояниях 3 м и более структура подроста сходна у *P. koraiensis*, *P. ajanensis* и в меньшей степени *A. nephrolepis*. Сходным образом расположен подрост *A. ukurunduense* (его структура совпадает с таковой для *A. nephrolepis* с 3 м и *P. ajanensis* с 6 м). Структура расположения

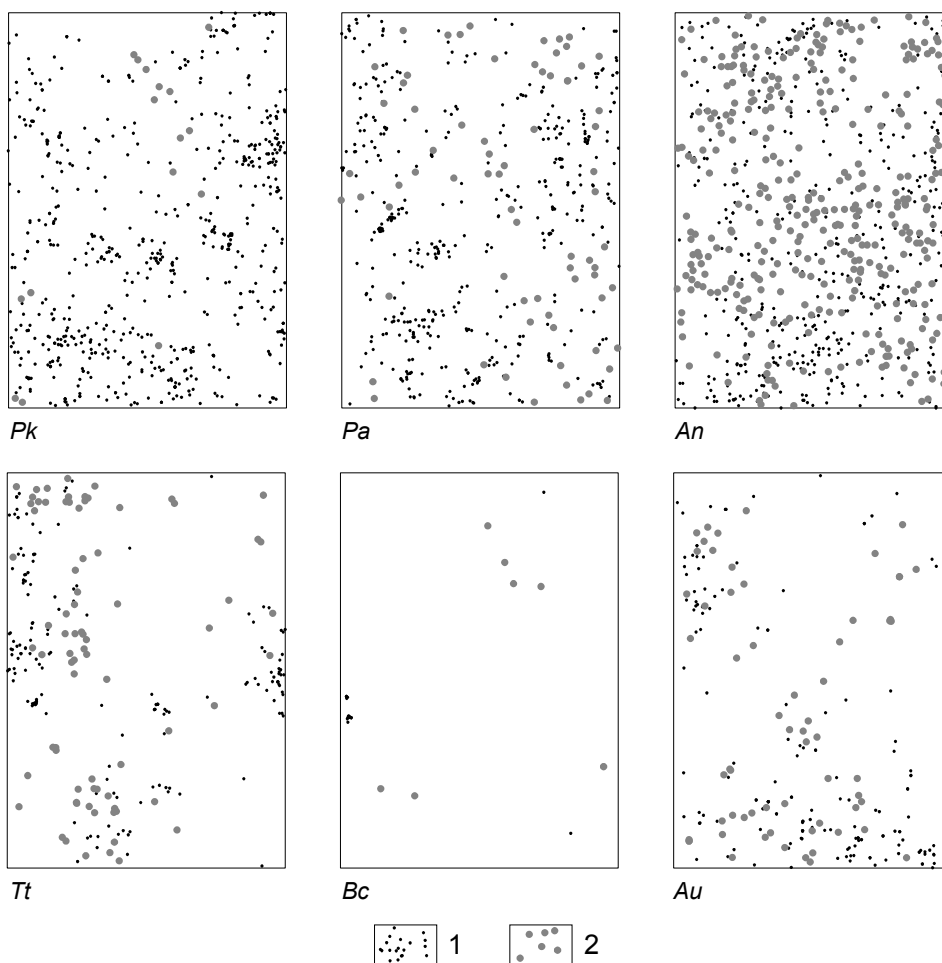
Таблица 1. Число деревьев, показавших GR, % от общего числа учтенных деревьев в декаде

| Вид | Декада (год начала) | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|---------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 1850 | 1860 | 1870 | 1880 | 1890 | 1900 | 1910 | 1920 | 1930 | 1940 | 1950 | 1960 | 1970 | 1980 | 1990 |
| <i>P. ajanensis</i> | 13 | 9 | 2 | 12 | 9 | 7 | 6 | 23 | 10 | 7 | 0 | 34 | 5 | 17 | 1 |
| <i>P. koratensis</i> | 20 | 0 | 2 | 24 | 4 | 5 | 0 | 7 | 3 | 5 | 2 | 9 | 0 | 3 | 2 |
| <i>A. nephrolepis</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 5 | 5 | 4 | 10 | 6 | 27 | 8 | 13 | 6 |
| <i>T. taquetii</i> | 5 | 0 | 4 | 4 | 4 | 2 | 6 | 4 | 4 | 5 | 10 | 2 | 6 | 6 | 8 |
| <i>B. costata</i> | 3 | 2 | 0 | 4 | 5 | 0 | 3 | 3 | 1 | 1 | 5 | 2 | 3 | 1 | 5 |
| Всего | 40 | 11 | 9 | 46 | 22 | 17 | 20 | 41 | 22 | 28 | 23 | 75 | 22 | 40 | 22 |
| Число деревьев | 40 | 44 | 47 | 50 | 55 | 59 | 66 | 75 | 79 | 81 | 84 | 85 | 87 | 87 | 87 |

Таблица 2. Число деревьев разных видов по пологам

| Вид | Число деревьев в пологе (шт.) | | |
|----------------------------|-------------------------------|----------|---------------|
| | I | II | III (подрост) |
| <i>P. koraiensis</i> | 34 | 16 | 617 |
| <i>P. ajanensis</i> | 76 | 72 | 442 |
| <i>A. nephrolepis</i> | 34 | 360 | 425 |
| <i>B. costata</i> | 17 | 7 | 16 |
| <i>T. taquetii</i> | 52 | 78 | 165 |
| <i>A. ukurunduense</i> | -* | 63 | 157 |
| Всего | 213 | 596 | 1822 |
| Высотные границы полога, м | 16,0-30,0 | 4,8-15,4 | 0,1-4,7 |
| Средняя высота в пологе, м | 22,6±3,8 | 8,6±2,9 | 0,9±0,7 |

* – отсутствует в пологе.



Расположение подроста и деревьев второго полога на пробной площади: 1 – подрост; 2 – деревья второго полога; обозначения видов: Pk – *Pinus koraiensis*, An – *Abies nephrolepis*, Pa – *Picea ajanensis*, Tt – *Tilia taquetii*, Bc – *Betula costata*, Au – *Acer ukurunduense*

подроста *T. taquetii* отличается от других пород, ее подрост расположен тремя большими группами.

Анализ показывает, что размещение подроста в целом не зависит от размещения деревьев первого полога (табл. 3). Более детальный анализ (весь подрост и виды деревьев) показывает, что подрост значимо чаще встречается рядом с деревьями *B. costata* – расстояния между деревьями и подростом до 7 м, и деревьями *P. koraiensis* – расстояния от 4 до 10 м. Также выявляется уменьшение количества подроста в окрестностях деревьев *T. taquetii*.

Анализ связи отдельных видов в подросте и видов деревьев первого полога позволил обнаружить следующие закономерности (табл. 3). *A. nephrolepis* отрицательно связана со своим подростом, есть слабая положительная связь с подростом *P. ajanensis* и *T. taquetii*. У *P. ajanensis* в первом пологе наиболее отчетливая (отрицательная) связь прослеживается с подростом *T. taquetii*. *P. koraiensis* положительно связан с подростом *A. nephrolepis*, *A. ukurunduense* и *P. ajanensis*, а также *T. taquetii*. На расстояниях 1-3 м *P. koraiensis* отрицательно связан со своим подростом. *B. costata* положительно связана с подростом *T. taquetii* (от 2 м), *P. ajanensis* (1 м и от 4 м) и *P. koraiensis* (1-2 м), отрицательно связана с подростом *A. ukurunduense* (1-5 м). *T. taquetii* отрицательно связана с подростом *A. nephrolepis* (от 1 м) и практически на всей дистанции анализа со своим подростом. Иначе говоря, структура мозаики взрослых деревьев *T. taquetii* четко отличается от таковой мозаики подроста.

Подрост отрицательно связан с деревьями второго полога. Выявлена отрицательная связь всего подроста с хвойными деревьями – *P. ajanensis*, *P. koraiensis* и в особенности с *A. nephrolepis*, которая составляет осно-

ву полога. Положительно подрост связан с лиственными деревьями – *A. ukurunduense* и *T. taquetii*.

Анализ связей видов в подросте и видов деревьев второго полога дал следующие результаты. *A. nephrolepis* отрицательно связана с подростом, особенно с *A. ukurunduense* и *P. koraiensis*. *P. ajanensis* и *P. koraiensis* также отрицательно связаны с подростом. *A. ukurunduense* положительно связан с подростом, за исключением *T. taquetii*. *T. taquetii*, в свою очередь, положительно связана с подростом, за исключением подроста *P. koraiensis*.

Подрост положительно связан с пнями (табл. 3), причем он образует группы не непосредственно у пней, а на расстоянии 2-10 м от них. Анализ взаимосвязи пней и подроста по видам выявляет отчетливую положительную связь для *A. ukurunduense* (расстояния 2-5 м) и *P. koraiensis* (расстояния от 2 до 8 м). Для *A. nephrolepis* и *P. ajanensis* отчетливых связей не прослеживается, *T. taquetii* отрицательно связана с пнями на расстояниях 3-5 м и положительно – на расстояниях 9-10 м.

Подрост образует группы рядом с деревьями, показавшими GR в 1960-1969 гг. (табл. 3).

Второй полог. Деревья второго полога расположены однородно (табл. 3), небольшая тенденция к образованию групп проявляется на расстояниях 4 и 5 м. Но отдельные виды деревьев второго полога сильно сгруппированы, и это проявляется практически на всей дистанции анализа, что говорит о наличии эффектов первого порядка. При этом структура расположения отдельных видов деревьев второго полога различна, т.е. группы деревьев разных видов отделяются друг от друга.

Деревья второго полога в целом расположены независимо от деревьев первого полога. Анализ расположения всех деревьев

Таблица 3. Результаты анализа горизонтальной структуры древостоя

| 1 | Нуль-модель | Группа | n_i | n_j | Расстояние (м) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|---------------|--------------|-------|-------|----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | | | | | 01 | 02 | 03 | 04 | 05 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
| | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| CSR | L_3 | | 1822 | - | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | | |
| RL | $An_3 - Au_3$ | | 425 | 157 | < | < | < | = | = | = | = | = | < | = | = | = | = | = | = | = | = | | |
| | $An_3 - Pa_3$ | | 425 | 442 | < | < | < | = | < | = | < | = | < | = | = | < | = | = | = | = | = | | |
| | $An_3 - Pk_3$ | | 425 | 617 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | |
| | $An_3 - Tl_3$ | | 425 | 165 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | |
| | $Pa_3 - Au_3$ | | 442 | 157 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | |
| | $Pa_3 - Tl_3$ | | 442 | 165 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | |
| | $Pk_3 - Au_3$ | | 617 | 157 | < | < | < | < | < | < | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | | |
| | $Pk_3 - Pa_3$ | | 617 | 442 | < | < | < | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | | |
| | $Pk_3 - Tl_3$ | | 617 | 165 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | |
| | $Tl_3 - Au_3$ | | 165 | 157 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | |
| | AC | $L_3 - L_1$ | | 1822 | 213 | -- | -- | -- | -- | > | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | | |
| | AC | $L_3 - An_1$ | | 1822 | 34 | > | -- | -- | -- | -- | > | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | | |
| | | $L_3 - Bc_1$ | | 1822 | 17 | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | | |
| | $L_3 - Pa_1$ | | 1822 | 76 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | | | |
| | $L_3 - Pk_1$ | | 1822 | 76 | < | -- | -- | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | | | |
| | $L_3 - Tl_1$ | | 1822 | 52 | -- | -- | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | | |
| AC | $L_3 - L_2$ | | 1822 | 596 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | | |
| | $L_3 - An_2$ | | 1822 | 360 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | | |
| | $L_3 - Au_2$ | | 1822 | 63 | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | | | |
| | $L_3 - Bc_2$ | | 1822 | 7 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | | | |
| | $L_3 - Pa_2$ | | 1822 | 72 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | | |
| | $L_3 - Pk_2$ | | 1822 | 16 | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | < | | | |

Подрост

Продолжение табл. 3

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
|-----|--------------|------|-----|----|----|----|---------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | $L_3 - Ta_2$ | 1822 | 78 | > | -- | -- | > | > | > | -- | > | > | > | > | > | > | > | -- |
| AC | $L_3 - Stp$ | 1822 | 73 | < | > | > | -- | -- | > | > | -- | > | > | -- | -- | -- | -- | -- |
| AC | $L_3 - Rel$ | 1822 | 52 | -- | > | > | > | > | > | > | -- | > | > | > | > | > | > | -- |
| | | | | | | | <i>Второй полог</i> | | | | | | | | | | | |
| CSR | L_2 | 596 | - | -- | -- | -- | > | > | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| CSR | An_2 | 360 | - | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > |
| | Au_2 | 63 | - | > | > | > | > | > | > | > | -- | > | > | > | > | > | > | -- |
| | Pa_2 | 72 | - | -- | > | > | > | > | > | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| | Pk_2 | 16 | - | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| | Tt_2 | 78 | - | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | > | -- |
| AC | $L_2 - L_1$ | 596 | 213 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| | $L_2 - An_1$ | 596 | 34 | -- | < | -- | -- | < | -- | < | -- | -- | -- | -- | > | -- | -- | -- |
| | $L_2 - Bc_1$ | 596 | 17 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| | $L_2 - Pa_1$ | 596 | 76 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | > | -- | -- | -- |
| | $L_2 - Pk_1$ | 596 | 34 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | > | -- | -- | -- |
| | $L_2 - Ta_1$ | 596 | 52 | -- | < | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | > | > | > | -- |
| RL | $L_2 - Stp$ | 596 | 73 | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = | = |

Обозначения структурных элементов: L_1, L_2, L_3 - все деревья первого, второго пологов и подростка; отдельные виды: An - *Abies nephrolepis*, Au - *Acer ukurundiense*, Pa - *Picea ajanensis*, Pk - *Pinus koraiensis*, Tt - *Tilia taquetii*, Bc - *Betula costata*, индексом обозначается принадлежность к пологу; Stp - пни; Rel - деревья, показавшие GR в 1960-1969 гг. Обозначения результатов анализа для нуль-моделей: random labeling (RL): = структура двух точечных мозаик совпадает, < > структура двух точечных мозаик отличается, относительно более однородна у первой (<) или второй (>) мозаики; complete spatial randomness (CSR) и antecedent conditions (AC): -- независимое случайное размещение, > и < - «притягивание» и «отталкивание» соответственно; n_i, n_j - число деревьев в анализе.

второго полога относительно отдельных видов первого также не выявляет четких закономерностей. При анализе видов второго полога относительно видов первого установлена отрицательная связь в расположении *P. koraiensis* второго полога с *P. koraiensis* и *B. costata* первого полога и при этом положительная связь с *T. taquetii* первого полога. Другими словами, *P. koraiensis* во втором пологе избегает смешанные березово-кедровые группы и располагается под деревьями *T. taquetii*. В свою очередь, *T. taquetii* во втором пологе показывает положительную связь с *P. ajanensis* верхнего полога и отрицательную – с *T. taquetii* и *A. nephrolepis*.

Расположение всех деревьев второго полога отчетливо связано с расположением пней (табл. 3). Это справедливо и для отдельных видов деревьев полога, немного отклоняется от общей закономерности *T. taquetii*.

Связь между деревьями второго полога и деревьями, показавшими GR, отсутствует как в целом, так и по отдельным видам деревьев.

Обсуждение

Результаты анализа внутренней структуры и взаимосвязей пологов древостоя, а также дендрохронологического анализа показывают, что развитие подроста в смешанном широколиственно-темнохвойно-кедровом лесу протекает поэтапно, при периодических улучшениях условий, вызванных частичными распадами древостоя. Об этом свидетельствует ситуация, сложившаяся на пробной площади.

Расположение подроста связано с расположением пней, которые, как мы можем предположить на основании полученных результатов, остались главным образом от деревьев, выпавших в результате частичного распада 1960-1969 гг. При этом структура размещения подроста сходна для большинства хвойных

и лиственных видов, а различия ее связаны с меж- и внутривидовыми взаимодействиями и микроусловиями, необходимыми для прорастания семян. Так, *P. ajanensis*, *A. nephrolepis* и *B. costata* связаны с наличием пней и валежа (Комарова, 1986). Распространение *P. koraiensis* происходит с помощью животных (Бромлей, 1974; Захаров, 1992; Омелько и др., 2007), и потому подрост расположен более равномерно. Появление подроста *T. taquetii* и *A. ukurunduense* определяется составом верхнего полога, так как подрост *T. taquetii* практически не выживает под взрослыми деревьями своего вида и *P. ajanensis*, а подрост *A. ukurunduense* встречается только под взрослыми деревьями *P. koraiensis* либо на более открытых участках. Но эти особенности проявляются на расстояниях анализа до 3 м, в целом же образуются смешанные группы, в которых присутствует подрост всех основных видов. Судя по всему, подрост накапливается в небольших «окнах», а также и под пологом древостоя, где в результате частичного распада увеличивается количество рассеянной солнечной радиации.

Во втором пологе находится подрастающее поколение деревьев (*P. koraiensis*, *P. ajanensis*, *B. costata*), которые придут на смену взрослым деревьям, составляющим сейчас основу древесного яруса в целом. Результаты анализа показывают, что расположение деревьев второго полога связано с расположением пней даже в большей степени, чем подроста. Это может объясняться тем, что в процессе частичных распадов возможность выхода во второй полог получали только те растения полога подроста, которые оказались недалеко от выпавших деревьев. Вместе с тем, на этих же участках появилась возможность для всходов и развития нового подроста.

С расположением пней связано и расположение деревьев первого полога, показав-

ших GR в 1960-1969 гг. Большинство таких деревьев имеют диаметр до 35 см, и это говорит о том, что в верхний полог древостоя они вышли относительно недавно.

По всей видимости, частичный распад древостоя, который произошёл в 1960-1969 гг., имел следующие последствия. Несколько деревьев, находившихся во втором пологе, получили достаточное количество света и вышли в первый полог древостоя, часть из них мы отмечаем как деревья, показавшие GR. Подрост, находившийся в то время под пологом древостоя, также получил возможность развиваться и перешел во второй полог, а на образовавшихся осветленных участках начал накапливаться новый подрост.

В настоящее время крупный подрост на пробной площади (фактически существующий во втором пологе) находится в угнетенном состоянии, развитие деревьев первого, а в особенности второго пологов также замедлилось, т.е. нижние пологи, включая подрост, находятся в «замершем» состоянии. Следующий частичный распад вновь приведет эту систему в движение. В работе Ишикавы и соавторов (Ishikawa et al., 1999) развитие подроста при образовании «окон» отмечено только для *P. koraiensis*. Для других видов показано постепенное развитие молодых деревьев под пологом древостоя.

Очевидно, что частичные распады лишь отчасти синхронизированы по времени и площади древостоя, поэтому второй полог древостоя достаточно разнороден и состоит из групп деревьев, имеющих разную высоту и жизненное состояние. Это может быть одной из причин формирования вертикальной сом-

кнутости, описанной для смешанных кедрово-широколиственных древостоев юга Дальнего Востока (Ивашкевич, 1929; Колесников, 1956; Кудинов, 1994; Ishikawa et al., 1995).

Вертикальная структура смешанных кедрово-широколиственных лесов сходна со структурой лесов, образуемых сосной Веймутовой (*Pinus strobus* L.) и широколиственными видами на востоке Северной Америки. Сосна Веймутова – быстрорастущее дерево, достигающее высоты окружающих широколиственных деревьев (Raup, 1966). Также *P. strobus* относительно теневынослива, и развитие ее подроста связано с образованием «окон» (Kramer, Kozlowsky, 1979; Foster et al., 1992). Процессы возобновления *P. strobus* на востоке Северной Америки очень разнообразны (Foster, 1988; Quinby, 1991; Abrams, Otwig, 1996), и это говорит о необходимости дальнейшего изучения динамики смешанных кедрово-широколиственных лесов, поскольку для них также характерны разные виды естественных нарушений.

Заключение

Таким образом, для появления и успешного развития подроста в смешанном темнохвойно-широколиственно-кедровом лесу необходимы несколько частичных распадов, приводящих к осветлению нижних пологов древостоя и поэтапному вхождению растений в верхние пологи. В таком древостое подрост накапливается под древесным пологом, а не прорастает в открытых местах, что приводит к стадийному развитию подроста и появлению нескольких поколений хвойных пород, в частности *P. koraiensis*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 11-04-01386а.

Список литературы

Бромлей Г.Ф., Костенко В.А. (1974) Биоценотические связи птиц, млекопитающих и кедра корейского в Приморском крае. В: Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока. Владивосток: Полиграфический комбинат Приморского крайисполкома, с. 5-41.

Грабарник П.Я. (2010) Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход. Лесоведение 2: 77-85.

Захаров С.М. (1992) Влияние белки на естественное возобновление кедра корейского. Лесоведение 6: 74-77.

Ивашкевич Б.А. (1929) Девственный лес, особенности его строения и развития. Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть, 10: 36-44; 11:40-47; 12: 41-46.

Козин Е.К. (1981) Схема развития девственного пихтово-елового леса. Лесное хозяйство 10: 50-53.

Козин Е.К. (2011) Что называть подростом. Лесоведение 1: 69-72.

Колесников Б.П. (1956) Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. ботан. Т. 2(4). 262 с.

Комарова Т.А. (1986) Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 224 с.

Комарова Т.А., Трофимова А.Д. (2010) Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине. Растительные ресурсы 4: 1-15.

Кудинов А.И. (1994) Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 183 с.

Омелько М.М., Омелько А.М., Омелько М.М. (мл.). (2007) Роль маньчжурской белки в возобновлении кедра корейского во вторичных широколиственных лесах Приморья. Лесоведение 4: 68-72.

Ухваткина О.Н., Комарова Т.А., Трофимова А.Д. (2010) Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Вестник Московского государственного университета леса 3: 169-173.

Abrams M.D., Orwig D.A. (1996) A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-occurring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. Journal of Ecology 84: 353-363.

Black B.A., Abrams M.D. (2003) Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. Ecological Applications 13: 1733-1749.

Black B.A., Abrams M.D., Rentch J.S., Gould P.J. (2009) Properties of boundary-line release criteria in North American tree species. Annals of Forestry Science 66 (205): 1-11.

Foster D.R. (1988) Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgan forest, southwestern New Hampshire, U.S.A. Journal of Ecology 76: 105-134.

Foster D.R., Zebryk T., Schoonmaker P., Lezeberg A. (1992) Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (hemlock) woodlot in central New England. Journal of Ecology 80: 773-786.

Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. (1999) Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East. Journal of Vegetation Science 10: 439-448.

Kramer P.J., Kozlowski T.T. (1979) *Physiology of woody plants*. San Diego: Academic Press, 565 p.

Lorimer C.G., Frelich L.E. (1989) A method for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 651–663.

Nowacki G.J., Abrams M.D. (1997) Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67: 225–249.

Quinby P.A. (1991) Self-replacement in old-growth white pine forests of Temegami, Ontario. *Forest Ecology Magazine* 41: 95-109.

Raup H.M. (1966) The view from John Sanderson's farm: a perspective for the use of the land. *Forest History* 10: 2-11.

Ripley B.D. (1976) The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13: 255-266.

Rubino D.L., McCarthy B.C. (2004) Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia* 21: 97–115.

Stoyan D., Stoyan H. (1994) *Fractals, random shapes and point fields. Methods of geometrical statistics*. Chichester: John Wiley and Sons, 224 p.

Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N. (2007) Species association in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *the American Naturalist* 170: E77–E95.

Wiegand T., Moloney K.A. (2004) Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209–229.

Yamamoto S.-I. (1992) The gap theory in forest dynamics. *Botanical Magazine* 105: 375-383.

Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. (2009) A tree-ring reconstruction of wind disturbances in forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*: 21: 31-42.

Undergrowth Structure and Natural Regeneration in Mixed Conifer-broadleaved Forest of the Southern Sikhote-Alin

Olga N. Ukhvatkina and Alexander M. Omelko

*Institute of Biology & Soil Science FEB RAS,
159 100-let Vladivostoku St., Vladivostok, 690022 Russia*

Analysis of structure and disturbance history of a mixed broadleaved-dark conifer-Korean pine forest is performed in Primorye, south part of the Sikhote-Alin mountain range. Based on results of a dendrochronological and spatial analysis it is showed that an undergrowth structure is determined by gaps appeared in the past and is not connected with present canopy structure. Undergrowth of all tree species appears under stand canopy in small openings, accumulates in due course and forms mixed groups. Development of conifer undergrowth occurs in several stages: at first the undergrowth accumulates under canopy, then sequentially growth up to a sub-canopy and canopy layers. Periods of the rapid growth alternate with suppressions and it is ensure continuity of mixed stands existence.

Keywords: mixed, conifer-broadleaved, structure, regeneration, undergrowth, dendrochronology.
