

УДК 574.42

## **Влияние частичных распадов древостоев кедрово-широколиственных лесов на процесс естественного возобновления**

**О.Н. Ухваткина\*, А.М. Омелько,  
П.В. Крестов, А.А. Жмеренецкий**  
*Биолого-почвенный институт  
Дальневосточного отделения  
Российской академии наук  
Россия 690022, Владивосток,  
пр. 100-летия Владивостока, 159<sup>1</sup>*

---

Received 2.12.2011, received in revised form 9.12.2011, accepted 16.12.2011

*С использованием дендрохронологического анализа выявлены периоды частичных распадов древостоев кедровых лесов Южного и Среднего Сихотэ-Алиня на двух постоянных пробных площадях. Показано, что распады происходят одновременно на обеих площадях с интервалами около 40 лет и вызывают ускорение роста деревьев всех пологгов. Периодическое улучшение условий приводит к ступенчатому развитию деревьев, когда быстрый рост чередуется с угнетением.*

*Ключевые слова: хвойно-широколиственные леса, частичные распады древостоев, лесовозобновление, дендрохронология, горная система Сихотэ-Алинь.*

---

### **Введение**

Хвойно-широколиственные леса Российского Дальнего Востока занимают площадь около 720 тыс. км<sup>2</sup> (Лесной комплекс..., 2005). Четвертая часть этой территории покрыта ненарушенными и малонарушенными лесами. В состав древостоев хвойно-широколиственных лесов входит до 30–40 видов деревьев и кустарников (чаще около 20 видов) и более 70 травянистых видов (Леса Дальнего Востока,

1969). Все они имеют различные экологические требования и жизненные стратегии, степень реакции на изменения среды, а также степень влияния на среду вокруг себя. Практически все дальневосточные леса занимают горные территории (98–100 %). Сложность рельефа, объясняющая разнообразие микроклиматических условий, увеличивает контрастность типов леса и их разнообразие. Поэтому хвойно-широколиственные леса характери-

---

\* Corresponding author E-mail address: faforest@me.com

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

зуются вертикальной сомкнутостью древесного яруса, мозаичной структурой пологов древостоя и сложной динамикой во времени и пространстве.

Одним из путей к пониманию динамических процессов в ненарушенных лесах является восстановление истории древостоя с использованием методов дендрохронологического анализа (Battles, Fahey, 1996; Fajardo, Gonzalez, 2009; Zielonka et al., 2009). Под термином «история древостоя» в данном случае понимается последовательность событий в древостое, сформировавших его структуру.

Первым исследователем, использовавшим дендрохронологическую информацию при изучении динамики хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока, был Б.А. Ивашкевич. Им была предложена «схема развития древостоев дальневосточных девственных кедровников» (Ивашкевич, 1927, 1930), включающая 8 стадий длительностью по 40 лет. Согласно схеме в процессе развития состав и структура древостоев претерпевают существенные изменения, а переход между стадиями происходит скачкообразно, по мере накопления в древостое «элементов нового». Как впоследствии отмечал Б.П. Колесников (1956), схема была составлена в очень обобщенном виде и нуждается в дальнейшей детализации и углубленном изучении. Например, не учитываются особенности возрастных изменений в кедровых лесах разных типов, слабо обоснована сорокалетняя длительность стадий, почти ничего не говорится о деревьях других пород и т. д. В дальнейших исследованиях значительное внимание уделялось одному из основных моментов схемы Б.А. Ивашкевича – так называемым взрывам возобновления, которые должны были периодически происходить в древостоях кедровых лесов. Подсчет возраста деревьев кедра на

пробных площадях не выявил наличие пиков возобновления (Дылис, Виппер, 1953; Моисеенко, 1963). Но, с другой стороны, в работе Ю. Ишикавы (Ishikava et al., 1999) показано, что возобновление кедра связано с окнами, которые появляются при периодических частичных распадах древостоев. Многие другие аспекты динамики кедровых лесов остаются малоизученными. Целью нашей работы было восстановление истории древостоев кедровых лесов и изучение влияния частичных распадов на развитие молодых деревьев и подроста хвойных и лиственных видов.

## Материалы и методы

Объект исследований. Исследование проведено на двух постоянных пробных площадях (ППП), расположенных в пределах горной системы Сихотэ-Алинь. Краткая характеристика пробных площадей дана в табл. 1. Пробная площадь 1-1976 ВУС находится на территории Верхнеуссурийского стационара БПИ ДВО РАН, пробная площадь 1-1995 САЗ расположена у западной границы Сихотэ-Алинского государственного природного биосферного заповедника.

Пробные площади заложены в участках коренных спелых лесов, относящихся к типичным кедровым лесам на верхней границе распространения кедра корейского, где он формирует смешанные формации кедрово-еловых и елово-широколиственных лесов (Колесников, 1956).

Древостой ППП 1-1976 ВУС 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 – *Taxus cuspidata* Siebold & Zucc. Подлесок и лианы: *Actinidia kolomikta* Maxim. et Rupr., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Ribes*

Таблица 1. Координаты и положение в рельефе постоянных пробных площадей (ППП) в Сихотэ-Алинском заповеднике и Верхнеуссурийском стационаре

Название ППП	Координаты	Площадь, га	Экспозиция	Уклон	Высота над ур. м.
1-1976 ВУС	N 44° 01' 35" E 134° 12' 59"	0,58	SW	22°	700
1-1995 САЗ	N 45° 06' 10" E 135° 52' 60"	0,60	NW	22°	600

Таблица 2. Характеристика пологов древостоев исследуемых пробных площадей: число деревьев (шт/га), высотные пределы и средние показатели

Вид	ВУС			САЗ		
	I	II	подрост	I	II	подрост
<i>Pinus koraiensis</i>	57	27	1028	153	192	687
<i>Picea ajanensis</i>	127	120	737	32	35	432
<i>Abies nephrolepis</i>	57	600	708	195	382	1378
<i>Betula costata</i>	28	12	27	30	7	208
<i>Tilia amurensis</i>	87	130	275	55	30	40
<i>Acer ukurunduense</i>	-*	105	262	-	80	438
Всего	356	994	3037	465	726	3183
Границы полога, м	16,0-30,0	4,8-15,4	0,1-4,7	14,0-38,0	3,0-13,9	0,1-2,9
Средняя высота, м	22,6±3,8	8,6±2,9	0,9±0,7	19,6±4,5	8,1±2,9	0,4±0,3
Средний диаметр, см	40,5±13,1	10,4±4,3	5,4±0,8**	26,1±14,9	8,9±4,4	3,5±0,9**

Примечания: \* – отсутствует в пологе, \*\* - для подроста высотой от 1,3 м.

*maximoviczianum* Kom., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Acer barbinerve* Maxim. В сложении древостоя ППП 1-1995 САЗ участвуют те же виды, а также *Ulmus japonica* (Rehder) Sarg., *Fraxinus mandshurica* Rupr., *Acer mono* Maxim. и *Cerasus maximowichii* (Rupr.) Kom., которые встречаются единично. Видовой состав подлеска и лиан аналогичен составу на ППП 1-1976 ВУС.

Характеристика пологов древостоев пробных площадей приведена в табл. 2. Вертикальная структура древостоев имеет общие закономерности, и полога отличаются главным образом по числу деревьев разных видов. В верхней части первого полога находятся спелые и перестойные деревья *Pinus koraiensis* и *Picea ajanensis*, наиболее

крупные из них можно выделить в качестве «маяков». Нижнюю часть полога занимают приспевающие деревья *Pinus koraiensis* и *Picea ajanensis* и взрослые деревья *Abies nephrolepis*, *Tilia amurensis* и *Betula costata*. На ППП САЗ 1-1995 в первом пологе преобладают деревья *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*, на ППП ВУС 1-1976 – *Picea ajanensis* и *Tilia amurensis*, доля участия *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* меньше почти в три раза. Второй полог образуют взрослые деревья *Acer ukurunduense* и молодые деревья других видов, которые можно назвать взрослым подростом. Они равномерно распределены по высоте полога, многие из них находятся в угнетенном состоянии (крона деревьев *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*

имеет характерную «зонтиковидную» форму). Подрост на обеих пробных площадях многочисленный, преобладают хвойные виды. Развитие крупного подроста, как и деревьев второго полога, замедлено.

Сбор данных. Ревизия пробных площадей проведена в 2009 и 2010 гг. Со всех деревьев с  $D_{1.3}$  от 7 см были взяты керны. В процессе обработки были исключены керны, содержащие большую гниль (более 2/3 радиуса дерева), а также керны тех видов деревьев, число которых недостаточно для построения хронологии. В результате в дальнейшем анализе были использованы керны *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis* и *Betula costata*. Всего в дендрохронологический анализ вошли керны со 191 дерева ППП 1-1995 САЗ и с 87 деревьев ППП 1-1976 ВУС. Предварительная подготовка включала сушку, обрезку и повышение контрастности. Измерение ширины годовичных колец с точностью 0,01 мм проводилось с помощью установки Lintab ver. 6.0 в лаборатории естественно-научных методов в истории и археологии Гуманитарного института Сибирского федерального университета (г. Красноярск) и в программе Adobe® Photoshop® CS4 Extended (Measurement tools). Перекрестная датировка и обработка результатов выполнены с помощью программ TSAP (RinnTech), Cofecha, Arstan.

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; Rubin, 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:

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

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 откладывают 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  $M1$ . Важным моментом является то, что при подборе функции BLF используются 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 длиннопериодическими изменениями 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).

Нахождение 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 для каждого вида.

Сравнение рядов, показывающих распределение числа GR по годам на двух пробных площадях, проведено с помощью корреляционного анализа. Анализ частотной структуры рядов выполнен методом прямого преобразования Фурье (спектральный анализ, ПО Statistica 8.0).

## Результаты

Для дендрохронологического анализа всего было использовано 27110 измерений ширины годичных колец, из них 13540 измерений для ППП 1-1976 ВУС и 13570 измерений для ППП 1-1995 СА3. Общий временной промежуток для двух пробных площадей составил 218 лет, но в результате проверки хронологий достоверным промежуток можно считать 1820–1999 гг. (последние 10 лет не могут быть учтены в анализе из-за усреднения, используемого в формуле (\*)). Максимальный возраст дерева без гнили составил у

*Pinus koraiensis* 331 г., у *Picea ajanensis* – 213 и у *Abies nephrolepis* – 100 лет, у видов *Betula costata* и *Tilia amurensis* деревьев без гнили не было.

Для каждого вида была подобрана функция BLF, наиболее точно описывающая максимальное изменение радиального прироста в зависимости от предварительного прироста (с наибольшим значением  $R^2$ ) (рис. 1). Для *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* были построены отдельные функции для каждой пробной площади. Для остальных видов – *Picea ajanensis*, *Tilia amurensis* и *Betula costata* – количество измерений на разных пробных площадях было недостаточным, поэтому данные были объединены, а BFL построены для видов в целом.

Изменение прироста (%GC) у *Picea ajanensis* достигает значения 1388 % (ППП 1-1976 ВУС), у *Pinus koraiensis* – 869 % (ППП 1-1995 СА3) и у *Abies nephrolepis* – 1134 % (ППП 1-1995 СА3) (табл. 3). У деревьев лиственных видов максимальные значения %GC существенно ниже – 435 % у *Tilia amurensis* и 158 % у *Betula costata* (ППП 1-1995 СА3).

Моменты улучшения условий роста деревьев (GR) были выявлены с использованием построенных функций BFL. На рис. 2 представлены диаграммы, иллюстрирующие ряды распределения числа деревьев, показавших GR, по годам. Как видно на диаграмме, есть явная синхронизация в улучшении условий роста деревьев на пробных площадях, подтверждаемая корреляционным анализом. Коэффициент корреляции между числами деревьев, показавших GR на двух пробных площадях, равен 0,79. Частичные распады отмечены в декады 1850–1859, 1880–1890, 1920–1920 и 1950–1959, 1960–1969 гг. Поскольку две последние декады идут подряд, мы считаем суммарный период (1950–1969 гг.) одним частичным распадом. Анализ частотной струк-

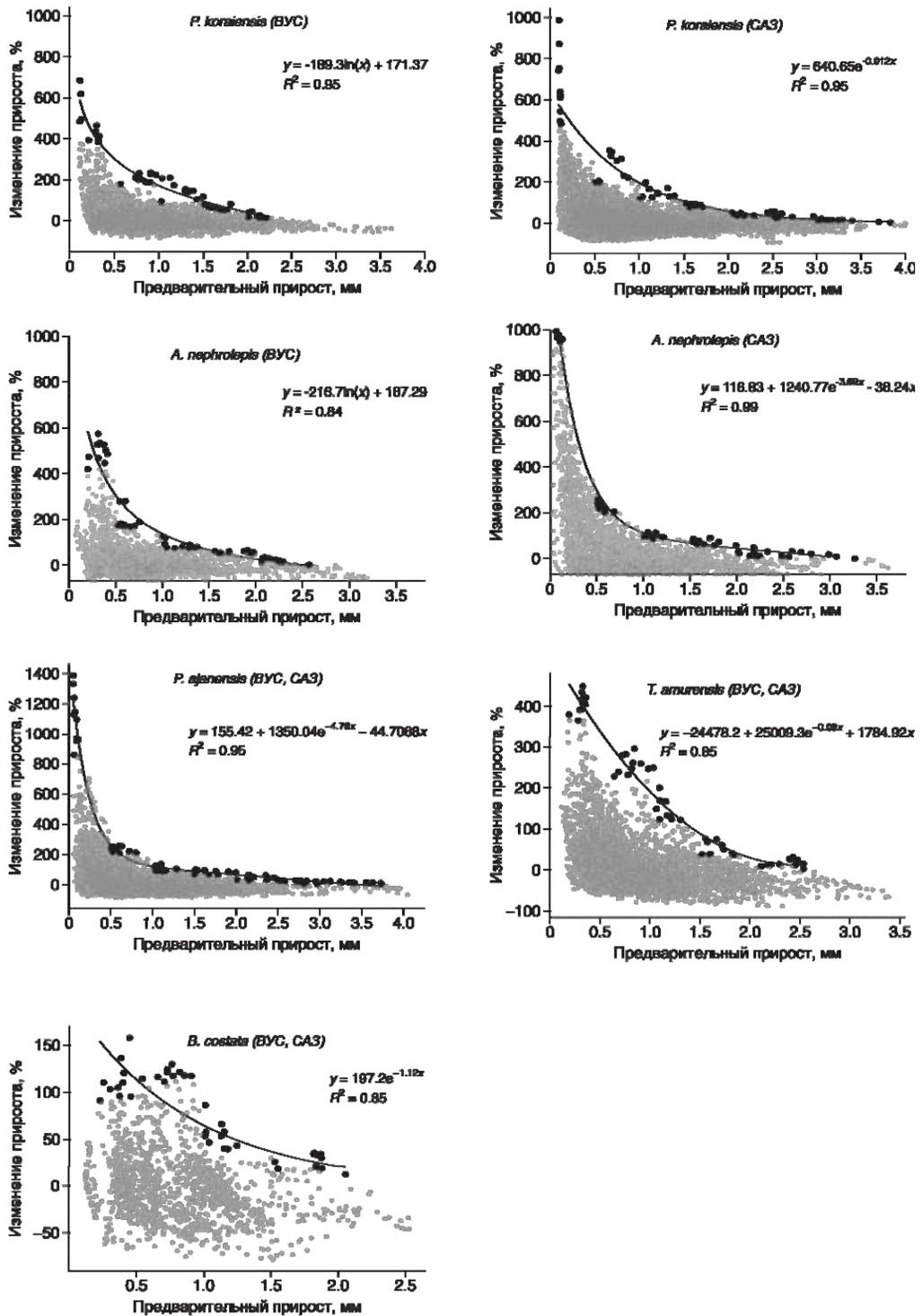


Рис. 1. Функции BLF для видов деревьев, образующих древостой на ППП 1-1976 ВУС и ППП 1-1995 СА3

Таблица 3. Число измерений, длительность учетного временного промежутка, максимально зафиксированный процент изменения радиального прироста (%GC) для каждого вида

Вид	Общее число измерений, шт.	Длительность учетного временного промежутка, лет	Максимальный %GC, %
ППП 1-1976 ВУС			
<i>Pinus koraiensis</i>	3879	216	685
<i>Picea ajanensis</i>	5130*	213	1388
<i>Abies nephrolepis</i>	2444	113	575
<i>Tilia amurensis</i>	1407	180	423
<i>Betula costata</i>	680*	218	114
ППП 1-1995 СА3			
<i>Pinus koraiensis</i>	7249	331	988
<i>Picea ajanensis</i>	442*	128	869
<i>Abies nephrolepis</i>	2999	100	1134
<i>Tilia amurensis</i>	2200	209	435
<i>Betula costata</i>	680*	203	158

\*Для построения BFL по этим видам данные с двух ППП были объединены в один массив.

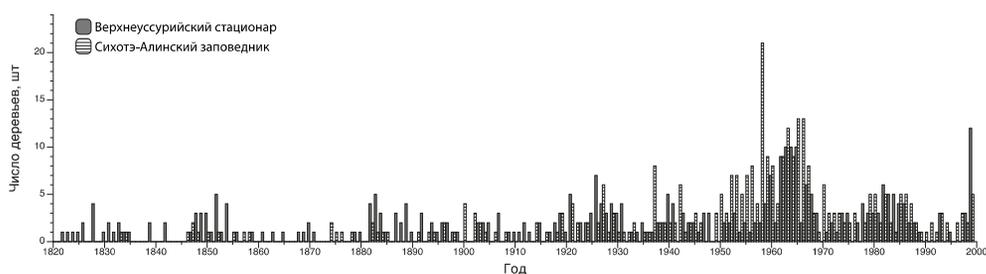


Рис. 2. Распределение числа деревьев, показавших GR по годам на двух пробных площадях: СА3 – данные с ППП 1-1995 СА3 (Сихотэ-Алинский заповедник), ВУС – данные с ППП 1-1976 ВУС (Верхнеуссурийский стационар)

туры рядов выделяет значимые пики реакции деревьев с периодами 19 и 40 лет. Период около 40 лет характерен для частичных распадов, более короткий 19-летний период, судя по всему, означает выпадение отдельных деревьев, что не влечет за собой значительных изменений структуры древостоя.

Для анализа влияния частичных распадов на развитие деревьев были построены хронологии по двум высотным пологам (исключая подрост) для каждого вида. Число кернов позволило выделить для *Pinus koraiensis* и *Picea*

*ajanensis* три группы – взрослый подрост (II полог), приспевающие деревья (Iп), спелые и перестойные деревья (Iс). К приспевающим были отнесены деревья с высотой меньше средней для первого полога. Для деревьев других видов было выделено только по одной группе – деревья I, II полога *Abies nephrolepis*, и спелые деревья (I полог) для *Tilia amurensis* и *Betula costata*. Хронологии для видов *Pinus koraiensis* (ППП 1-1995 СА3), *Picea ajanensis* (ППП 1-1976 ВУС) и *Abies nephrolepis* (ППП 1-1976 ВУС, ППП 1-1995 СА3) приведены на

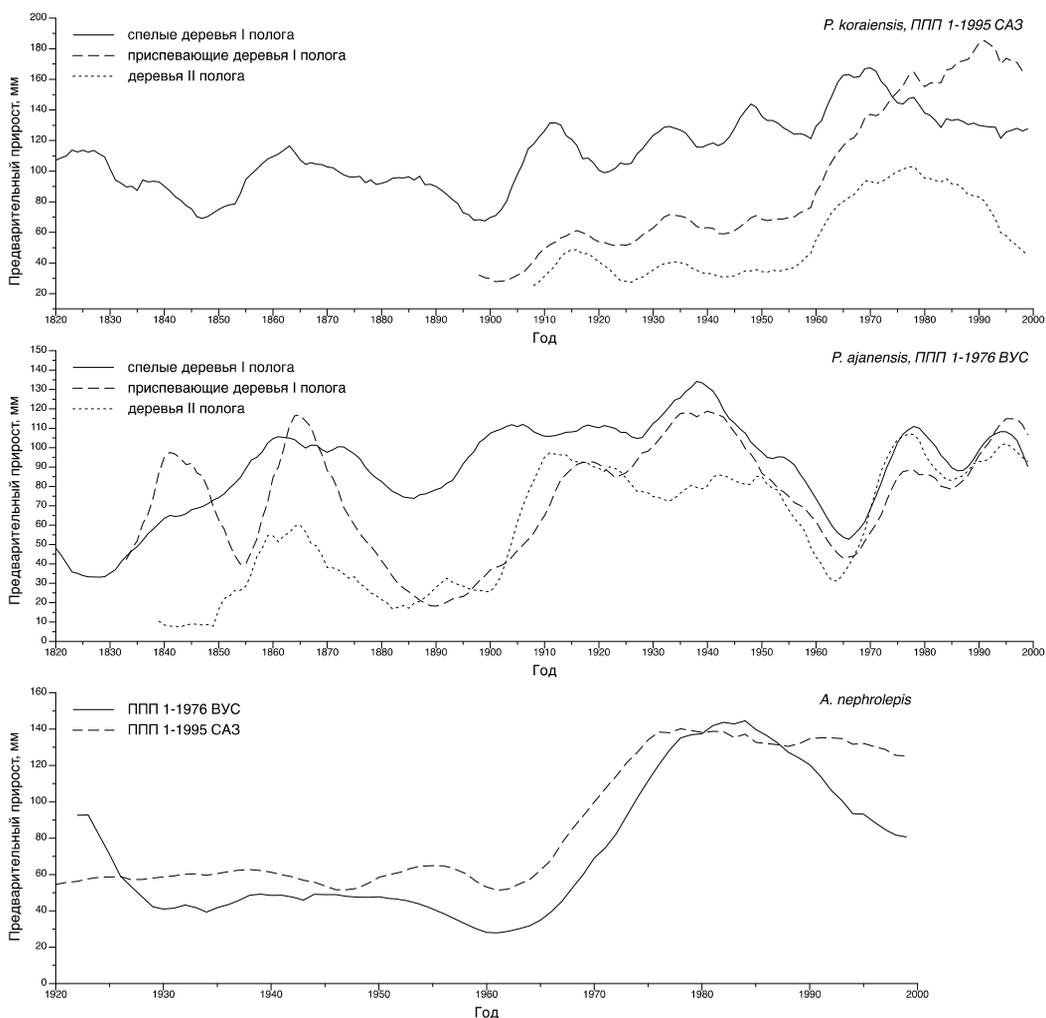


Рис. 3. Предварительный прирост (M1, формула (\*)) для *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*

рис. 3, 4. На рис. 3 показан предварительный прирост (M1), на рис. 4 изображено изменение прироста (%GC), найденное по формуле (\*). У спелых и перестойных деревьев *Pinus koraiensis* выделяются пики реакции во время всех частичных распадов, за исключением периода 1880–1890 гг., когда распад зафиксирован по реакции лиственных видов и *Picea ajanensis* (рис. 3, 4). У *Picea ajanensis* наблюдается некоторая асинхронность реакции деревьев различных пологов: изменение прироста деревьев второго полога достигает в среднем

600 % и вначале происходит с опережением более взрослых деревьев. К последнему частичному распаду (1950–1969 гг.) реакция деревьев выравнивается (рис. 3, 4). Деревья *Abies nephrolepis* показывают лишь один пик резкого изменения прироста во время частичного распада 1950–1969 гг. на обеих пробных площадях (рис. 4), причем после распада увеличенный прирост этих деревьев сохраняется на достаточно высоком уровне (рис. 3).

Реакция деревьев на улучшение условий проанализирована на примере последнего

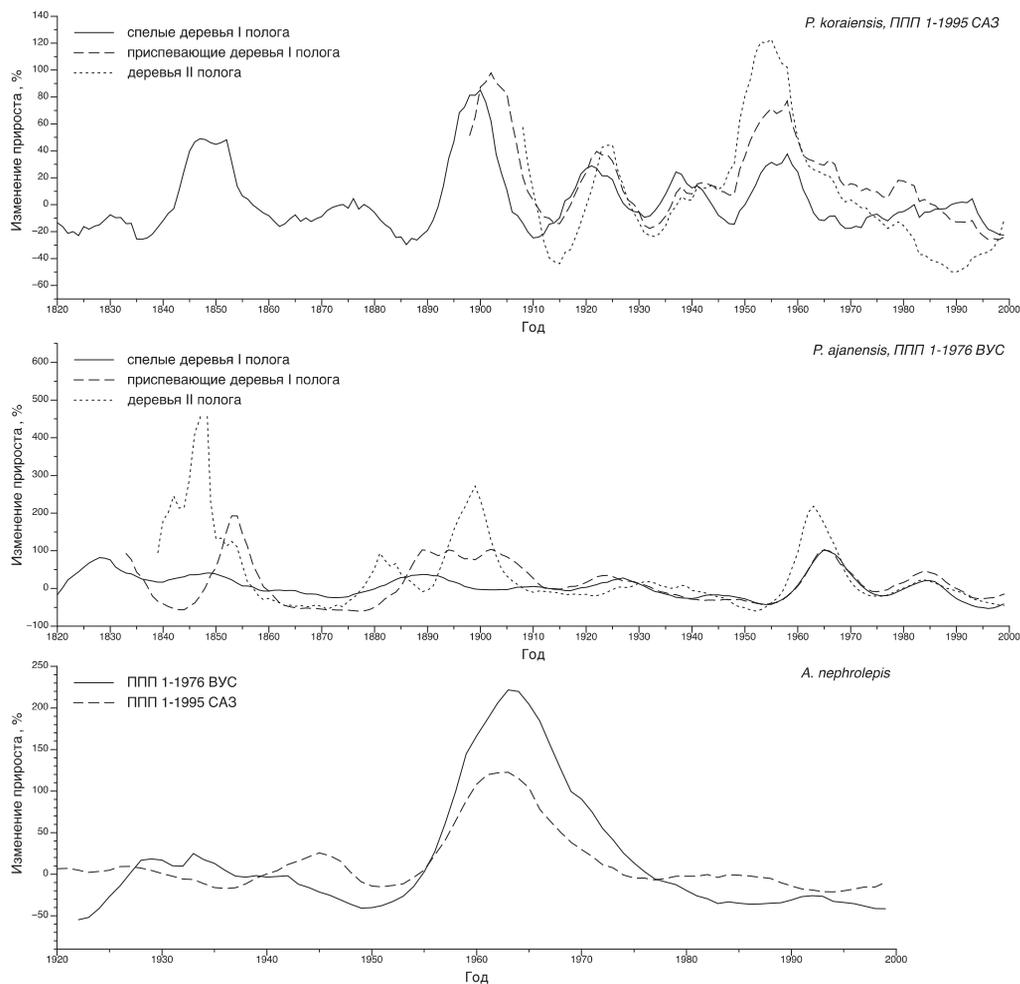


Рис. 4. Изменение прироста (%GC), рассчитанное по формуле (\*) для *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*

частичного распада (1950–1969 гг.), когда на ППП 1-1976 ВУС GR показали 70 %, а на ППП 1-1995 СА3 – 45 % учтенных деревьев. Был найден средний прирост деревьев разных половозов начиная с 1921 г., он представлен в табл. 4 по 20-летним интервалам. Анализ демонстрирует, что с начала частичного распада деревья хвойных видов, в особенности *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*, резко увеличили радиальный прирост. Продолжительность и степень увеличения прироста зависели от положения дерева в древостое. Деревья *Pinus koraiensis* второго полога (взрослый подрост)

на ППП 1-1995 СА3 (рис. 3) за первые 20 лет с начала распада в среднем показали двукратное увеличение прироста, всего за два 20-летних периода прирост составил 31 мм против 16 мм за предшествующие распаду 40 лет (табл. 4, рис. 3). Приспевающие деревья *Pinus koraiensis* также показали в среднем двукратное увеличение прироста в первый 20-летний период после распада, всего за 40 лет он составил 64 мм против 28 мм за тот же период до распада (табл. 4). Спелые и перестойные деревья *Pinus koraiensis* показали существенно меньшую реакцию на улучшение усло-

Таблица 4. Среднее увеличение радиального прироста (мм) для деревьев различных высотных пологов. Ic – первый полог, спелые и перестойные деревья, Ip – первый полог, приспевающие деревья, II – второй полог

Вид (полог)	Годы			
	1921-1940	1941-1960	1961-1980	1981-2000
ППП 1-1976 ВУС				
<i>Pinus koraiensis</i> (Ic)	19	21	22	20
<i>Pinus koraiensis</i> (Ip)	–*	–	–	–
<i>Pinus koraiensis</i> (II)	–	–	–	–
<i>Picea ajanensis</i> (Ic)	24	17	18	18
<i>Picea ajanensis</i> (Ip)	22	15	14	20
<i>Picea ajanensis</i> (II)	16	13	16	18
<i>Abies nephrolepis</i> (I,II)	12	11	24	26
<i>Tilia amurensis</i> (I)	14	14	15	18
<i>Betula costata</i> (I)	14	7	8	9
ППП 1-1995 САЗ				
<i>Pinus koraiensis</i> (Ic)	24	27	31	26
<i>Pinus koraiensis</i> (Ip)	13	15	29	35
<i>Pinus koraiensis</i> (II)	7	9	19	13
<i>Picea ajanensis</i> (Ic)	–	–	–	–
<i>Picea ajanensis</i> (Ip)	–	–	–	–
<i>Picea ajanensis</i> (II)	6	7	22	47
<i>Abies nephrolepis</i> (I,II)	9	8	21	20
<i>Tilia amurensis</i> (I)	26	22	18	21
<i>Betula costata</i> (I)	19	17	19	16

Примечания: \* – число кернов не было достаточным для построения хронологий.

вий – их прирост за 20 лет увеличился всего на 15 %. За 40-летний период со времени распада средний прирост составил 57 мм против 51 мм за тот же период до распада.

Деревья *Abies nephrolepis* на обеих пробных площадях также показывали в среднем двукратное увеличение радиального прироста за 20-летний период после частичного распада 1950-1969 гг. (табл. 4, рис. 3). Для ППП 1-1976 ВУС средний прирост за 40-летний период после распада составил 50 мм (13 мм за 40 лет до распада), для ППП 1-1995 САЗ – 41 мм (17 мм за 40 лет до распада).

Реакция деревьев второго полога у *Picea ajanensis* на распад оказалась не такой значи-

тельной для ППП 1-1976 ВУС – изменение составило в среднем на 30 % (28 мм за 40 лет до распада и 35 мм за такое же время после него) (табл. 4, рис. 3). В то же время для деревьев второго полога на ППП 1-1995 САЗ увеличение произошло с 13 мм за 40 лет до распада до 69 мм за такое же время после него. Прирост спелых и приспевающих деревьев *Picea ajanensis* за 20-летний период до и после распада изменился незначительно.

Для оценки роста по высоте для хвойных видов построен график связи диаметра ( $D_{1,3}$ ) и высоты (рис. 5). Связь между радиальным приростом, измеренным при анализе керна, и изменением диаметра дерева достаточно

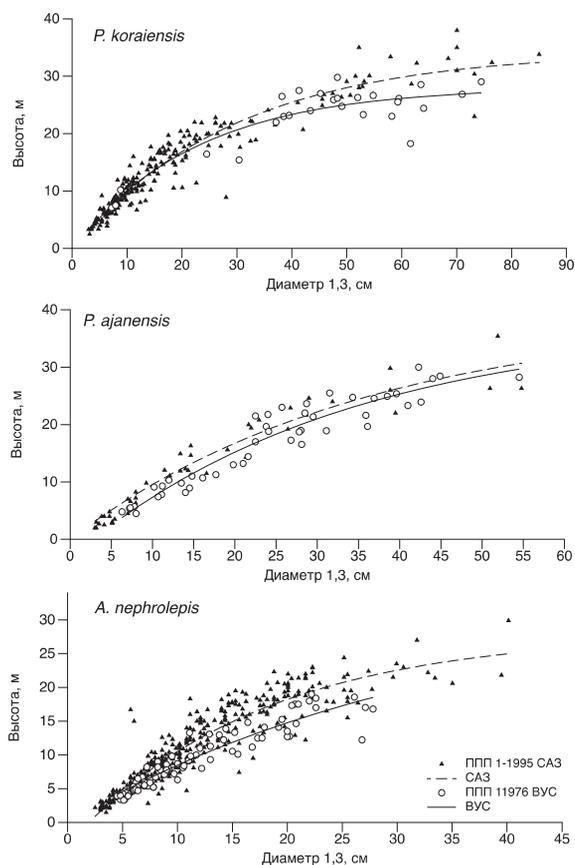


Рис. 5. Связь между высотой и диаметром деревьев *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis* на двух пробных площадях

сложна, поскольку керн берется вдоль одного радиуса. Но можно утверждать, что прирост по диаметру будет как минимум в два раза больше прироста по керну (Cilliers, Wyk, 1938, Николаева, Савчук, 2009). Для молодых деревьев хвойных видов (до диаметра 15 см на высоте 1,3 м), образующих древостой исследуемых пробных площадей, связь диаметра и высоты можно считать линейной (рис. 5). Для деревьев *Pinus koraiensis* второго полога на ППП 1-1995 САЗ прирост в высоту за 40 лет после частичного распада составил около 8 м.

С увеличением диаметра дерева прирост по высоте снижается (рис. 5), поэтому для приспевающих деревьев в высоту он состав-

ляет около 6 м. Для приспевающих деревьев *Abies nephrolepis* на ППП 1-1995 САЗ прирост в высоту после распада составил около 10 м, а на ППП 1-1976 ВУС – около 12 м (рис. 5).

Несмотря на реакцию отдельных взрослых деревьев лиственных видов – *Tilia amurensis* и *Betula costata* – на частичный распад, их средний радиальный прирост по 20-летним интервалам значительно не изменился (табл. 4).

### Обсуждение

Степень реакции на улучшение условий, характеризуемая величиной %GC, существенно отличается у отдельных видов, образующих древостой на исследуемых пробных

площадах. Наибольших значений величина %GC достигает у хвойных видов. Для *Picea ajanensis* она составляет 1388 % (ППП 1-1976 ВУС), для *Pinus koraiensis* – 869 % (ППП 1-1995 САЗ), для *Abies nephrolepis* – 1134 % (ППП 1-1995 САЗ) (табл. 2, рис. 1). У лиственных видов максимальное изменение прироста существенно меньше – до 435 % у *Tilia amurensis* и 158 % у *Betula costata* (ППП 1-1995 САЗ). Очень низкие возможные значения абсолютного прироста у хвойных видов (например, у *Abies nephrolepis* он может быть до 0,01 мм) и при этом большие значения %GC свидетельствуют о том, что деревья способны выдерживать длительное угнетение и при улучшении условий резко увеличивать прирост. Поэтому подрост хвойных видов накапливается под пологом древостоя и быстро развивается после частичного распада. Лиственные виды, в особенности *Betula costata*, не способны выдерживать угнетение, их подрост всегда привязан к «окнам» в пологе (Ishikava et al., 1999).

Сравнение диаграмм, иллюстрирующих периоды ускорения роста деревьев двух пробных площадей, а также корреляционный и спектральный анализы рядов показывают их синхронизацию и цикличность частичных распадов с периодом около 40 лет. Нужно заметить, что разный состав древостоев пробных площадей (в случае пробной площади Сихотэ-Алинского заповедника преобладает *Pinus koraiensis*, а на пробной площади Верхнеуссурийского стационара – *Picea ajanensis*) почти не влияет на согласованность реакции деревьев. Синхронизация реакции деревьев на пробных площадях, находящихся на расстоянии около 200 км друг от друга, очевидно обусловлена не внутренними особенностями структуры древостоев или возрастного развития деревьев разных видов, а влиянием внешних факторов. В качестве возможных причин,

которые могут синхронизировать частичные распады, указываются периодические засухи (Колесников, 1956), но этот вопрос требует дальнейшего изучения. Анализ причин осложняет то обстоятельство, что ускорения прироста деревьев, показанные на диаграммах, хотя и однозначно свидетельствуют об отпаде деревьев, но ничего не говорят об их числе и видовом составе, а через 60 лет после частичного распада от них остаются только разложившиеся пни.

Частичный распад 1950–1969 гг. привел к резкому увеличению радиального прироста деревьев хвойных видов разных пологов, но продолжительность и степень увеличения прироста зависели от положения дерева в древостое. Деревья *Pinus koraiensis* второго полога (взрослый подрост) увеличили радиальный прирост, но, поскольку остались под пологом древостоя, с течением времени он снизился практически до начального уровня (предшествовавшего распаду). До следующего частичного распада деревья будут находиться в угнетении. Приспевающие деревья *Pinus koraiensis* занимают на сегодняшний момент нижнюю часть первого полога древостоя и тенденции к замедлению прироста не наблюдается. Спелые и перестойные деревья *Pinus koraiensis* показали существенно меньшую реакцию на улучшение условий – их прирост за 20 лет увеличился всего на 15 %, затем начал снижаться.

Деревья *Abies nephrolepis* на обеих пробных площадях также показали в среднем двукратное увеличение радиального прироста за 20-летний период после частичного распада 1950–1969 гг. Таким образом, подрост *Abies nephrolepis* за относительно короткое время вышел в первый полог древостоя, после чего прирост стал медленно снижаться (рис. 4).

Деревья *Picea ajanensis* второго полога показали значимую реакцию на улучшение

условий (рис. 4) на ППП 1-1995 САЗ, на ППП 1-1976 ВУС, но изменение их радиального прироста было небольшим. Прирост спелых и приспевающих деревьев *Picea ajanensis* за 20-летний период до и после распада изменился незначительно. Возможная причина этого заключается в том, что деревья этого вида способны лишь на однократное резкое увеличение прироста за всю жизнь, что удалось зафиксировать у деревьев *Picea ajanensis*, находящихся сейчас во втором пологе на ППП 1-1995 САЗ. Затем, несмотря на реакцию деревьев на изменение условий среды, их радиальный прирост не может значительно варьировать. На радиальный прирост взрослых деревьев лиственных видов – *Tilia amurensis* и *Betula costata* – частичный распад влияния не оказал.

Анализ связи между приростом по диаметру и по высоте показывает, что за период ускоренного роста после частичного распада положение деревьев в древостое изменилось. Прирост по высоте деревьев второго полога *Pinus koraiensis* составлял около 8 м, а приспевающих – около 6 м. Это означает, что до частичного распада деревья второго полога были подростом, а приспевающие деревья находились во втором пологе. Для приспевающих деревьев *Abies nephrolepis* прирост в высоту после распада составил около 10–12 м. Так же, как и в случае *Pinus koraiensis*, до частичного распада эти деревья находились во втором пологе.

Накопление подроста хвойных видов под пологом древостоя происходит непрерывно, о чем свидетельствуют следующие данные. При высоте от 0 до 5 м подрост может варьировать в возрасте у *Pinus koraiensis* от 1 до 100 лет (Комарова и др., 2010а), у *Picea ajanensis* – от 1 до 70 лет (Ухваткина и др., 2010), у *Abies nephrolepis* – от 1 до 65 лет (Комарова и др., 2010б). За время ускоренного роста после ча-

стичного распада накопленный подрост хвойных может выйти во второй полог древостоя. Дальнейшее развитие видов отличается. Для *Abies nephrolepis* характерен один скачок в росте, затем он протекает равномерно и непродолжительно – максимальный возраст деревьев достигает 150 лет (Комарова и др., 2010б). Однократное резкое изменение прироста характерно также и для *Picea ajanensis*. В дальнейшем деревья вида хоть и реагируют на частичные распады увеличением прироста, но степень их реакции невелика. Продолжительность их жизни гораздо больше, чем у *Abies nephrolepis*, и достигает 300 лет (Ухваткина и др., 2010). Ускорение прироста у *Pinus koraiensis* может происходить несколько раз за жизнь отдельного дерева. Первоначально накопленный подрост таким образом переходит во второй полог древостоя, где его развитие замедляется до следующего частичного распада, затем ускорение прироста происходит во время перехода деревьев в нижнюю часть первого полога. После этого деревья уже не показывают значительной реакции на частичные распады (как по диаметру, так и по высоте).

Как было сказано, описывая «схему развития древостоев дальневосточных девственных кедровников», Б.А. Ивашкевич (1927, 1930) пишет, что процесс развития протекает скачкообразно, по мере накопления внутри насаждений элементов нового. Полученные нами результаты продемонстрировали, что развитие древостоев на двух изучаемых пробных площадях действительно происходило скачкообразно, но периоды его ускорения связаны с действием внешних факторов, что вызывает усыхание деревьев, образование окон и, как следствие, освобождение и быстрое развитие других деревьев. Продолжительность временных интервалов между скачками развития составляет около 40 лет, что со-

впадает с 40-летней длительностью стадий Б.А. Ивашкевича. Кроме того, полученные результаты позволяют глубже понять механизм формирования поколений *Pinus koraiensis* в древостое. Новое поколение образуется в тот момент, когда молодые деревья при улучшении условий одновременно ускоряют прирост и переходят из подроста во второй полог. Таким образом, поколение объединяет не возраст, а одновременное ускорение развития. Этим объясняется то обстоятельство, что поколения *Pinus koraiensis*, обычно выделяемые в практике лесоводства по графику взаимосвязи высоты и диаметра деревьев, могут не выявляться при подсчете их возраста (Дылис, Виппер, 1953).

Стадийность развития присуща и другим хвойным видам. В меньшей мере это характерно для *Picea ajanensis*, поскольку после выхода из подроста ее прирост меняется в относительно нешироких пределах. Деревья *Abies nephrolepis*, как и *Pinus koraiensis*, способны значительно ускорять прирост, но не могут образовать несколько поколений из-за недолговечности (Комарова и др., 2010а).

Деревья лиственных видов (*Tilia amurensis* и *Betula costata*) не обладают подобной пластичностью, поэтому стратегия их развития существенно отлична и заключает-

ся в быстром выходе подроста в верхний полог древостоя.

### Заключение

Восстановление истории древостоев двух пробных площадей показало, что возобновление ненарушенных кедрово-широколиственных лесов Сихотэ-Алиня происходит за счет частичных распадов, имеющих периодизацию около 40 лет. Улучшение условий после частичного распада приводит к скачкообразному развитию подроста хвойных видов, накапливающегося под пологом древостоя. Помимо подроста, ускорение прироста присуще и деревьям других пологов, но его проявление и степень зависит от вида и положения дерева в вертикальной структуре древостоя. У *Pinus koraiensis* значительное ускорение прироста может происходить несколько раз в течение жизни дерева. Вначале накопленный подрост переходит во второй полог древостоя, где его развитие замедляется до следующего частичного распада. Во время очередного скачка развития деревья поднимаются до первого полога. Таким образом, происходит формирование и разделение поколений, не находящееся в тесной зависимости от абсолютного возраста.

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

### Список литературы

- Дылис Н.В., Виппер П.Б. (1953) Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М., Л.: Изд-во АН СССР. 304 с.
- Ивашкевич Б.А. (1927) Типы лесов Приморья и их экономическое значение. Производ. силы ДВ. III. Растительный мир.
- Ивашкевич Б.А. (1930) Таблицы сбег и масс главных дальневосточных древесных пород. Введение. Тр. Дальневост. лесотехн. инст. I.
- Ивашкевич Б.А. (1929) Девственный лес, особенности его строения и развития. Лесн. хоз-во и лесн. пром-ть. 10: 36-44; 11: 40-47; 12: 41-46.

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

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

Комарова Т.А., Ухваткина О.Н., Трофимова А.Д. (2010) Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. Et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня. Бюллетень Ботанич. сада-института ДВО РАН 5: 81–92.

Комарова Т.А., Ухваткина О.Н., Трофимова А.Д., Ким У-Сан. (2010) Онтоморфогенез пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня. Бюллетень Ботанич. сада-института ДВО РАН 5: 93–101.

Лесной комплекс Дальнего Востока России: аналитический обзор (2005) Ред. А.С. Шейнгауз, Хабаровск, Владивосток: ДВО РАН, 160 с.

Леса Дальнего Востока. (1969). М.: Лесная промышленность, 289 с.

Моисеенко С.Н. (1963) Возобновление кедра корейского под пологом леса. Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск. 5: 214–223.

Николаева С.А., Савчук Д.А. (2009) Комплексный подход и методика реконструкции роста и развития деревьев и лесных сообществ. Вестник Томского государственного университета. Серия Биология 2 (6): 111–125.

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.

Battles J.J., Fahey T.J. (1996) Spruce decline as a disturbance event in the subalpine forests of the northeastern United States. Can. J. For. Res. 26: 408–421.

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 Forest Science 66(2): 205.

Cilliers A.C., van Wyk J.H. (1938) A mathematical expression for the growth of trees in their dependence on time and density of stocking. Annals of the University of Stellenbosch. Section A 16(2): 1–36.

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.

Fajardo A., Gonzalez M.E. (2009) Replacement patterns and species coexistence in an Andean *Araucaria-Nothofagus* forest. Journal of Vegetation Science 20: 1176–1190.

Lloyd S. (1957) Least square quantization in PCM's. Bell Telephone Laboratories Paper. 354 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.

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

Steinhaus H. (1956) Sur la division des corps materiels en parties. Bull. Acad. Polon. Sci., Cl. III(IV): 801–804.

Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. (2009) A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science* 21(1): 31–42.

## **Impact of Partial Releases in Mixed Korean Pine-Broadleaved Stands on the Natural Regeneration Processes**

**Olga N. Ukhvatkina, Alexander M. Omelko,  
Pavel V. Krestov and Alexander A. Zmerenetsky**  
*Institute of Biology & Soil Science FEB RAS  
159 100-let Vladivostoku St., Vladivostok, 690022 Russia*

---

*Using dendrochronological analysis we restored disturbance history of mixed Korean pine-broadleaved stands in the South and Middle Sikhote-Alin mountain range on two permanent sample plots. Results of the analysis showed that partial releases occurred in stands history simultaneously on both plots, with intervals of about 40 years, and growth release revealed for trees in all layers. The periodical enhance in environmental conditions leads to stepped development of trees, i.e. periods of fast growth alternate with long suppressions.*

*Keywords: conifer-broadleaved forests, partial stand disturbance, forest regeneration, dendrochronology, Sikhote-Alin mountain range.*

---