

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

*Раст. ресурсы. 2017. 53(1): 70—87*

### ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *PICEA AJANENSIS* (PINACEAE) В КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

© *О. Н. Ухваткина*<sup>1, \*</sup>, \*\* *А. М. Омелько*,\*, \*\* *А. А. Жмеренцкий*,\*  
*Т. Я. Петренко*\*\*\*

\* Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

\*\* Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

\*\*\* Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, Россия

<sup>1</sup> E-mail: ukhvatkina@gmail.com

Проведен анализ структуры и описан процесс формирования популяционной мозаики *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в кедрово-широколиственном лесу на юге российского Дальнего Востока, горная система Сихотэ-Алинь. Исследование выполнено на двух постоянных пробных площадях (1.5 и 10.5 га), созданных на территории Верхнеуссурийского стационара БПИ ДВО РАН в коренном девственном древостое. Одна из постоянных пробных площадей (10.5 га) создана специально для изучения популяционных мозаик древесных видов и охватывает территорию, необходимую для описания популяций видов-доминантов. Показано, что преобразование структуры мозаик, образованных растениями в разных возрастных состояниях, идет по пути от группового размещения (имматурные растения) к практически случайному (генеративные растения). Мозаика взрослых экземпляров закладывается при их переходе из имматурного в виргинильное онтогенетическое состояние. С отмиранием экземпляров *P. ajanensis*, находящихся в генеративном онтогенетическом состоянии, в древостое связано формирование больших и расширяющихся окон в пологе. В целом групповое размещение на разных этапах связано с неоднородностью условий среды и обуславливается характером локальной истории нарушений древостоя — распределенным по времени и площади процессом образования световых окон.

**Ключевые слова:** *Picea ajanensis*, пространственная структура, популяционная мозаика, кедрово-широколиственный лес, Дальний Восток.

Одной из важных задач экологии является изучение процессов и механизмов, которые контролируют пространственное распространение, численность и сосуществование видов [1, 2]. Популяционные мозаики видов, состоящие из особей разных возрастных состояний, формируются этими процессами, отражая тенденции взаимодействия популяций растений с факторами окружающей среды в пространстве и времени [3, 4]. Поэтому большое значение имеет анализ структуры таких мозаик в растительных сообществах с разным видо-

вым богатством, а также выявление факторов, обуславливающих их формирование и динамику.

Объектом настоящей работы являются смешанные леса с сосной корейской *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. Ареал этих лесов охватывает юг российского Дальнего Востока, Северо-Восточную территорию Китая, Корейский п-ов и часть островов Японии. Древостой кедрово-широколиственного леса образован относительно большим числом видов деревьев (до 30 и более на площади 1.5—2 га), при этом каждый из них характеризуется уникальной жизненной стратегией. Различия в жизненных стратегиях приводят к разнообразию структур популяционных мозаик и проявляются в особенностях процессов их формирования и динамики. Особое значение имеет наличие сохранившихся малонарушенных древостоев на территории горной системы Сихотэ-Алинь. Такие смешанные древостои являются одними из последних девственных лесов в умеренном поясе северного полушария [5]. В связи с этим на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного в южной части Сихотэ-Алиня, была создана серия пробных площадей в девственном кедрово-широколиственном лесу, не испытывавшем прямого влияния хозяйственной деятельности человека за последние 1000—1200 лет [6, 7]. Одна из таких пробных площадей имеет размер 10.5 га, что позволяет охватить размеры ценопопуляций основных видов-доминантов кедрово-широколиственных лесов и изучать их структуру [8].

Как правило, в процессе анализа структуры древесные растения подразделяются на несколько условных групп по их высоте или диаметру [4, 9]. Эти группы обычно одинаковы для всех видов, что не позволяет учитывать особенности их возрастного развития и не дает возможности выявить связи формирования популяции с событиями в древостое. Более точные результаты может дать подразделение общей популяционной мозаики на отдельные мозаики растений, находящихся на одном этапе возрастного развития. Полученный таким образом набор мозаик можно рассматривать как своеобразный временной ряд, показывающий, как происходят изменения популяционной мозаики по времени.

Ель аянская *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. является одним из доминирующих видов древостоев кедрово-широколиственных лесов [4, 9—13]. Некоторые аспекты структуры мозаик, образуемых растениями этого вида, рассматривались наряду с другими видами в нескольких работах [12—14]. Однако к настоящему времени процессы формирования популяционных мозаик древесных видов кедрово-широколиственных лесов, в том числе *P. ajanensis*, а также действующие на них факторы не описаны.

Цель настоящей работы — описание структуры и процесса формирования мозаики *Picea ajanensis* в кедрово-широколиственном лесу на юге российского Дальнего Востока (горная система Сихотэ-Алинь).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в южной части горного хребта Сихотэ-Алинь на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН (4400 га, N 44°01'35.3'', E 134°12'59.8''). Для данной местности характерен муссонный климат с относительно длинной и холодной зимой и теплым, дождливым летом. Среднегодовая температура воздуха здесь составляет 0.9 °С, среднегодовое количество осадков около 800 мм [15]. Преобладают смешанные кедрово-широколиственные леса, образующие высотный пояс до

800 м над ур. моря [10]. Доминирующими древесными видами являются *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Betula costata* (Trautv.) Regel, *P. ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* Rupr.

Работа основана на данных, полученных на двух постоянных пробных площадях (ППП). Пробная площадь 71-2010 (1.5 га, 150 × 100 м) расположена в средней части склона (уклон 22°) западной экспозиции, на высоте около 750 м над ур. моря. Пробная площадь 72-2013 (10.5 га, 300 × 350 м) находится на расстоянии около 200 м от предыдущей, расположена в верхней части склонов западной, юго-западной и северо-западной экспозиций, уклон варьирует от 10 до 25°. Обе пробные площади заложены в позднесукцессионных древостоях, относящихся к центральному типу кедрово-широколиственных лесов на верхней границе распространения сосны корейской [10].

Для того чтобы изучить структуру популяционных мозаик древесных видов, в течение полевых сезонов 2010—2015 гг. были проведены ревизии пробных площадей. На ППП 71-2010 учитывали древесные растения следующих возрастных состояний: особи, находящиеся в имматурном (три фазы), виргинильном (три фазы), генеративном (молодом, средневозрастном и старовозрастном генеративном) онтогенетических состояниях. На ППП 72-2013 учитывали все растения, начиная с виргинильного возрастного состояния. Каждое растение имело бирку и было отмечено на схеме пробной площади (были определены относительные координаты). Возрастное состояние растений определяли с использованием общих признаков, описанных в работах Т. А. Комаровой с соавторами [16, 17] и О. В. Смирновой с соавторами [18]. Для растений на ППП 71-2010 также были зарисованы проекции крон, которые затем использовали для вычисления их среднего радиуса.

Обычно при исследовании структуры мозаик, образуемых растениями (в том числе древесными), используется функция парной корреляции  $g(r)$  [19]. Однако было установлено [20], что использование одной статистической функции позволяет охарактеризовать структуру только в том случае, когда она близка к однородной. В случае явной неоднородности мозаики для описания ее структуры требуется 3—4 статистические функции. Поэтому в данной работе использовали: а) функцию парной корреляции  $g(r)$ , б) функцию  $K2(r)$ , в) функцию сферического контакта  $H_s(r)$ , г) распределение расстояний до  $k$ -го соседа  $D_k(r)$  [21]. При использовании этих функций строится усредненная эмпирическая кривая и кривая на основе нуль-модели (предполагающей отсутствие связей между точками). Если эмпирическая кривая функции отклоняется от нуль-модели и выходит за пределы имитационных интервалов, определяемых с использованием метода Монте-Карло, то эффект считается статистически значимым [21].

Функция парной корреляции показывает относительную плотность точек на дистанции  $r$  от «средней» (типичной) точки мозаики. Если эмпирическая кривая функции расположена выше кривой, полученной с использованием нуль-модели при данном значении  $r$ , то это означает агрегированное расположение точек на дистанции  $r$ . Наоборот, расположение эмпирической кривой ниже кривой, полученной с использованием нуль-модели, означает разреженное расположение точек на дистанции  $r$ .

Функция  $K2(r)$  показывает изменение относительной плотности точек на дистанции  $r$  от типичной точки. Если эмпирическая кривая расположена ниже кривой, полученной с использованием нуль-модели при данном значении  $r$ , то это означает агрегированное расположение точек до дистанции  $r$ . Расположение эмпирической кривой выше кривой нуль-модели говорит о разреженном расположении точек до дистанции  $r$ . Дистанции, на которых выявляется агре-

гированное расположение с использованием функций  $g(r)$  и  $K2(r)$  можно трактовать как средние радиусы групп точек. Важное отличие между этими функциями заключается в следующем. Функция  $g(r)$  позволяет проанализировать структуру точечной мозаики в том случае, когда густота точек в пределах анализируемой области относительно равномерна. Если это не так, например точки случайно расположены только в пределах одного округлого скопления, занимающего часть всей анализируемой области, то функция  $g(r)$  может выявить размер этого скопления, не давая информации о его внутренней структуре. В той же ситуации функция  $K2(r)$  покажет, что точки внутри этого скопления расположены случайно, но не даст информации о его размерах. Поэтому комбинированное использование этих двух функций позволяет получить более детальную информацию о структуре точечных мозаик.

Кумулятивная функция  $H_s(r)$  показывает вероятность обнаружения первой точки в пределах дистанции  $r$  от произвольного места. Таким образом, с ее помощью можно характеризовать размеры пустых пространств, не занятых растениями. Набор кумулятивных функций  $D_k(r)$  при выбранных значениях  $k$  показывают вероятность обнаружения  $k$ -го соседа в пределах дистанции  $r$  от фокальной точки. Часто используется функция  $D_1(r)$ , которая показывает вероятность обнаружения первой соседней точки. Помимо этого, когда с использованием функции  $K2(r)$  или функции парной корреляции получен средний радиус группы точек, то набор функций  $D_k(r)$  может быть использован для определения среднего числа точек, образующих группу. Для этого нужно определить, сколько соседних точек может быть обнаружено в пределах полученного радиуса  $r$ .

Данные ППП 71-2010 (1.5 га) были использованы для анализа структуры мозаики растений в имматурном онтогенетическом состоянии, данные ППП 72-2013 (10.5 га) использованы для анализа структуры мозаик виргинильных, молодых генеративных и генеративных растений. В процессе анализа растения в отдельных возрастных состояниях были объединены в условные группы: растения, находящиеся в имматурном ( $im_1, im_2, im_3$ ), виргинильном ( $v_1, v_2$ ), молодом генеративном ( $v_3, g_1$ ), а также средне- и старовозрастном генеративном ( $g_2, g_3$ ) онтогенетических состояниях. Такое объединение было выполнено потому, что растения в некоторых возрастных состояниях, особенно  $v_3$  и  $g_1$ , слишком малочисленны для анализа, который требует наличия не менее 50—70 растений [21]. Виргинильные растения третьей фазы были объединены с молодыми генеративными, поскольку они находятся в переходном состоянии, которое зависит не от их физиологического развития, а от условий среды [18]. С использованием перечисленных выше статистических функций исследовали структуру расположения растений в каждой группе (одномерный анализ), а также сравнивали расположение растений в средне- и старовозрастном генеративном онтогенетическом состоянии с растениями в имматурном и виргинильном состояниях (двумерный анализ). Анализ выполняли с использованием программы Programita [22]. Для одномерного анализа использовали нуль-модель CSR (complete spatial randomness), т. е. предположение, что растения должны быть расположены случайно. Для двумерного анализа использовали нуль-модель «independence» (независимость), т. е. предположение, что растения одной мозаики расположены независимо от растений другой мозаики. При этом принимали во внимание, что одна мозаика (генеративные растения) образовалась значительно раньше, чем другая (имматурные или виргинильные растения). Имитационные пределы были построены на основе 199 имитаций исходных мозаик. С использованием функции  $D_k(r)$  были найдены вероятности обнаружения 1, 2, 4, 6, 8, 12, 16, 20 и 25-го соседнего растения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Численность экземпляров *P. ajanensis*, находящихся в иматурном онтогенетическом состоянии, составляет 775 экз./га. Они расположены главным образом группами по всей пробной площади (рис. 1, А). Поэтому эмпирическая кривая функции парной корреляции  $g(r)$  находится выше верхнего имитационного интервала (так называемая «виртуальная агрегация» [22]) на всей дистанции анализа (рис. 2, А). Функция  $K2(r)$  выявляет агрегированное расположение на двух пространственных масштабах: присутствуют группы со средним радиусом около 7.5 м, образованные более чем 26-ю растениями, и группы с радиусом около 14.5 м, также образованные более чем 26-ю растениями. Расстояния между соседними растениями относительно небольшие: функция  $D_1(r)$  показывает, что у 50 % особей ближайшая соседняя расположена на дистанции до одного метра; одиночные особи расположены на дистанции до 5.8 м от ближайших соседних. Функция  $H_s(r)$  выявляет небольшие пустые пространства между растениями, максимальный радиус которых составляет 8.2 м. Учитывая средний радиус крон растений (0.6 м) и расстояния между ними, можно заключить, что около половины из них контактируют кронами друг с другом.

Экземпляры *P. ajanensis* в виргинильном онтогенетическом состоянии визуально расположены значительно более однородно, чем таковые в иматурном состоянии (рис. 1, Б), и их численность значительно меньше (44.6 экз./га). Но функция парной корреляции, как и в случае с иматурными растениями, расположена выше верхнего имитационного интервала и выявляет большие группы со средним радиусом около 21.5 м (рис. 2, Б). Функция  $K2(r)$ , наоборот, показывает, что эти группы — следствие неравномерной густоты растений (так называемые эффекты первого порядка), но есть небольшие группы с радиусом около 5.5 м, образованные 3-мя растениями, и группы с радиусом около 14.5 м, образованные 9-ю растениями.

Расстояния между соседними растениями значительно увеличиваются. У половины из них ближайшее соседнее растение расположено в пределах 6 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 12 м от ближайших соседних. Также значительно увеличиваются пустые, не занятые растениями пространства, их максимальный радиус составляет до 26 м. При этом радиус кроны увеличивается не так быстро (1.4 м), поэтому только немногие деревья могут соприкоснуться кронами.

Число экземпляров в виргинильном онтогенетическом состоянии нормальной жизненности приблизительно в 6 раз меньше, чем число всех растений этого возрастного состояния (рис. 1, Б; рис. 2, Б). Функция парной корреляции  $g(r)$  выявляет агрегацию на трех пространственных масштабах — группы со средним радиусом 4.5, 14.5 и 23.5 м. Функция  $K2(r)$  выявляет группы приблизительно тех же радиусов, но при этом лишь немного выходит за пределы имитационных интервалов. При таких радиусах эти группы образованы 2—3-мя, редко 5-ю растениями. Значительно увеличиваются расстояния между соседними деревьями:  $D_1(r)$  показывает, что ближайшее соседнее растение у 50 % деревьев находится на расстоянии 16.1 м, 100 % особей имеют соседа на расстоянии более 45 м. Также значительно увеличиваются размеры пустых пространств между растениями нормальной жизненности, составляя более 45 м.

*P. ajanensis* в молодом генеративном онтогенетическом состоянии несколько более многочисленны по сравнению с экземплярами, находящимися в виргинильном состоянии (60.9 экз./га), но визуально их мозаика остается

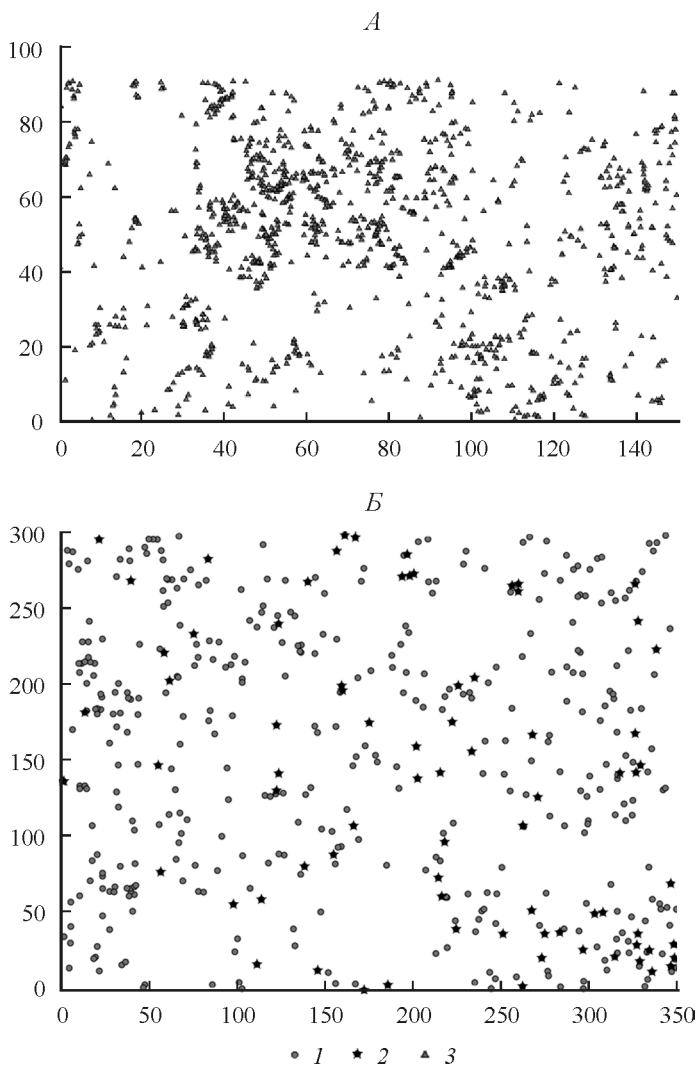


Рис. 1. Расположение растений *Picea ajanensis* в пределах постоянных пробных площадей.

Группы растений: *A* — в имматурном онтогенетическом состоянии ( $im_1—im_3$ ), *B* — в виргинильном онтогенетическом состоянии ( $v_1, v_2$ ), *B* — в молодом генеративном онтогенетическом состоянии ( $v_3, g_1$ ), *Г* — в средне- и старовозрастном генеративном онтогенетических состояниях ( $g_2, g_3$ ). 1 — все деревья без разделения по жизненности, 2 — деревья нормальной жизненности, 3 — деревья пониженной и низкой жизненности. По горизонтали и по вертикали — относительные координаты растений.

Fig. 1. Spatial pattern of *Picea ajanensis* on the sample plots.

Plant groups: *A* — immature ( $im_1—im_3$ ), *B* — virginile ( $v_1, v_2$ ), *B* — young generative ( $v_3, g_1$ ), *Г* — middle-aged and old generative plants ( $g_2, g_3$ ). 1 — all plants, 2 — normal vitality plants, 3 — subnormal and low vitality plants.  $X$ -,  $y$ -axis — relative plants coordinates.

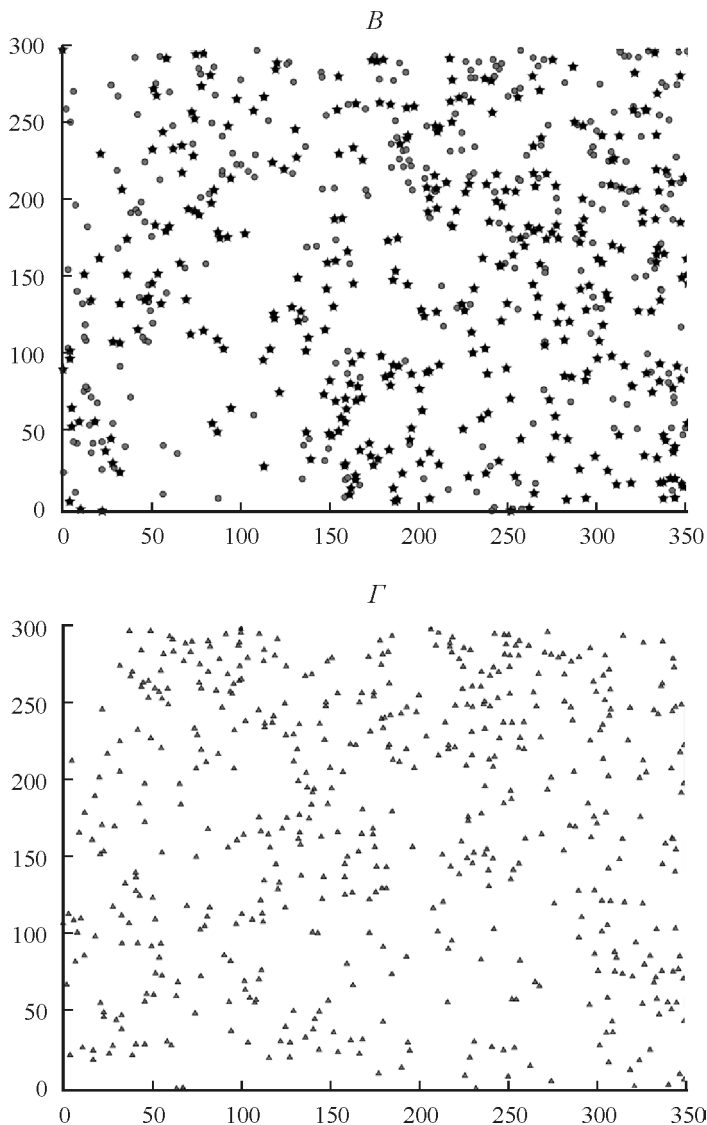


Рис. 1 (продолжение).

близкой случайной (рис. 1, *B*). Как и для виргинильных растений, функция парной корреляции  $g(r)$  показывает наличие групп, радиус которых составляет от 3.5 до 14.5 м (рис. 2, *Г*). Функция  $K2(r)$  дает сходные результаты: выявляется тенденция к разреженному расположению на дистанциях до 1.5 м, группы с радиусом около 7.5 м, образованные тремя растениями, и более крупные группы (33.5 м, более 26 растений; 38.5 м, много более 26 растений). Расстояния между соседними растениями несколько меньше, чем в виргинильном состоянии. У половины из них ближайшее соседнее растение находится в пределах 5.5 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 17 м от ближайших соседних. Уменьшаются и пустые пространства, не занятые растениями, их максимальный радиус составляет 21 м. Радиус кроны увеличивается не намного

(до 1.8 м), поэтому, как и в предыдущем состоянии, большинство деревьев не соприкасается кронами.

Число растений нормальной жизненности составляет примерно половину от общего числа молодых генеративных растений (рис. 1, *В*). Однако значимых отличий по сравнению со всей совокупностью молодых генеративных растений в структуре мозаики не отмечается (рис. 2, *Д*). Только функция  $K2(r)$  теперь практически не выявляет агрегированного расположения растений. Расстояния между соседними растениями возрастают — у 50 % растений ближайшее соседнее находится на расстоянии до 7.3 м, все растения имеют соседей на расстоянии до 23.5 м. Размеры пустых пространств также увеличиваются, составляя более 27 м.

Группа растений, находящихся в средне- и старовозрастном генеративном онтогенетическом состоянии, немногочисленна (43.4 и 7.3 экз./га соответственно); растения визуально расположены скорее случайно или крупными группами (рис. 1, *Г*; рис. 2, *Г*). Анализ структуры их мозаики с использованием функции парной корреляции выявляет агрегацию на нескольких пространственных масштабах — от 3.5 до 31.5 м (рис. 2, *Д*), подтверждая наличие крупных групп и дополнительно указывая на наличие групп относительно небольшого размера. Однако функция  $K2(r)$  показывает, что расположение растений в целом случайно, хотя присутствуют немногочисленные группы с радиусом 4.5 (2, редко 3 растения) и 12.5 м (5 растений). Следовательно, агрегация, обнаруживаемая с использованием функции парной корреляции, обусловлена главным образом неравномерной густотой растений. Расстояния между соседними растениями по сравнению с группой молодых генеративных растений не меняются, у половины из них ближайшие соседние растения расположены в пределах 6.5 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 19 м от ближайших соседних. Размер пустых, не занятых растениями пространств уменьшается, максимальный их радиус составляет 19 м. Сравнение радиуса крон (2.4 м) и расстояния между соседними деревьями показывает, что некоторая их часть (меньше половины) находится на близком расстоянии друг от друга и некоторые из них могут соприкасаться кронами.



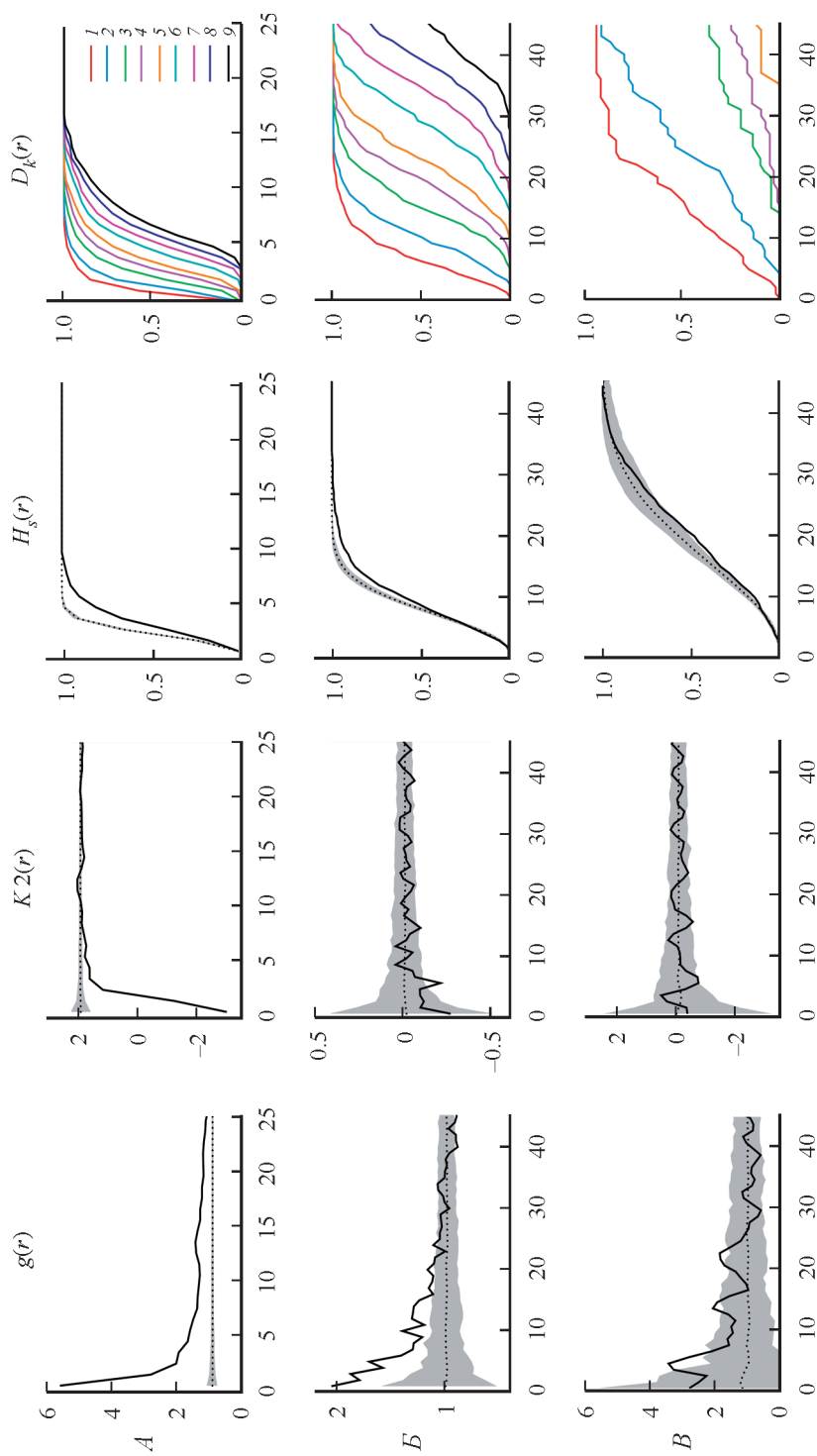
Рис. 2. Характеристика структуры мозаик растений *Picea ajanensis* с использованием четырех статистических функций.

*A* — имматурные растения ( $im_1—im_3$ ), *Б* — виргинильные растения ( $v_1, v_2$ ), *В* — виргинильные растения нормальной жизненности, *Г* — молодые генеративные растения ( $v_3, g_1$ ), *Д* — молодые генеративные растения нормальной жизненности, *Е* — средне- и старовозрастные генеративные растения ( $g_2, g_3$ );  $n$  — число растений в мозаике. Сплошная линия — эмпирическая кривая, пунктирная линия — ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле — имитационные пределы (нуль-модель CSR). По горизонтали — расстояние, для которого вычислена функция, м; по вертикали — значения функций парной корреляции  $g(r)$ , функции  $K2(r)$ , функции сферического контакта  $H_s(r)$ , функции распределения расстояний до  $k$ -го соседа  $D_k(r)$ : 1 —  $D_1(r)$ , 2 —  $D_2(r)$ , 3 —  $D_4(r)$ , 4 —  $D_6(r)$ , 5 —  $D_8(r)$ , 6 —  $D_{12}(r)$ , 7 —  $D_{16}(r)$ , 8 —  $D_{20}(r)$ , 9 —  $D_{25}(r)$ .

Fig. 2. Characteristic of mosaic structure of *Picea ajanensis*.

*A* — immature plants ( $im_1—im_3$ ), *Б* — virgin plants ( $v_1, v_2$ ), *В* — virgin plants of normal vitality, *Г* — young generative plants ( $v_3, g_1$ ), *Д* — young generative plants of normal vitality, *Е* — middle-aged and old generative plants ( $g_2, g_3$ );  $n$  — number of plants. Solid line — observed curve, dashed line — expected value under null-model, gray area — simulation limits (null-model CSR). *X*-axis — distance, m; *y*-axis — pair-correlation function  $g(r)$ ,  $K2(r)$ -function, spherical contact distribution function  $H_s(r)$ , distribution of distances to the  $k$ -th neighbor  $D_k(r)$ : 1 —  $D_1(r)$ , 2 —  $D_2(r)$ , 3 —  $D_4(r)$ , 4 —  $D_6(r)$ , 5 —  $D_8(r)$ , 6 —  $D_{12}(r)$ , 7 —  $D_{16}(r)$ , 8 —  $D_{20}(r)$ , 9 —  $D_{25}(r)$ .





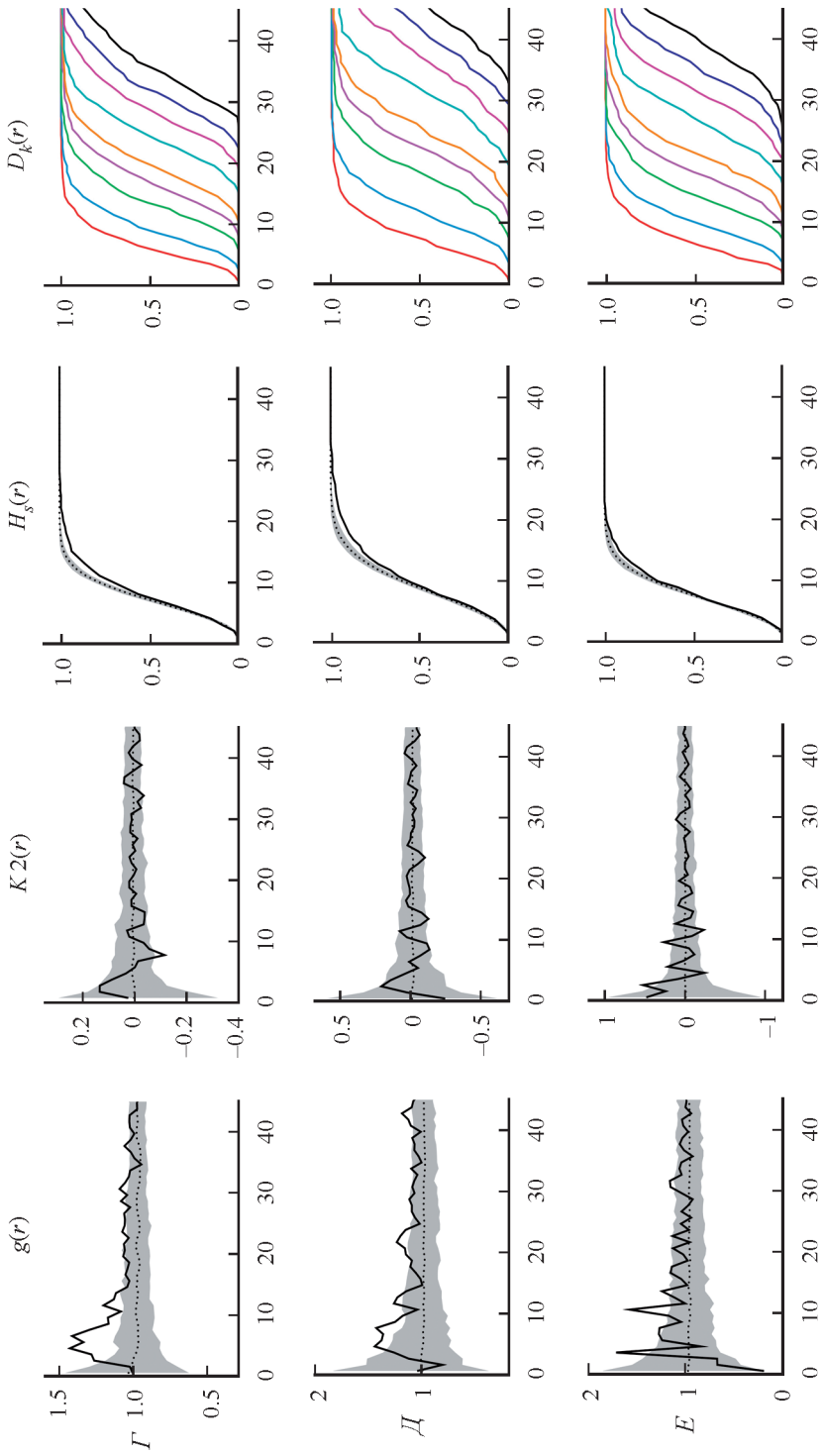


Рис. 2.

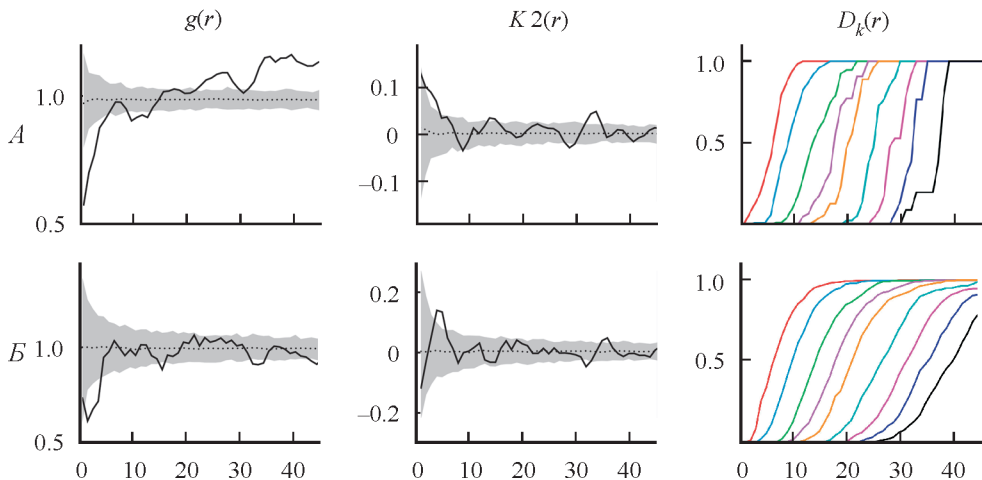


Рис. 3. Связь мозаик средне- и старовозрастных генеративных растений *Picea ajanensis* с мозаиками имматурных (А) и виргинильных (Б) растений.

Сплошная линия — эмпирическая кривая, пунктирная линия — ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле — имитационные пределы (нуль-модель «independence»). По горизонтали — расстояние, для которого вычислена функция,  $m$ ; по вертикали — значения функций парной корреляции  $g(r)$ , функции  $K2(r)$ , функции распределения расстояний до  $k$ -го соседа  $D_k(r)$ .

Fig. 3. Relation of middle-aged and old generative plants mosaics with *Picea ajanensis* immature (A) and virginian (B) mosaics.

Solid line — observed curve, dashed line — expected value under null-model, gray area — simulation limits (null-model «independence»). X-axis — distance,  $m$ ; y-axis — pair-correlation function  $g(r)$ ,  $K2(r)$ -function, distribution of distances to the  $k$ -th neighbor  $D_k(r)$ .

При сопоставлении структуры мозаик *P. ajanensis* в средне- и старовозрастном генеративном онтогенетическом состоянии и растений в имматурном состоянии функция парной корреляции показывает сегрегацию на дистанциях от 0.5 до 4.5 м и «притягивание» на дистанциях от 22.5 м и более (рис. 3, А). При этом функция  $K2(r)$  показывает отталкивание на дистанциях 1.5—5.5 м и затем на дистанциях 31.5—34.5 м. Функция  $D_1(r)$  показывает, что для половины *P. ajanensis* в генеративном состоянии ближайший экземпляр в имматурном состоянии находится в пределах 2.7 м (т. е. многие имматурные особи *P. ajanensis* располагаются под кронами генеративных особей). В некоторых случаях дистанция между экземплярами в генеративном и имматурном состоянии составляет до 8.6 м.

При сопоставлении структуры мозаик *P. ajanensis* в средне- и старовозрастном генеративном и в виргинильном онтогенетических состояниях функция парной корреляции показывает сегрегацию генеративных и виргинильных растений на дистанциях от 1.5 до 3.5 м (рис. 3, Б). На больших дистанциях функция показывает независимое расположение растений. Для половины особей в генеративном онтогенетическом состоянии ближайший экземпляр в виргинильном состоянии находится в пределах 7.9 м; в некоторых случаях это расстояние увеличивается до 25.7 м.

Семена *P. ajanensis* распространяются с помощью ветра [11, 23] на расстояние до 100 м от материнских деревьев [23]. При однородном расположении взрослых деревьев, когда на одном гектаре в среднем около 50 экз. плодонося-

щих особей, происходит равномерное покрытие поверхности семенным материалом. Это приводит к тому, что на формирование популяционной мозаики не может действовать фактор ограниченного распространения семян, указываемый, в частности, для тропических древесных видов [2]. В тоже время семена теряют всхожесть уже к началу второго вегетационного периода [23], а их прорастание напрямую связано с наличием полуразложившегося валежа или участков земли без подстилки [17, 23, 24], что приводит к неоднородности мозаики растений в имматурном онтогенетическом состоянии. По нашим наблюдениям, чаще всего прорастание растений происходит на пнях и валеже самой *P. ajanensis*, а также *B. costata* и старом валеже *P. koraiensis*. Именно связью с валежом объясняется то, что имматурные растения расположены небольшими группами по всей пробной площади. Наличие групп больших размеров, по всей видимости, обусловлено историей естественных нарушений древостоя (образованием окон в пологе древостоя в результате выпадения отдельных или нескольких деревьев [6, 7] и способностью растений *P. ajanensis* выдерживать длительное угнетение. Размер окон при ветровалах в кедрово-широколиственных лесах обычно не превышает 200—250 м<sup>2</sup> [25]. Группы больших радиусов (около 14.5 м) появляются как следствие образования нескольких смежных окон, причем эти окна не обязательно должны появляться одновременно. Способность *P. ajanensis* выдерживать длительное угнетение приводит к образованию разновозрастных групп (от 7 до 110 лет [7]) и накоплению растений (775 экз./га) часто пониженной и низкой жизнеспособности (около 90 % от числа всех имматурных особей).

Поскольку растения в имматурном онтогенетическом состоянии соприкасаются кронами, то при переходе в виргинильное состояние между ними должна возникать достаточно сильная конкуренция за свет. Анализ показывает, что мозаика виргинильных растений представляет собой довольно необычное образование. Она сформирована группами растений разной жизнеспособности. Средний радиус групп составляет 5.5 (по 3 экз.) и 14.5 м (по 9 экз.), при этом часто встречаются большие пространства, где *P. ajanensis* в виргинильном онтогенетическом состоянии не встречается. В то же время в мозаике присутствуют немногочисленные растения нормальной жизнеспособности, расположенные небольшими группами по 2—3 растения или одиночно на расстоянии до 45 м и более друг от друга (рис. 1, Б). Анализ мозаики виргинильных растений без учета жизнеспособности показывает, что они образуют большие группы, которые по результатам сравнения функции парной корреляции и функции  $K_2(r)$  обусловлены эффектами первого порядка — неравномерной плотностью расположения растений по площади. Учитывая то, что растения *P. ajanensis* способны длительно переносить угнетение и возраст виргинильных особей, согласно имеющимся данным [7], достигает иногда 300 лет, можно заключить, что эти группы имеют длительный период формирования. Судя по всему, переход небольших групп *P. ajanensis* в имматурном онтогенетическом состоянии на валеже в виргинильное состояние сопровождается большим изреживанием, когда из групп в 26 и более особей на том же пространстве остается около 3—9 растений, причем нормальную жизнеспособность имеет лишь 1/6 часть. Эти особи уже не соприкасаются друг с другом кронами, значит внутривидовая конкуренция за свет практически отсутствует, но растения могут конкурировать за свет с другими видами. По-видимому, для *P. ajanensis* наиболее сложным периодом в жизненном цикле является переход из имматурного в виргинильное состояние, а не из виргинильного в генеративное, что характерно для других видов-доминантов кедрово-широколиственных лесов [6, 7]. Именно с начала виргинильного возрастного состояния начинается закладка мозаики *P. ajanensis*.

Число генеративных растений превышает число виргинильных растений, что свидетельствует о накоплении растений преимущественно в средневозрастном генеративном состоянии. В молодом генеративном состоянии растения нормальной жизненности образуют более отчетливые группы, но с течением времени отдельные группы пересекаются и накладываются друг на друга, образуя сложную картину. Это происходит потому, что в составе древостоя присутствуют виды с различными жизненными стратегиями, в частности имеющие различную скорость роста и общую продолжительность жизни. Поэтому может происходить как расширение, так и слияние окон, и, что очень важно, процессы их зарастания становятся очень разнообразными.

Именно этим можно объяснить сокращение незанятых пространств с 21 м для виргинильных растений до 13 м для молодых генеративных растений. Интересно, что число растений с нормальной жизненностью в молодом генеративном состоянии значительно выше, чем в виргинильном. Вероятно, растения, имевшие пониженную жизненность в виргинильном возрастном состоянии, способны переходить в генеративное состояние, но затем все же отмирают из-за гнили, тогда как число растений нормальной жизненности остается неизменным и постепенно накапливается (число отмерших растений  $v_3 - g_1$  составляет значительную часть сухостоя). Разреженное расположение растений на дистанциях 1.5—2.5 м («отталкивание») можно объяснить изреживанием, связанным с увеличением размеров кроны.

У средне- и старовозрастных генеративных растений также выявляются группы, которые являются следствием неравномерной густоты растений. В данном случае на размеры групп влияют два фактора: с одной стороны, история естественных нарушений, а с другой — корреляция с факторами, обусловленными рельефом участка. Второе обстоятельство связано с тем, что пробная площадь расположена в пределах высотной границы, на которой кедрово-широколиственные леса постепенно сменяются темнохвойными [10]. Поэтому большинство растений все же тяготеет к верхней части пробной площади и к северным склонам.

Анализ показывает, что многие генеративные растения (чуть меньше половины) находятся близко друг к другу или даже соприкасаются кронами. Поскольку *P. ajanensis* имеет большую, плотную крону, то под такими группами будет формироваться особый микроклимат. Далее, когда одно дерево вывалится или усохнет, для остальных деревьев условия резко ухудшатся, и они тоже начнут погибать. Примеры таких процессов есть на нашей пробной площади [6, 7]. Таким образом, эта особенность вида является причиной образования крупных и расширяющихся окон в древостое.

Старовозрастные деревья *P. ajanensis* встречаются единично. Максимальный возраст растений составляет 317 лет [7]. Это объясняется тем, что к концу средневозрастного состояния процессы отмирания начинают преобладать над процессами роста, аналогичные изменения происходят и в корневой системе. При этом растения отличаются малой мощностью корневой системы, имеющей глубину всего 20—50 см [17], большой высотой и парусностью. Поэтому сильные ветра, характерные для весеннего и осеннего периодов, часто вызывают вывал деревьев *P. ajanensis* уже в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии. Способствует этому также хрупкость древесины [11] и значительное (более 60 % от общего числа деревьев) поражение сердцевинной гнилью [6, 7].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что преобразование структуры мозаики аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. при прохождении ими возрастных состояний идет по пути от группового размещения в имма-турном состоянии к близкому к случайному в генеративном. При этом образование групп иматурных растений связано с субстратом, а размещение виргинильных и молодых генеративных растений формируется в результате преобразования мозаики иматурных растений под действием локальной истории нарушений древостоя. Мозаика генеративных растений складывается в течение длительного времени в процессе перехода виргинильных растений в генеративное состояние. Таким образом, основным фактором, обуславливающим образование групп растений и в целом процесс формирования мозаики *P. ajanensis* в масштабах в несколько гектаров, является локальная история нарушений древостоя (распределенный по времени процесс образования окон). Если рассматривать этот процесс в течение нескольких столетий, то появление условий, необходимых для роста и развития растений, главным из которых является свет (т. е. наличие окон в пологе), представляется скорее стохастическим процессом. Поэтому размещение генеративных растений практически случайно.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Грант № 15-04-02185).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ricklefs R. E. 1990. Ecology. Heidelberg. 896 p.
2. Hubbel S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton. 390 p.
3. Whittaker R. H., Levin S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. Theoretical population biology. 12: 117—139.
4. Hao Z., Zhang J., Song B., Ye J., Li B. 2007. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. For. Ecol. Manag. 252: 1—11.
5. Krestov P. V. 2003. Forest vegetation for Easternmost Russia (Russian Far East). For. Veg. Northeast Asia. Dordrecht. P. 93—180.
6. Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А., Гусев В. С. 2015. Режим естественных нарушений как фактор, определяющий формирование древостоя кедрово-широколиственного леса юга российского Дальнего Востока. Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 8(4): 441—458.
7. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. 2016. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. For. Ecol. Manag. 360: 221—234.
8. Ухваткина О. Н., Омелько А. М. 2013. Оценка сукцессионного состояния древостоев хвойно-широколиственных лесов юга российского Дальнего Востока на основе популяционно-демографического подхода. Фунд. исслед. 11(5): 948—953.
9. Liu Y. Y., Jin G. Z. 2012. Spatial distribution patterns and dynamics of four dominant tree species in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest. In: Ma K. P., editor. Advances in biodiversity conservation and research in China IX. China. P. 278—296.

10. Колесников Б. П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. ДВФ АН СССР. Сер. Ботаническая. 2(4). М.; Л. 264 с.
11. Усенко Н. В. 1968. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск. 416 с.
12. 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. *J. Veg. Sci.* 10: 439—448.
13. Zhang Y., Drobyshev I., Gao L., Zhao X., Bergeron Y. 2014. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North-Eastern China. *Dendrochronologia.* 32: 21—31.
14. Liu Y., Li F., Jin G. 2014. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest. *J. Plant Interact.* 9(1): 745—753.
15. Кожевникова Н. К. 2009. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна. *Сиб. экол. журн.* 16(5): 693—703.
16. Комарова Т. А., Трофимова А. Д. 2010. Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине. *Раст. ресурсы.* 46(4): 1—15.
17. Ухваткина О. Н., Комарова Т. А., Трофимова А. Д. 2010. Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carq. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. *Вест. Московск. гос. ун-та леса — Лесной вестник.* 3: 169—173.
18. Смирнова О. В., Бобровский М. В. 2001. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного покрова. *Экология.* 32(3): 177—181.
19. Ripley B. D. 1981. *Spatial Statistics.* N. Y. 272 p.
20. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. 2013. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. *Ecography.* 36: 92—103.
21. Illian J. B., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. 2008. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns.* Chichester. 536 p.
22. Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos.* 104: 209—229.
23. Комарова Т. А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (Леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 222 с.
24. Алексеев В. И. 1978. Возобновление ели на вырубках. М. 130 с.
25. Zhao X. H., Zhang C. Y., Zheng J. M. 2006. Correlations between canopy gaps and species diversity in broadleaved and Korean pine mixed forests. *Frontiers of Forestry in China.* 4: 372—378.

Поступило 14 VIII 2016

FORMATION OF THE SPATIAL PATTERN OF *PICEA AJANENSIS*  
(PINACEAE) POPULATION IN KOREAN PINE-BROADLEAVED FOREST  
IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© O. N. Ukhvatkina,<sup>1,\*,\*\*</sup> A. M. Omelko,<sup>\*,\*\*</sup> A. A. Zhmerenetsky,<sup>\*</sup>  
T. Ya. Petrenko<sup>\*\*\*</sup>

\* State Institute of Biology and Soil Sciences, Far Eastern branch  
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

\*\* Botanical Garden-Institute, Far Eastern branch of the Russian Academy  
of Sciences, Vladivostok, Russia

\*\*\* Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

<sup>1</sup> E-mail: ukhvatkina@gmail.com

SUMMARY

We studied structure and described *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. population mosaic formation process in Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range in the south of the Russian Far East. The study was performed on two permanent sample plots (1.5 ha and 10.5 ha) established in virgin forest on the territory of Verhneussurijsky Research Station of the Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS. One of the permanent sample plots (10.5 ha) was specifically designed for the study of population mosaics of tree species and covers an area required for the analysis of their structure. The population mosaic of the *P. ajanensis* was characterized for the first time. The mosaic was divided into sub-groups according to discrete description of the plants ontogeny. Four summary statistics developed for the study of point patterns was used for the analysis of population mosaic structure. It is shown that structure of mosaics formed by plants of different ages transforms from clustered distribution (immature plants) to an almost random (generative plants). Mosaic of adult plants is formed at the time of transition from immature to virginal age. Plant accumulation begins early in virginal age. Prolonged plants accumulation leads to the fact that certain groups overlap. Formation of large and expanding gaps in canopy is associated with the death of generative trees. Clustered distribution at various ages is related to heterogeneous environment and caused by history of local stand disturbance — spatial and temporal process of canopy gaps formation.

**Key words:** *Picea ajanensis*, spatial structure, population mosaic, Korean pine-broadleaved, the Russian Far East.

ACKNOWLEDGEMENT

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant № 15-04-02185).

REFERENCES

1. Ricklefs R. E. 1990. Ecology. Heidelberg. 896 p.
2. Hubbel S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton. 390 p.



3. Whittaker R. H., Levin S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical population biology*. 12: 117—139.
4. Hao Z., Zhang J., Song B., Ye J., Li B. 2007. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *For. Ecol. Manag.* 252: 1—11.
5. Krestov P. V. 2003. Forest vegetation for Easternmost Russia (Russian Far East). *For. Veg. Northeast Asia*. Dordrecht. P. 93—180.
6. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zmerenetsky A. A., Gusev V. S. 2015. Natural disturbance regime as a factor of Korean pine-broadleaved forest stand shaping in the South of Russian Far East. *Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Ser. Biologiya*. 8(4): 441—458. (In Russian)
7. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. 2016. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *For. Ecol. Manag.* 360: 221—234.
8. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. 2013. Evaluation of successional processes in conifer-broadleaved forests of the Russian Far East using a population-demographic approach. *Fundamentalniye issledovaniya*. 11(5): 948—953. (In Russian)
9. Liu Y. Y., Jin G. Z. 2012. Spatial distribution patterns and dynamics of four dominant tree species in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest. In: Ma K. P., editor. *Advances in biodiversity conservation and research in China IX*. China. P. 278—296.
10. Kolesnikov B. P. 1956. Kedrovye lesa Dalnego Vostoka [Korean pine forests in the Far East]. *Trudy of DVF AN SSSR. Ser. Botanicheskaya*. 2(4). Moscow; St. Petersburg. 264 p. (In Russian)
11. Usenko N. V. 1968. Dereviya, kustarniki i liany Dalnego Vostoka [Trees, shrubs and lianas of the Far East]. Khabarovsk. 416 p. (In Russian)
12. 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. *J. Veg. Sci.* 10: 439—448.
13. Zhang Y., Drobyshch I., Gao L., Zhao X., Bergeron Y. 2014. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North-Eastern China. *Dendrochronologia*. 32: 21—31.
14. Liu Y., Li F., Jin G. 2014. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest. *J. Plant Interact.* 9 (1): 745—753.
15. Kozhevnikova N. K. 2009. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of small forest basin. *Sibiskiy ekologicheskiy zhurnal*. 16(5): 693—703. (In Russian)
16. Komarova T. A., Trofimova A. D. 2010. Stages of *Pinus koraiensis* (Pinaceae) ontogenesis in Southern Sikhote-Alin mountains. *Rastitelniye resursy*. 46(4): 1—15. (In Russian)
17. Ukhvatkina O. N., Komarova T. A., Trofimova A. D. 2010. The features of ontogenesis *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. in the middle part of Southern Sikhote-Alin mountains. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa — Lesnoy vestnik*. 3: 169—173. (In Russian)
18. Smirnova O. V., Bobrovskiy M. V. 2001. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. *Rus. J. Ecol.* 32(3): 159—163.
19. Ripley B. D. 1981. *Spatial Statistics*. N. Y. 272 p.
20. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. 2013. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. *Ecography*. 36: 092—103.
21. Illian J. B., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. 2008. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Chichester. 536 p.
22. Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*. 104: 209—229.

23. Komarova T. A. 1986. Semennoe vozobnovleniye rasteniy na svezhikh garyakh (Lesy Yuzhnogo Sikhote-Alinya) [Seed renewal of plants on the fresh burned areas (Forests of South Sikhote-Alin)]. Vladivostok. 222 p. (In Russian)
  24. Alekseyev V. I. 1978. Vozobnovlenie eli na vyrubkakh [Renewal of spruce on clearings]. Moscow. 130 p. (In Russian)
  25. Zhao X. H., Zhang C. Y., Zheng J. M. 2006. Correlations between canopy gaps and species diversity in broadleaved and Korean pine mixed forests. *Frontiers of Forestry in China*. 4: 372—378.
-