

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Раст. ресурсы. 2017, 53(4): 480—495

ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МОЗАИКИ ПОПУЛЯЦИЙ *ABIES NEPHROLEPIS* (PINACEAE) В КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

© Т. Я. Петренко,^{*} 1, 2 А. М. Омелько,¹ А. А. Жмеренецкий,¹
О. Н. Ухваткина,¹ Л. А. Сибурина¹

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

² Дальневосточный Федеральный университет, г. Владивосток, Россия

* E-mail: petrenkotya@gmail.com

Проведен анализ структуры и описан процесс формирования популяционной мозаики *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. 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), заложенных на территории Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН в коренном сообществе. Одна из постоянных пробных площадей (10.5 га) создана специально для изучения структуры популяционных мозаик древесных видов и имеет размеры, необходимые для описания пространственной структуры ценопопуляций видов-доминантов. Для описания мозаик в работе использован демографический подход, позволяющий учесть особенности возрастного развития растений. В результате исследования установлено, что преобразование структуры мозаик *A. nephrolepis* идет от группового размещения (имматурные растения) к случайному (генеративные растения). Мозаика генеративных растений закладывается при переходе имматурных растений в виргинильное онтогенетическое состояние. В отличие от *Picea ajanensis*, у которой, начиная с виргинильного состояния растения накапливаются, формирование мозаики *A. nephrolepis* идет по пути изреживания растений на протяжении всего онтогенеза, начиная с имматурного состояния. Таким образом, вид имеет выраженную R-стратегию. В целом групповое размещение на разных этапах связано с неоднородностью условий среды и обусловлено историей локальных нарушений древостоя: распределенным во времени и по площади процессом образования окон в пологе древостоя.

Ключевые слова: *Abies nephrolepis*, пространственная структура, популяционная мозаика, кедрово-широколиственные леса, Дальний Восток.

Решение вопросов, связанных с пространственным распределением, численностью и устойчивым сосуществованием популяций видов, является важной и актуальной задачей экологии. Эти вопросы имеют ключевое значение для понимания того, как формируются устойчивые лесные экосистемы и как

поддерживается их существование [1, 2]. Популяционные мозаики видов, состоящие из особей разных онтогенетических состояний, отражают черты жизненных стратегий и особенности взаимодействия растений с окружающей средой в пространстве и времени [3, 4]. Особое значение имеет анализ структуры таких мозаик в малонарушенных растительных сообществах с разным видовым богатством, а также выявление факторов, определяющих формирование и динамику таких сообществ.

Объектом данной работы являются смешанные леса с сосной корейской *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., распространенные на юге российского Дальнего Востока, в Северо-Восточной части Китая, на Корейском п-ове и части островов Японии. Древостои кедрово-широколиственных лесов обычно образованы относительно большим числом видов деревьев (до 30 и более на площади 1.5—2 га), имеющих разные жизненные стратегии. 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].

Обычно при анализе структуры популяционных мозаик древесных растений выделяют несколько групп особей по формальным признакам, в частности по высоте или диаметру [4, 6]. Такое условное разделение не позволяет учитывать особенности возрастного развития растений и не дает возможности выявить связи процессов формирования ценопопуляции с событиями в древостое. Подразделение общей популяционной мозаики на отдельные мозаики растений, находящихся на одном этапе онтогенетического развития, дает более точный результат. Полученный таким образом набор мозаик можно рассматривать как своеобразный временной ряд, показывающий, как происходит формирование пространственной структуры ценопопуляции.

Одним из доминирующих видов в древостоях кедрово-широколиственных лесов является пихта белокорая *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. [4, 6—10]. Отдельные сведения о структуре мозаик, образуемых растениями этого вида, были представлены в ряде работ [6, 9, 10]. Однако к настоящему времени процессы формирования популяционных мозаик древесных видов кедрово-широколиственных лесов, в том числе *A. nephrolepis*, а также действующие на них факторы, не описаны.

Цель настоящей работы — анализ процесса формирования пространственной структуры ценопопуляции *Abies nephrolepis* в кедрово-широколиственном лесу на юге российского Дальнего Востока (горная система Сихотэ-Алинь).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследования. Исследование было проведено на западном макросклоне южной части горной системы Сихотэ-Алинь на территории Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (4400 га, 44°01'35.3" с. ш., 134°12'59.8" в. д.), где была создана серия пробных площадей в девственном кедрово-широколиственном лесу, не испытывавшем прямого влияния хозяйственной деятельности человека за последние 1000—1200 лет [11, 12]. Одна из таких пробных площадей имеет размер 10.5 га, что позволяет охватить территорию, необходимую для устойчивого существования ценопо-

пуляций основных видов-доминантов кедрово-широколиственных лесов и изучать структуру их популяционных мозаик [13].

Для данной территории характерен муссонный климат с относительно длинной и холодной зимой и теплым, дождливым летом. Среднегодовая величина осадков составляет 832 мм, среднегодовая температура воздуха составляет 0.9 °С. Самый холодный месяц — январь (средняя температура –32 °С), наиболее теплый месяц — июль (средняя температура +27 °С) [14].

Территория исследования покрыта смешанными лесами, среди которых преобладают кедрово-широколиственные леса с сосной корейской, образующие высотный пояс до 800 м над ур. моря. Основными видами в древостоях таких сообществ являются *A. nephrolepis*, *Betula costata* (Trautv.) Regel, *Picea ajanensis* (Siebold et Zucc.) Carr., *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. и *Tilia amurensis* Rupr. На больших высотах кедрово-широколиственные леса постепенно сменяются темнохвойными пихтово-еловыми лесами [7].

Сбор данных. Сбор данных проводился на двух постоянных пробных площадях (ППП): 71-2010 размером 1.5 га (150 × 100 м) и 72-2013 размером 10.5 га (300 × 350 м). Пробная площадь 71-2010 расположена на высоте около 750 м над ур. моря в средней части склона западной экспозиции, имеющего уклон 22°. Пробная площадь 72-2013 расположена в верхней и средней части склонов западной, юго-западной и северо-западной экспозиций с уклоном от 10° до 25°. Пробные площади находятся на расстоянии 200 м друг от друга и заложены в коренном сообществе, относящемся к центральному типу кедрово-широколиственных лесов (типичные кедровники) на верхней границе распространения сосны корейской. По классификации Б. П. Колесникова [7], это свежие горные кедровники с липой и желтой березой на маломощных делювиально-элювиальных почвах умеренно инсолируемых местопроизрастаний. Подробная характеристика пробных площадей дана в работе [12].

Для изучения структуры популяционных мозаик древесных видов в течение полевых сезонов 2010—2015 гг. были проведены ревизии пробных площадей, в ходе которых были получены схемы расположения деревьев. На ППП 71-2010 учитывались живые растения следующих возрастных состояний: имматурные (три фазы), виргинильные (три фазы), генеративные (молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старовозрастные генеративные). На ППП 72-2013 учитывались живые растения, начиная с виргинильного состояния. При определении онтогенетического и жизненного состояния растений *A. nephrolepis* была использована работа Т. А. Комаровой с соавторами, посвященная онтогенезу этого вида [15], а также работа О. В. Смирновой и М. В. Бобровского [16]. Жизненное состояние было определено только для виргинильных и молодых генеративных растений, поскольку практически все имматурные растения испытывают значительное угнетение, а средне- и старовозрастные генеративные растения формируют полог древостоя, не испытывают затенения и находятся в условиях, близких к оптимальным.

Анализ структуры мозаик. Для встречающихся в природе точечных мозаик, которые часто имеют явную неоднородность по густоте, как, например, мозаики виргинильных и имматурных растений (рис. 1а; 1б), особенно важно использование нескольких статистических показателей, позволяющих описывать разные аспекты структуры [17, 18]. В данной работе мы применили следующие статистические показатели: а) функцию парной корреляции $g(r)$; б) функцию $K2(r)$; в) функцию сферического контакта $H_s(r)$; г) распределение расстояний до k -го соседа $D_k(r)$. При использовании этих функций строится усредненная эмпирическая кривая и кривая на основе так называемой нуль-модели, предполагающей отсутствие связей между точками. Если эмпи-

рическая кривая функции отклоняется от нуль-модели и, помимо того, выходит за пределы имитационных интервалов, то эффект считается статистически значимым [17]. Имитационные интервалы строятся с использованием метода Монте-Карло [17].

Функция парной корреляции показывает относительную плотность точек на дистанции r от «средней» (фокальной) точки мозаики. Если эмпирическая кривая функции расположена выше верхнего имитационного интервала, полученного с использованием нуль-модели при данном значении r , то это означает агрегированное расположение точек на дистанции r . Расположение эмпирической кривой ниже нижнего имитационного интервала означает разреженное расположение на дистанции r . Функция $K2(r)$ показывает изменение относительной плотности точек на дистанции r от фокальной точки. Если эмпирическая кривая расположена ниже нижнего имитационного интервала, полученного с использованием нуль-модели, при данном значении r , то это означает агрегированное расположение точек до дистанции r . Расположение эмпирической кривой выше верхнего имитационного интервала говорит о разреженном расположении точек до дистанции r . В тех случаях, когда мозаики имеют явно выраженную неоднородность плотности (гетерогенность), функция $K2(r)$ позволяет получить более точные результаты, чем функция парной корреляции. Дистанции, на которых выявляется агрегированное расположение с использованием функций $g(r)$ и $K2(r)$ можно трактовать как средние радиусы групп точек. Набор кумулятивных функций $D_k(r)$ при выбранных значениях k показывают вероятность обнаружить k -го соседа в пределах дистанции r от фокальной точки. В частности, функция $D_1(r)$ показывает вероятность обнаружить первую соседнюю точку. 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 . Функция сферического контакта $H_s(r)$ описывает распределение расстояний от произвольного положения до ближайшей точки мозаики. Так же как и функция $D_k(r)$, она является кумулятивной функцией и принимает значения от 0 до 1. Функция $H_s(r)$ полезна для того, чтобы характеризовать мозаики с большими пустыми областями, не занятыми точками, иными словами, она определяет распределение размеров «окон» в мозаике.

Данные ППП 71-2010 (1.5 га) были использованы для анализа структуры мозаики имматурных растений; данные ППП 72-2013 (10.5 га) использованы для анализа структуры мозаик виргинильных, молодых генеративных, средне- и старовозрастных генеративных растений. Для задач анализа растения отдельных онтогенетических состояний были объединены в следующие группы: а) имматурные растения (im_1, im_2, im_3), б) виргинильные растения (v_1, v_2), в) молодые генеративные растения (v_3, g_1), г) средне- и старовозрастные генеративные растения (g_2, g_3). Такое объединение было выполнено потому, что растения в некоторых онтогенетических состояниях, в частности v_3 и g_1 , слишком малочисленны для анализа (требуется не менее 50—70 растений) [17]. Виргинильные растения третьей подгруппы были объединены с генеративными первой подгруппы, поскольку они находятся в переходном состоянии, которое зависит не от их физиологического развития, а от условий среды [16].

С использованием перечисленных выше статистических показателей мы исследовали структуру мозаик растений в каждой возрастной группе (одномерный анализ) и, кроме того, тестировали независимость расположения имматурных и виргинильных растений от расположения средне- и старовозра-

стных генеративных растений (двумерный анализ). Анализ выполнялся с использованием программы Programita [19]. Для одномерного анализа использовалась нуль модель CSR (complete spatial randomness), т. е. предположение, что растения должны быть расположены случайно. Для того чтобы оценить ассоциации между мозаиками растений разных онтогенетических состояний (средне- и старовозрастных генеративных и имматурных или виргинильных), мы использовали нуль-модель «independence» (независимость) [19]. Поскольку мозаика средне- и старовозрастных генеративных растений сформировалась значительно раньше, чем мозаики имматурных и виргинильных растений, для построения имитационных интервалов мы фиксировали расположение первых, но рандомизировали расположение вторых. Имитационные интервалы 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 особей *A. nephrolepis* в имматурном возрастном состоянии составляет 694 экз./га. Они занимают всю пробную площадь и визуально расположены группами (рис. 1а). Эмпирическая кривая функции парной корреляции расположена выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа («виртуальная агрегация» [19]) и выходит на «плато» на дистанции около 20.5 м (рис. 2а). Функция $K2(r)$ выявляет агрегированное расположение растений на нескольких пространственных масштабах: группы со средним радиусом около 4.5 м, образованные 13 растениями, группы с радиусом 12.5 м (более 26 растений) и группы с радиусом 19.5 м (более 26 растений). Расстояния между соседними растениями относительно небольшие: функция $D_1(r)$ показывает, что у половины из них ближайшее соседнее растение находится в пределах 1.4 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 6 м от ближайших соседних (рис. 2с). Функция $H_s(r)$ выявляет относительно небольшие пустые пространства, не занятые растениями, их максимальный радиус составляет 6.5 м (рис. 2д). Сопоставление среднего радиуса кроны растений в этом возрастном состоянии, который составляет 0.75—1.25 м [15], и расстояний между соседними растениями показывает, что большинство из них (включая те, что образуют группы с наименьшим средним радиусом) находятся на таком удалении друг от друга, что они не контактируют кронами.

При переходе из имматурного в виргинильное возрастное состояние остается около 30 % растений (213 экз./га), при этом они распределены по всей пробной площади с неравномерной густотой (рис. 1б). Эмпирическая кривая функции парной корреляции, так же как и для имматурных растений, расположена выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа («виртуальная агрегация») и выходит на «плато» на дистанции приблизительно 22.5 м (рис. 2б). Функция $K2(r)$ выявляет наличие агрегированного расположения на нескольких пространственных масштабах: группы с радиусом от 0.5 (2 растения) до 33.5 м (более 25 растений). Наиболее многочисленны группы с радиусом 8.5 м (образованы в среднем 9 растениями). Расстояния между соседними растениями увеличиваются почти в два раза, у половины из них ближайшее соседнее растение находится в пределах 3.3 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 11 м от ближайших соседних (рис. 2с). Размер пустых пространств, не занятых растениями, также увеличивается почти в два раза, их максимальный радиус теперь составляет 12 м

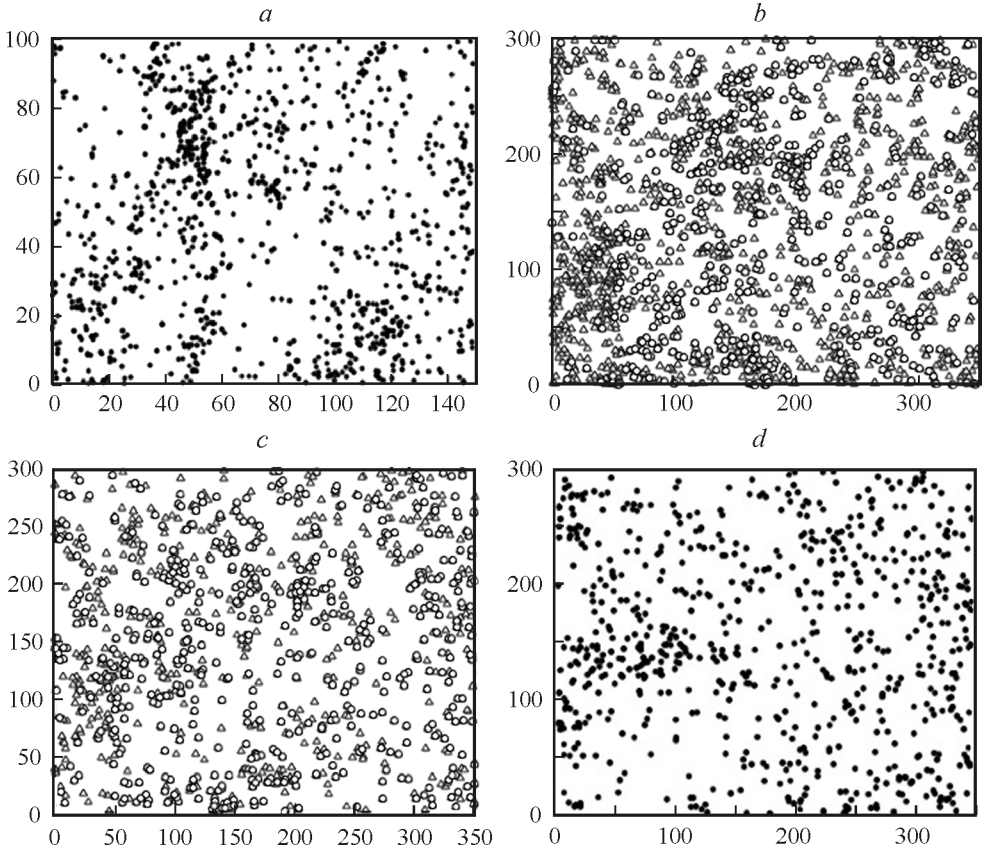


Рис. 1. Расположение растений *Abies nephrolepis* в пределах постоянных пробных площадей.

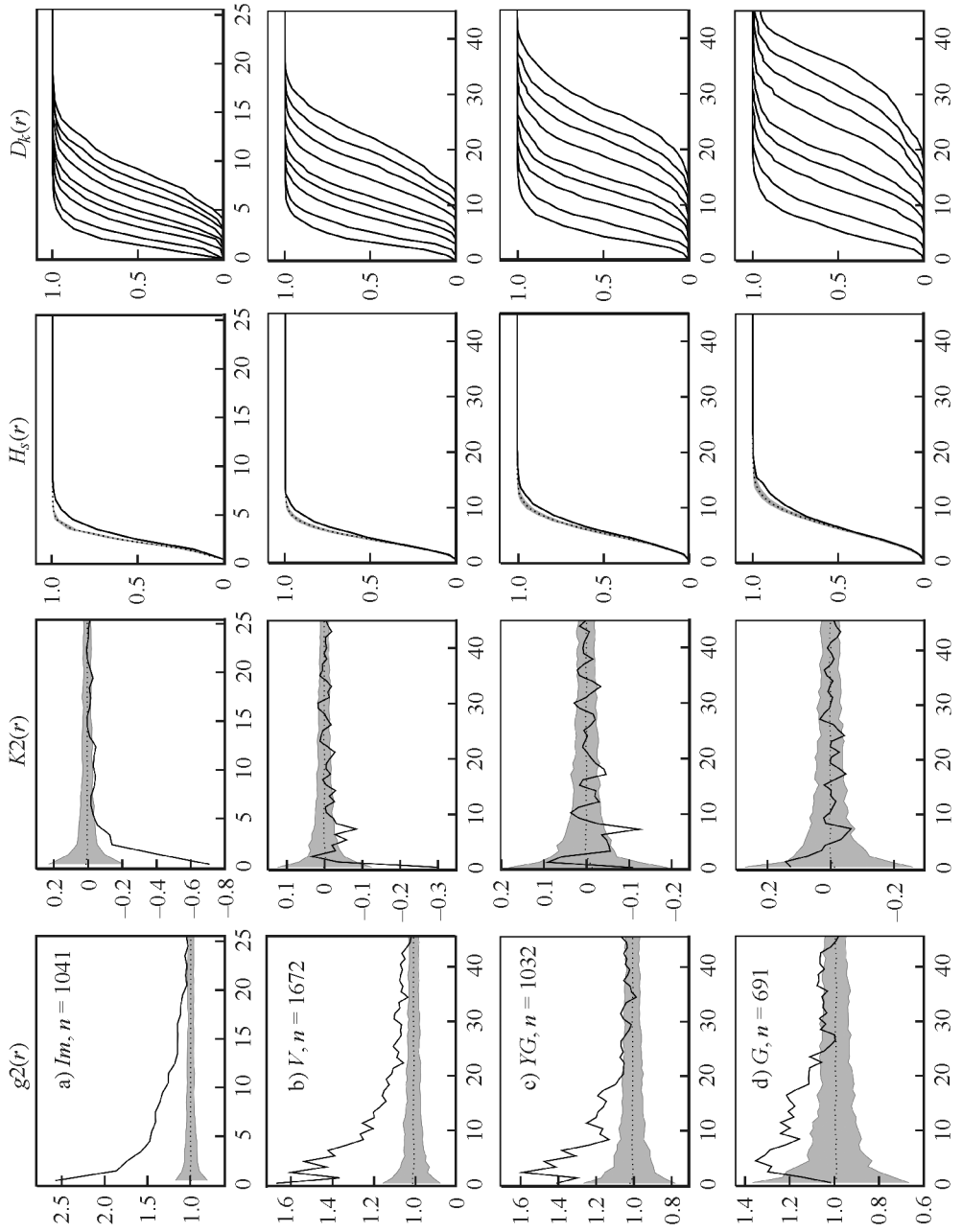
a — иматурные растения ($im_1—im_3$), *b* — виргинильные растения (v_1, v_2), *c* — молодые генеративные растения (v_3, g_1), *d* — средне- и старовозрастные генеративные растения (g_2, g_3). ● — все растения без разделения на жизнённость, ○ — растения нормальной жизнённости, Δ — растения низкой и пониженной жизнённости. По горизонтали и по вертикали относительные координаты растений.

Fig. 1. Spatial distribution of *Abies nephrolepis* on the sample plots.

a — immature ($im_1—im_3$), *b* — virginal (v_1, v_2), *c* — young generative (v_3, g_1), *d* — middle-aged and old generative plants (g_2, g_3). ● — all plants, Δ — subnormal and low vitality plants, ○ — normal vitality plants. X-axis and y-axis — relative of coordinates of plants.

(рис. 2*d*). Более чем в два раза (до 1.75—2.25 м) увеличивается средний радиус кроны дерева [15] и теперь чуть меньше половины из них могут соприкасаться кронами.

Число растений нормальной жизнённости составляет приблизительно четверть (56 шт./га) от общего числа виргинильных растений (рис. 1*b*, рис. 2*e*). Несмотря на это, структура их мозаики практически совпадает со структурой мозаики всех виргинильных растений: функция парной корреляции также выявляет большие группы («виртуальная агрегация») и функция $K2(r)$ выявляет группы с теми же средними радиусами. Однако значительно возросшие максимальные значения функции парной корреляции и $K2(r)$ показывают, что группы растений нормальной жизнённости более четко выраженные, чем у



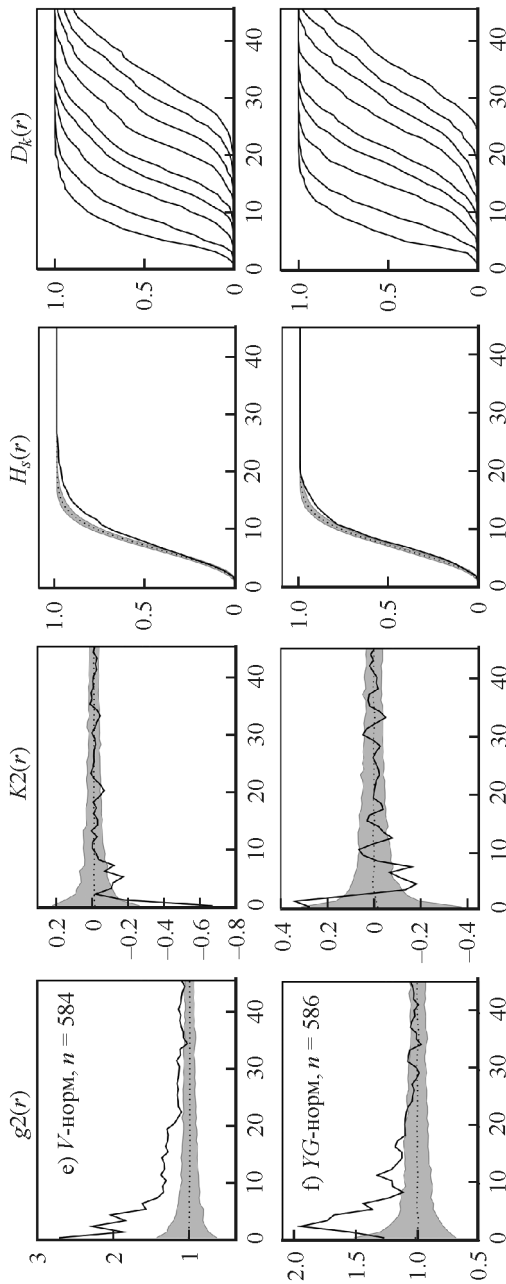


Рис. 2. Характеристика структуры мозаики растений *Abies nephrolepis* с использованием четырех статистических функций.

a — immature plants (im_1-im_3), b — virginal plants (v_1, v_2), c — young generative plants (v_3, g_1), d — middle-aged and old generative plants (g_2, g_3), e — virginal plants of normal vitality, f — young generative plants of normal vitality; n — number of plants. Solid line — empirical curve, dashed line — expected value under the null-model, gray area — simulation limits (CSR null model). X-axis — distance (m), y-axis — pair-correlation function $g(r)$, $K_2(r)$ -function, spherical contact distribution function $H_s(r)$, k -th neighbour distance distribution $D_k(r)$: 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 *Abies nephrolepis* based on four statistical functions.

a — immature plants (im_1-im_3), b — virginal plants (v_1, v_2), c — young generative plants (v_3, g_1), d — middle-aged and old generative plants (g_2, g_3), e — virginal plants of normal vitality, f — young generative plants of normal vitality; n — number of plants. Solid line — empirical curve, dashed line — expected value under the null-model, gray area — simulation limits (CSR null model). X-axis — distance (m), y-axis — pair-correlation function $g(r)$, $K_2(r)$ -function, spherical contact distribution function $H_s(r)$, k -th neighbour distance distribution $D_k(r)$: 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 — $D_{25}(r)$.

всех виргинильных растений в целом. Расстояния между растениями нормальной жизненности больше, чем у всех виргинильных растений: у половины из них ближайший сосед находится на расстоянии 5 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 18.6 м от ближайших соседних. Больше и размеры пустых пространств — они достигают 21.6 м.

Численность молодых генеративных растений приблизительно в два раза меньше, чем виргинильных (98.3 экз./га), они также расположены по всей пробной площади, но образуют более выраженные, чем у виргинильных растений, группы (рис. 1с). Функция парной корреляции показывает наличие групп с радиусом 20.5 м (рис. 2с). Функция $K_2(r)$ выявляет агрегированное расположение на нескольких пространственных масштабах: группы со средним радиусом 7.5 м (до 4 растений), с радиусом 18.5 м (16—20 растений) и 33.5 м (более 25 растений). Расстояние между соседними растениями по сравнению с виргинильным состоянием становится больше, у половины из них ближайшее соседнее растение расположено на дистанции до 4.1 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 14 м от ближайших соседних. Несколько уменьшаются пустые пространства, не занятые растениями. Их максимальный радиус составляет приблизительно 10 м. Радиус кроны увеличивается по сравнению с виргинильными растениями приблизительно на четверть, достигая 2.00—3.00 м [15]; т. е. вновь, как это было в имматурном состоянии, большинство особей находится слишком далеко друг от друга, чтобы соприкасаться кронами.

Число молодых генеративных растений нормальной жизненности составляет около половины (56 экз./га) от общего числа, но структура их мозаики сходна со структурой мозаики всех молодых генеративных растений (рис. 1с; 2f). Функция парной корреляции имеет сходный вид, но ее максимальное значение больше (более густые группы). Функция $K_2(r)$ также более явно показывает тенденцию к разреженному расположению на дистанциях 0.5—2.5 м и группы с радиусом 7.5 м (6—7 растений). Расстояния между соседними растениями нормальной жизненности больше, чем у всей совокупности молодых генеративных особей. У половины из них ближайший сосед находится на расстоянии до 5.1 м, единичные растения расположены на расстоянии до 16.2 м от ближайших соседних. Кроме того, почти в два раза более значительным (18.2 м) является размер пустых пространств.

Численность средне- и старовозрастных генеративных растений по сравнению с численностью молодых генеративных меньше (65.8 экз./га), они также расположены по всей пробной площади (рис. 1d). Функция парной корреляции выявляет группы с радиусом около 23.5 м, при этом на дистанциях 0.5—1.5 м расположение растений случайное (рис. 2d). Функция $K_2(r)$ выявляет тенденцию к разреженному расположению на дистанции 1.5 м и тенденцию к агрегированному расположению в нескольких масштабах (группы с радиусом 7.5, 18.5 и 24.5 м, 2—3 растения), но в целом находится в пределах имитационных интервалов. Функция $D_1(r)$ показывает, что расстояния между соседними растениями продолжают увеличиваться, у половины из них ближайшие соседние растения расположены в пределах 5.4 м, одиночные растения расположены на дистанции до 16 м от соседних (рис. 2d). Увеличиваются и пустые пространства, их максимальный радиус составляет 17 м (рис. 2d). Радиус кроны, составляющий 3.00—3.50 м [15], увеличивается незначительно, поэтому, как и в предыдущем состоянии, большинство растений находится слишком далеко друг от друга, чтобы контактировать кронами.

При сопоставлении структуры мозаик *A. nephrolepis* в средне- и старовозрастном генеративном и имматурном состояниях функция парной корреляции

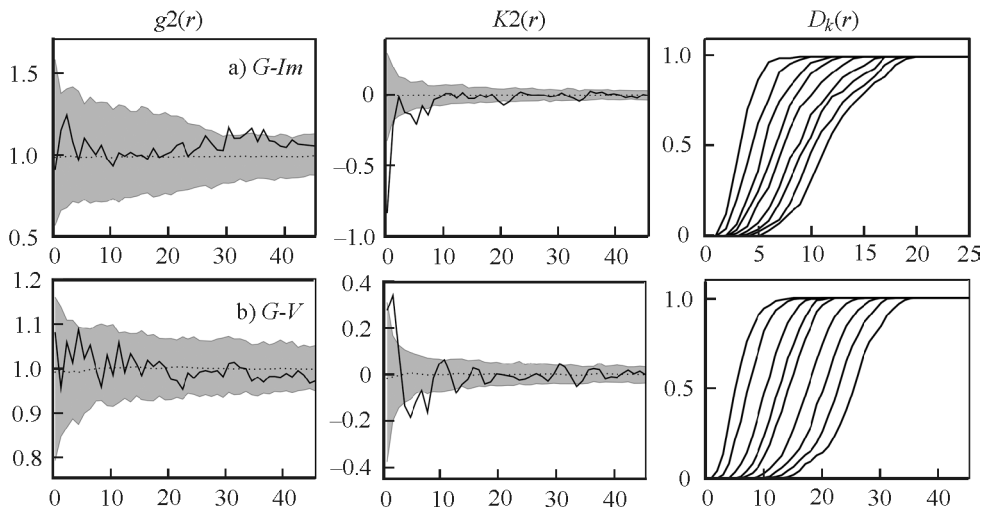


Рис. 3. Связь мозаик средне- и старовозрастных генеративных растений *Abies nephrolepis* с мозаиками имматурных (а) и виргинильных (b) растений.

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

Fig. 3. Relation of *Abies nephrolepis* middle-aged and old generative plant mosaics with mosaics of immature (a) and virginian (b) plants.

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

показывает агрегирование растений на дистанциях 1.5—2.5 м и более 25.5 м (рис. 3а). Функция $K2(r)$ показывает, что расположение растений скорее независимое, однако есть тенденция агрегации мозаик на дистанции около 3 м, тенденция к сегрегации на дистанциях 0.5—1.5 м и сегрегация на дистанциях 20.5, 24.5—25.5, 29.5—30.5 м. Функция $D_1(r)$ показывает, что у половины генеративных растений ближайшее имматурное находится на расстоянии до 2.3 м, т. е. многие из них попадают под кроны генеративных растений. Одиночные имматурные растения расположены на дистанции до 5.8 м от ближайших генеративных.

При сопоставлении структуры мозаик *A. nephrolepis* в средне- и старовозрастном генеративном и виргинильном состояниях функция парной корреляции показывает практически независимое расположение растений (рис. 3б). Функция $K2(r)$ показывает тенденцию к сегрегации на дистанциях 0.5—1.5 м и агрегацию на дистанции около 7 м. У половины генеративных растений ближайшие виргинильные находятся на дистанции до 4.1 м, т. е. некоторые из них могут попадать под кроны генеративных растений. Одиночные виргинильные растения находятся на расстоянии до 12.1 м от ближайших генеративных.

С учетом полученных результатов процесс формирования мозаики *A. nephrolepis* может быть описан следующим образом. Семена растений данного вида разносятся ветром и могут равномерно покрывать пространства. Они мо-

гут прорасти на почве, хотя по данным Т. А. Комаровой [20], процент приживания при этом значительно ниже, чем на валеже. Поскольку иматурные растения характеризуются высокой теневыносливостью [8, 15], то они накапливаются под пологом древостоя, образуя группы с возрастом растений до 120 лет [12]. Более мелкие группы, вероятнее всего, обусловлены связью с субстратом, так как большая часть семян этого вида приживается на полуразложившихся пнях и валеже [20], т. е. отдельные пни и валеж представляют собой локальные участки, благоприятные для развития растений *A. nephrolepis*. Формирование более крупных групп должно быть связано с образованием окон в пологе древостоя, потому что вероятность выживания иматурных растений в местах с лучшими условиями освещенности выше, при этом отдельные небольшие группы могут объединяться и образовывать группы более высокого порядка. При переходе из иматурного в виргинильное возрастное состояние остается около 30 % растений, что значительно больше, чем у *P. ajanensis* и *P. koraiensis* и еще раз подтверждает большую теневыносливость растений *A. nephrolepis* [21, 22].

Сопоставление структуры мозаик всех виргинильных растений и только тех растений, которые имеют нормальную жизненность, позволяет говорить о том, что общая мозаика виргинильных растений — это результат сложения и объединения отдельных групп, которые связаны с появлением окон. По всей видимости, растения нормальной жизненности образуют группы в местах с имеющимися в настоящее время окнами в пологе. Когда окно «закрывается», группа виргинильных растений может сохраняться под пологом древостоя долгое время вследствие теневыносливости растений. В таком случае главным фактором, определяющим наличие групп и в целом расположение растений, является история естественных нарушений древостоя [12]. Процесс изреживания растений продолжается вплоть до достижения ими средневозрастного генеративного состояния. Почти 3/4 особей в виргинильном возрастном состоянии имеют пониженную и низкую жизненность, но если сравнить ее с *P. ajanensis*, то у последнего вида число растений нормальной жизненности в 2 раза меньше [22]. Вероятно, несмотря на черты сходства этих видов, растения *A. nephrolepis* могут развиваться в более затененных условиях, чем растения *P. ajanensis*. Но при этом возможная длительность ожидания улучшения условий у *P. ajanensis* выше, чем у *A. nephrolepis* (максимальный отмеченный возраст виргинильных растений *P. ajanensis* достигает 298 лет, *A. nephrolepis* — 171 год [12]).

Ситуация с молодыми генеративными растениями аналогична таковой с виргинильными. Растения нормальной жизненности образуют более выраженные группы, которые, по всей видимости, связаны с имеющимися в настоящее время окнами, а общая мозаика молодых генеративных растений — это результат наложения отдельных групп. Учитывая, что *A. nephrolepis* произрастает небольшими группами, можно предположить, что молодые генеративные растения нормальной жизненности выделяются как наиболее хорошо развивающиеся в группе, а остальные вокруг задерживаются в развитии. В отличие от других видов [21, 22] генеративные растения не накапливаются, а их число постепенно уменьшается на протяжении всей жизни, имеющей относительно небольшую продолжительность (максимальный зафиксированный возраст — 214 лет [12]). Все это свидетельствует о том, что вид имеет выраженную R-стратегию [23].

Расположение средне- и старовозрастных генеративных растений в основном близко к случайному, поскольку немногим из них удается достичь этого состояния. Отмечаемое на основе использования функции парной корреляции наличие крупных групп, может быть объяснено как локальными особенностями

ми среды, так и экологическими особенностями вида. У *P. ajanensis* в отличие от *A. nephrolepis* в генеративном состоянии происходит накопление особей, в результате чего растения находятся близко друг к другу, а у некоторых происходит смыкание крон [22]. Таким образом, процесс формирования мозаик на протяжении онтогенеза у двух видов имеет разный характер: у *P. ajanensis* наибольшее изреживание происходит при переходе из имматурного в виргинильное состояние (отмирает большая часть растений), а далее идет накопление особей, у *A. nephrolepis* постепенное изреживание происходит на протяжении всей жизни, расстояние между генеративными растениями больше, чем между виргинильными. К взрослому состоянию 40—50 % деревьев *A. nephrolepis* поражены сердцевинной гнилью [8] и, несмотря на то что корневая система у деревьев развита лучше, чем у *P. ajanensis*, при малой мощности почв (не более 20 см), они подвержены сильному ветровалу и бурелому.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования, проведенные в коренном кедрово-широколиственном сообществе на юге российского Дальнего Востока (горная система Сихотэ-Алинь), показали, что пространственное расположение растений *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. при прохождении ими онтогенеза изменяется от мелкогруппового в имматурном состоянии до средне- и крупногруппового — в виргинильном и молодом генеративном состояниях и далее становится более или менее случайным в средне- и старовозрастном генеративном. При этом образование групп в имматурном состоянии, вероятно, связано с субстратом, а характер расположения особей в виргинильном и молодом генеративном состояниях формируется в результате преобразования мозаики имматурных растений в соответствии с историей локальных нарушений древостоя. В отличие от *P. ajanensis* формирование мозаики *A. nephrolepis* идет путем изреживания растений на протяжении всего онтогенеза: от имматурного состояния до средневозрастного генеративного. Описанные особенности развития растений показывают, что вид имеет выраженную *R*-стратегию.

Основную роль в образовании групп растений и формировании общей мозаики *A. nephrolepis* в масштабе нескольких гектаров играет история локальных нарушений древостоя, т. е. распределение во времени и по территории моментов образования окон, в пределах которых происходит изменение экологических условий, прежде всего условий освещенности. Если рассматривать процесс образования окон в течение нескольких столетий, то он имеет, скорее, стохастический характер. Поэтому размещение генеративных растений практически случайно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при 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. — Theoret. Pop. Biol. 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. 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. — J. Pl. Interact. 9(1): 745—753.
7. Колесников Б. П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока. М. 262 с.
8. Усенко Н. В. 1984. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск. 272 с.
9. 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. doi: 10.2307/3237178
10. 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.
11. 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. федерального ун-та. Серия Биология. 8(4): 441—458. doi: 10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458
12. 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. doi: 10.1016/j.foreco.2015.10.036
13. Ухваткина О. Н., Омелько А. М. 2013. Оценка сукцессионного состояния древостоев хвойно-широколиственных лесов юга российского Дальнего Востока на основе популяционно-демографического подхода. — Фундаментальные исследования. 11: 948—953.
14. Кожевникова Н. К. 2009. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна. — Сиб. экол. журн. 5: 693—703.
15. Комарова Т. А., Ухваткина О. Н., Трофимова А. Д., Ким У-Сан. 2010. Онтоморфогенез пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) в условиях среднегогорного пояса южного Сихотэ-Алиня. — Бюл. Бот. сада-ин-та ДВО РАН. 5: 93—101.
16. Смирнова О. В., Бобровский М. В. 2001. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного покрова. — Экология. 32(3): 159—163.
17. Illian J. B., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. 2008. Statistical analysis and modelling of spatial point patterns. Chichester. 536 p.
18. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. 2013. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. — Ecography. 36: 092—103.
19. Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. — Oikos. 104: 209—229.
20. Комарова Т. А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 224 с.
21. Ухваткина О. Н., Омелько А. М. 2016. Особенности жизненной стратегии сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня. — Вестн. Томского гос. ун-та. Сер. биол. 4(36): 164—179. doi: 10.17223/19988591/36/10

22. Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А., Петренко Т. Я. 2017. Формирование пространственной структуры популяции *Picea ajanensis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге Российского Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 53(1): 70—87.
23. Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. — Amer. Nat. 111(982): 1169—1194.

Поступило 20 V 2017

Rastitelnye resursy. 2017, 53(4): 480—495

FORMATION OF SPATIAL MOSAIC OF *ABIES NEPHROLEPIS*
(PINACEAE) POPULATIONS IN KOREAN PINE-BROADLEAVED
FORESTS IN THE SOUTH OF RUSSIAN FAR EAST

© T. Ya. Petrenko,^{*,1,2} A. M. Omelko,¹ A. A. Zhmerenetsky,¹
O. N. Ukhvatkina,¹ L. A. Sibirina¹

¹ Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity FEB RAS,
Vladivostok, Russia

² Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

* E-mail: petrenkotya@gmail.com

SUMMARY

We studied structure and described formation of *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. population mosaic in Korean pine-broadleaved forest of the Sikhote-Alin mountain range in the south of Russian Far East. The study was performed on two permanent sample plots (1.5 ha and 10.5 ha) established in primary forest of Verhneussuriysky Research Station of the Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity, FEB RAS. One of the permanent sample plots (10.5 ha) was specifically designed for studying tree population mosaic. It covers an area necessary for the analysis of population structure of the dominant tree species. To describe the population mosaics we use demographic approach that allows to consider specific features of plant ontogeny. It is established, that mosaic structure transforms from contagious (immature plants) to normal (generative plants) distribution. Mosaic of generative plants is formed at the time of transition from immature to virginal ontogenetic stage. Unlike mosaic of *Picea ajanensis* (Siebold et Zucc.) Carr., where plants continuously accumulated starting from virginal stage, mosaic of *A. nephrolepis* continues to thin out starting from immature stage. Thus, this species is characterized by *R*-strategy. Contagious distribution at different ontogenetic stages is associated with environmental heterogeneity and is due to the history of local stand disturbances: a spatial and temporal process of canopy gaps formation.

Key words: *Abies nephrolepis*, spatial structure, population mosaic, Korean pine-broadleaved forest, the Russian Far East.

ACKNOWLEDGEMENTS

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. — Theoret. Pop. Biol. 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. 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. — J. Pl. Interact. 9(1): 745—753.
7. Kolesnikov B. P. 1956. Kedrovyye lesa Dalnego Vostoka [Korean pine forest of the Far East]. Moscow. 262 p. (In Russian)
8. Usenko N. V. 1984. Derevyia, kustarniki i liany Dalnego Vostoka [Trees, shrubs and lianas of the Far East]. Khabarovsk. 272 p. (In Russian)
9. 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. doi: 10.2307/3237178
10. 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.
11. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Gusev V. S. 2015. Natural Disturbances Regime as a Factor of Korean Pine-Broadleaved Forest Stand Shaping in the South of the Russian Far East. — J. Sib. Fed. Univ. Ser. biol. 4(8): 441—458. (In Russian)
12. 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. doi: 10.1016/j.foreco.2015.10.036
13. 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)
14. Kozhevnikova N. K. 2009. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin. — Cont. Probl. Ecol. 2(5): 693—703.
15. Komarova T. A., Ukhvatkina O. N., Trophimova A. D., Kim U-San. 2010. Ontogenesis of *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. in the middle mountains of the Southern Sikhote Alin. — Bull. Bot. Sada.-Inst. FEB RAS. 5: 82—93. (In Russian)
16. Smirnova O. V., Bobrovskii 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.
17. Illian J. B., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. 2008. Statistical analysis and modelling of spatial point patterns. Chichester. 536 p.
18. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. 2013. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. — Ecography. 36: 092—103.

19. Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. — *Oikos*. 104: 209—229.
20. Комарова Т. А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарищах (леса Южного Сихоте-Алиня) [Seed renewal of plants on the fresh burned areas (forests of the South Sikhote-Alin)]. Владивосток. 224 p. (In Russian)
21. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. 2016. Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. — *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Tomsk State University Journal of Biology]. Ser. biol. 4(36): 164—179. (In Russian)
22. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Petrenko T. Ya. 2017. Formation of the spatial pattern of *Picea ajanensis* (Pinaceae) population in Korean pine-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(1): 70—87. (In Russian)
23. Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. — *Amer. Nat.* 111(982): 1169—1194.

Раст. ресурсы. 2017, 53(4): 495—513

**СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* (ERICACEAE)
В СВЕТЛОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ИКАТСКОГО ХРЕБТА
(СЕВЕРНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)**

© Л. В. Афанасьева*,¹ Ю. А. Рупышев,^{1,2} Т. М. Харнухаева¹

¹ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (ИОЭБ СО РАН),
г. Улан-Удэ, Россия

² Бурятская сельскохозяйственная академия им. В. Р. Филиппова (БГСХА),
г. Улан-Удэ, Россия

* E-mail: afanl@mail.ru

Изучены экологические особенности, онтогенетическая структура и продуктивность *Vaccinium vitis-idaea* L. в светлохвойных лесах Икатского хребта. В районе исследований вид доминирует в травяно-кустарничковом ярусе в условиях полуоткрытых пространств и светлых лесов с режимом увлажнения от влажно-лесолугового до сыровато-лесолугового, на кислых почвах бедных азотом. Эффективность освоения экологического пространства низкая — от 10 до 32 %. Отмечено, что во всех ценопопуляциях онтогенетические спектры левосторонние с максимумом на растениях виргинильного онтогенетического состояния (34—46 %). По критерию «дельта—омега» большинство ценопопуляций относится к молодым. Установлена зависимость прегенеративной и молодой генеративной онтогенетических групп от увлажнения почвы ($r = 0.57—0.82$), средневозрастной генеративной и постгенеративной — от солевого режима почв ($r = 0.54—0.62$). Плотность парциальных кустов *V. vitis-idaea* варьировала от 280 экз./м² в сосняке брусничном до 778 экз./м² в лиственничнике багульниково-брусничном. Наиболее продуктивные ценопопуляции выявлены в бассейне р. Чилир (запас надземной фитомассы 273—289 г/м²). Широкий диапазон изменчивости