

ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОЗАИКИ *TILIA AMURENSIS* RUPR. В ДРЕВОСТОЕ КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

А. А. Жмеренецкий

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: zmerenetsky@mail.ru

А. М. Омелько

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: alexomelko@gmail.com

О. Н. Ухваткина

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: ukhvatkina@gmail.com

Т. Я. Петренко

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, 159; Дальневосточный Федеральный университет, Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8
E-mail: petrenkotya@gmail.com

FORMATION OF AMUR LINDEN (*TILIA AMURENSIS* RUPR.) POPULATION MOSAIC IN THE STAND OF KOREAN PINE-BROADLEAVED FOREST IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

A. A. Zhmerenetsky

Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 159 100 let Vladivostoku avenue, Vladivostok, 690022, Russia
E-mail: zmerenetsky@mail.ru

A. M. Omelko

Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 159 100 let Vladivostoku avenue, Vladivostok, 690022, Russia
E-mail: alexomelko@gmail.com

O. N. Ukhvatkina

Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 159 100 let Vladivostoku avenue, Vladivostok, 690022, Russia
E-mail: ukhvatkina@gmail.com

T. Ya. Petrenko

Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 159 100 let Vladivostoku avenue, Vladivostok, 690022, Russia; Far Eastern Federal University, 8 Sukhanov street, Vladivostok, 690091, Russia
E-mail: petrenkotya@gmail.com

Аннотация. Изучение мозаичной структуры популяций липы амурской (*Tilia amurensis* Rupr.), являющейся одним из важных лесообразователей малонарушенных кедрово-широколиственных лесов, в настоящее время представляет собой очень важную задачу для понимания функционирования и поддержания в равновесном состоянии экосистем, относительно слабо затронутых антропогенной деятельностью. В связи с этим в данной работе была поставлена цель – описать структуру и процесс формирования мозаики популяций ли-

пы амурской (*T. amurensis*) как одного из доминирующих видов древостоев кедрово-широколиственных лесов. Материалами для работы послужили данные, собранные в 2012–2016 гг. на двух постоянных пробных площадях (1,5 га и 10,5 га), расположенных на территории Верхнеуссурийского стационара Федерального научного центра Биоразнообразия ДВО РАН. В результате работы был проведен анализ структуры и описан процесс формирования популяционной мозаики *T. amurensis* в кедрово-широколиственном лесу юга российского Дальнего Востока. Показано, что преобразование структуры мозаик, образованных особями, находящимися в разных возрастных состояниях, идет по пути от группового размещения (имматурные особи) к практически случайному (генеративные особи). Отдельные особи прегенеративного возраста в выявляемых группах находятся слишком далеко друг от друга, чтобы взаимодействовать. Поэтому групповое размещение на разных этапах связано с неоднородностью среды и обуславливается характером локальной истории нарушений древостоя.

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

Abstract. The study of Amur linden (*Tilia amurensis* Rupr.) mosaics structure, which is one of significant edificators of low-disturbed Korean pine-broadleaved forests, is nowadays a very important task for understanding the functioning and maintaining the equilibrium state of ecosystems relatively untouched by human activity. In this connection, this paper is aimed at describing the structure and the process of mosaics formation of Amur linden (*T. amurensis*), one of the dominant stand species of Korean pine-broadleaved forests. Our study is based on the data collected during the field seasons of 2012–2016 in the two permanent plots (1.5 hectares and 10.5 hectares in size) located at the Verkhneussuriysky Research Station of the Federal Scientific Center for Biodiversity, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences. As a result we analyzed the structure and described the process of population mosaics formation of *Tilia amurensis* in Korean pine-broadleaved forests in the south of the Russian Far East. We demonstrated that the transformation of mosaics structure, formed by the plants of different generative state, passes from group allocation (immature plants) to almost random (generative plants). The separated pre-generative plants are situated too far from each other to interact in the revealed groups. Therefore the group allocation at different stages of development is connected with inhomogeneous environmental conditions and determined by local history of disturbances in the stand.

Key words: *Tilia amurensis*, spatial structure, population mosaic, cedar-broadleaf forest, the Far East.

Введение

Изучение процессов и механизмов, которые контролируют пространственное распространение, численность и сосуществование видов, представляет собой одну из важных задач экологии [1, 2]. У растений эти процессы находят отражение в структуре популяционных мозаик [3, 4], которые образуются особями, находящимися на разных этапах возрастного развития. Поэтому большое значение имеет анализ структуры таких мозаик в растительных сообществах с разным видовым богатством, а также выявление факторов, обуславливающих их формирование и динамику.

Исследование проведено в смешанных лесах с сосной корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.), являющихся одной из основных лесных формаций на территории юга Дальнего Востока России. Ареал этих лесов охватывает также Северо-Восточную территорию Китая, Корейский полуостров 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 проявляют-

ся в особенностях процессов их формирования и динамики.

В большинстве исследований (например, [5, 6]) в процессе анализа структуры мозаика древесных особей подразделяется на несколько условных групп по их высоте или диаметру. Эти группы одинаковы для всех видов и поэтому не учитывают особенности их возрастного развития. Более точные результаты может дать подразделение общей популяционной мозаики на отдельные мозаики особей, 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.

Изучению разных видов лип посвящено большое число работ в современной литературе. Обобщение части знаний по всем видам лип, произрастающим в Европе, проведено в работе [7]. Также есть исследования, посвященные отдельным вопросам, связанным с выживанием и размножением [7, 8], пространственным устройствам лесов [9], структурой популяций различных видов лип внутри древостоев [5, 9–11]. В то же время исследования, в которых бы рассматривалась экология и биология *T. amurensis* в коренных древостоях, отсутствуют, хотя частные моменты описаны в отдельных работах [5, 6,

10, 12–18]. Также в ряде работ [5, 10, 12] рассматриваются некоторые аспекты структуры мозаик, образуемых особями этого вида наряду с другими видами деревьев. Однако к настоящему времени процессы формирования популяционных мозаик древесных видов кедрово-широколиственных лесов, в том числе *T. amurensis*, а также действующие на них факторы не описаны.

Цель данной работы: описание структуры и процесса формирования мозаики особями липы амурской (*T. amurensis*) как одного из доминирующих видов древостоев кедрово-широколиственных лесов.

Материалы и методики исследования

Территория исследования. Исследование проведено в южной части горного хребта Сихотэ-Алинь, на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН (с.ш. 44°01'35.3'', в.д. 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, среднегодовая величина осадков – около 800 мм [19]. Преобладают смешанные кедрово-широколиственные леса, образующие высотный пояс до 800 м над уровнем моря [20]. Доминирующими древесными видами являются *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim, *Betula costata* (Trautv.) Regel., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *P. koraiensis* и *T. amurensis*.

Сбор данных. Объектом данной работы является вид *Tilia amurensis*. 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 уровнем 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-западных экспозиций, уклон варьируется от 10 до 25°. Обе пробные площади заложены в поздне sukcesсионных сообществах кедрово-широколиственных лесов на верхней границе распространения сосны корейской [20].

Для того, чтобы изучить структуру популяционных мозаик древесных видов, в течение полевых сезонов 2010–2015 гг. проведены ревизии пробных площадей. На ППП 71-2010 учитывали особи деревьев следующих возрастных состояний: имматурные (три фазы), виргинильные (три фазы), генеративные (молодые ге-

неративные, средневозрастные генеративные, старовозрастные генеративные). На ППП 72-2013 учитывались все особи деревьев, начиная с виргинильного возрастного состояния. Постоянная пробная площадь при помощи рулеток размечалась на квадраты 10×10 м. Каждое дерево в каждом квадрате помечалось биркой, координаты деревьев внутри квадратов указывались глазомерным способом и пересчитывались далее в относительные углового столба ППП. Если растение имело вегетативное происхождение, то это отмечалось в бланке перечета. Для растений на ППП 71-2010 также зарисовывались проекции кроны, которые затем использовались для вычисления их среднего радиуса. Возрастное состояние особей лиственных видов определялось с использованием общих признаков (высота особи, форма кроны, наличие генеративных органов), описанных в [21]. Для *T. amurensis* было решено сохранить разделение имматурного и виргинильного возрастных состояний на три фазы, как это было сделано для *P. ajanensis*, *A. nephrolepis* и *P. koraiensis* в более ранних работах [15, 22]. Такие признаки, как высота, форма кроны, порядок ветвления уточнены следующим образом:

1. **Имматурные (*im*)** – имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных к взрослым особям. Начальная фаза (*im*₁) характеризуется наличием 1–2 ветвей, высотой до 0,5 м; средняя фаза (*im*₂) характеризуется наличием 2–4 ветвей, высотой особей 0,5–1,5 м; в завершающей фазе (*im*₃) особи имеют широкую крону (диаметром до 2 м, число основных ветвей – 3–6), общую высоту 1,5–3,0 м, диаметр ствола – 2–4 см.

2. **Виргинильные (*v*)** – формируются типичные для вида черты жизненной формы, генеративные органы отсутствуют. Начальная фаза (*v*₁) характеризуется началом быстрого роста в высоту, общая высота особей – 2,5–3,5 м, диаметр ствола – 4–6 см, крона еще имеет черты имматурного состояния; средняя фаза (*v*₂) характеризуется усиленным ростом особей в высоту (общая высота 3,5–12,0 м, диаметр ствола – 5–10 см), крона расположена в верхней части ствола, часто особь вытягивается в сторону наиболее освещенных участков полога, приобретая характерный наклон ствола; завершающая фаза (*v*₃) – переходная от виргинильного к генеративному состоянию, особи имеют высоту 11,0–17,0 м, диаметр ствола – 8–16 см, расположенную в верхней части ствола крону, полностью характерную для генеративных особей.

3. **Молодые генеративные (*g*₁)** характеризуются появлением генеративных органов, процессы новообразования преобладают над отри-

ранием, все взрослые структуры сформированы; особи имеют общую высоту 15,0–19,0 м, диаметр ствола 15–20 см, плодоношение необильное, нерегулярное.

4. **Средневозрастные генеративные (g_2)** – процессы новообразования и отмирания уравновешиваются, особи имеют максимальные размеры (общая высота 18,0–27,0 м, диаметр – 19,0–48,0 см), максимальное число генеративных органов, максимальный ежегодный прирост биомассы.

5. **Старые генеративные (g_3)** – процессы отмирания начинают преобладать, снижается генеративная функция, ослабевают процессы корне- и побегообразования; диаметр особей достигает 64,0 и более см, высота может уменьшаться за счет облома скелетных ветвей вершины.

Помимо указанных возрастных состояний также учитывалось и сенильное, но в силу немногочисленности особей, находящихся в данном состоянии, невозможно было их включить в анализ. В связи с этим в работе они не использовались.

Анализ структуры мозаик. Обычно при исследовании пространственного расположения особей (в том числе – древесных) используется функция парной корреляции $g(r)$ [23]. Однако, как показано в [24], использование одной статистической функции позволяет описать структуру только в том случае, когда она близка к однородной. При явной неоднородности мозаики для описания ее структуры требуется 3–4 статистические функции. Поэтому в данной работе использовались: а) функция парной корреляции $g(r)$; б) функция $K_2(r)$; в) функция сферического контакта $H_s(r)$; г) распределение расстояний до k -го соседа $D_k(r)$ [25].

При использовании этих функций строится усредненная эмпирическая кривая (на основе данных) и кривая на основе так называемой нуль-модели (предполагающей отсутствие связей между точками). Если эмпирическая кривая функции отклоняется от нуль-модели и помимо того выходит за пределы так называемых имитационных интервалов, то эффект считается статистически значимым [25]. Имитационные интервалы строятся с использованием метода Монте-Карло [24].

Функция парной корреляции показывает относительную плотность точек на дистанции r от «средней» (фокальной) 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 на дистанции r . Функция $K_2(r)$ показывает изменение относительной плотности точек на дистанции r от фокальной 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 . Наоборот, расположение эмпирической кривой выше кривой нуль-модели говорит о разреженном расположении точек до дистанции r . В тех случаях, когда мозаики имеют явно выраженную агрегацию, функция $K_2(r)$ позволяет получить более точные результаты, чем функция парной корреляции. Дистанции, на которых выявляется агрегированное расположение с использованием функций $g(r)$ и $K_2(r)$, можно трактовать как средние радиусы групп точек. Кумулятивная функция $H_s(r)$ показывает вероятность обнаружить первую точку 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 показывает вероятность обнаружить k -го соседа в пределах дистанции r от фокальной точки. Часто используется функция $D_1(r)$, которая показывает вероятность обнаружить первую соседнюю точку. Помимо этого, когда с использованием функции $K_2(r)$ 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) использованы для анализа структуры мозаики имматурных и генеративных особей. Данные ППП 72-2013 (10,5 га) использованы для анализа структуры мозаик виргинильных, молодых генеративных и генеративных особей. В процессе анализа особи в отдельных возрастных состояниях были объединены в условные группы, обозначенные следующими индексами: а) $im_1 + im_2 + im_3$; б) $v_1 + v_2$; в) $v_3 + g_1$; г) $g_2 + g_3$.

Такое объединение выполнено потому, что растения в некоторых возрастных состояниях, особенно v_3 и g_1 , слишком малочисленны для анализа (требуется не менее 50–70 особей) [25]. Виргинильные особи третьей подгруппы объединены с генеративными особями первой подгруппы, поскольку они находятся в переходном состоянии, которое зависит не от их физиологического развития, а от условий среды. С использованием перечисленных выше статистических показателей исследовалась структура

расположения особей в каждой группе (одномерный анализ), а также сравнивалось расположение средне- и старовозрастных генеративных особей с иматурными и виргинильными (двумерный анализ). Анализ выполнялся с помощью программы Programita [26]. Для одномерного анализа использовалась нуль-модель CSR (complete spatial randomness), т.е. предположение, что растения должны быть расположены случайно; для двумерного анализа – нуль-модель «antecedent conditions», т.е. предположение, что особи одной группы расположены независимо от особей другой группы, но при этом принимается во внимание, что одна группа (генеративные растения) образовалась значительно раньше, чем другая (иматурные или виргинильные особи). Имитационные пределы построены на основе 199 имитаций исходных мозаик. С использованием функции

$D_k(r)$ найдены вероятности обнаружения 1, 2, 4, 6, 8, 12, 16, 20 и 25-го соседнего растения.

Результаты исследования

В результате перечета, проведенного на пробных площадях, обнаружено 1237 особей *T. amurensis*. Все иматурные особи (ППП 71-2010) имели семенное происхождение. Вегетативное происхождение отмечено приблизительно у 4 % виргинильных особей и у менее чем 1 % молодых генеративных особей (ППП 72-2013).

Иматурные особи *T. amurensis* расположены несколькими обособленными группами (рис. 1,а). Поэтому эмпирическая кривая функции парной корреляции $g(r)$ расположена выше верхнего имитационного интервала (так называемая «виртуальная агрегация» [26]) на всей дистанции анализа (рис. 2,а).

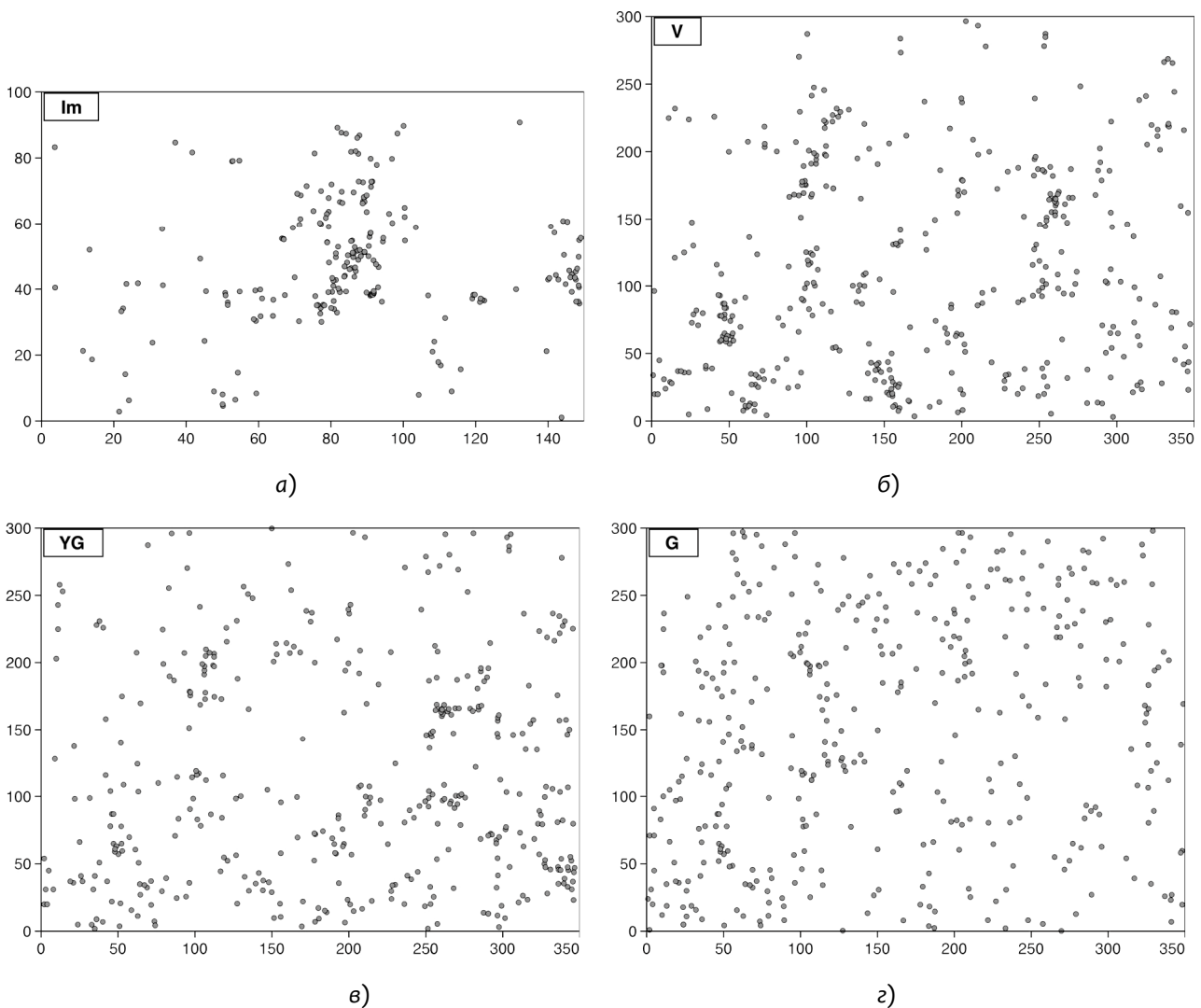


Рис. 1. Расположение особей *Tilia amurensis* в пределах постоянных пробных площадей:

а – $im_1 + im_2 + im_3$; б – $v_1 + v_2$; в – $v_3 + g_1$; з – $g_2 + g_3$

Fig. 1. Location of *Tilia amurensis* species within the permanent trial plots:

а – $im_1 + im_2 + im_3$; б – $v_1 + v_2$; в – $v_3 + g_1$; з – $g_2 + g_3$

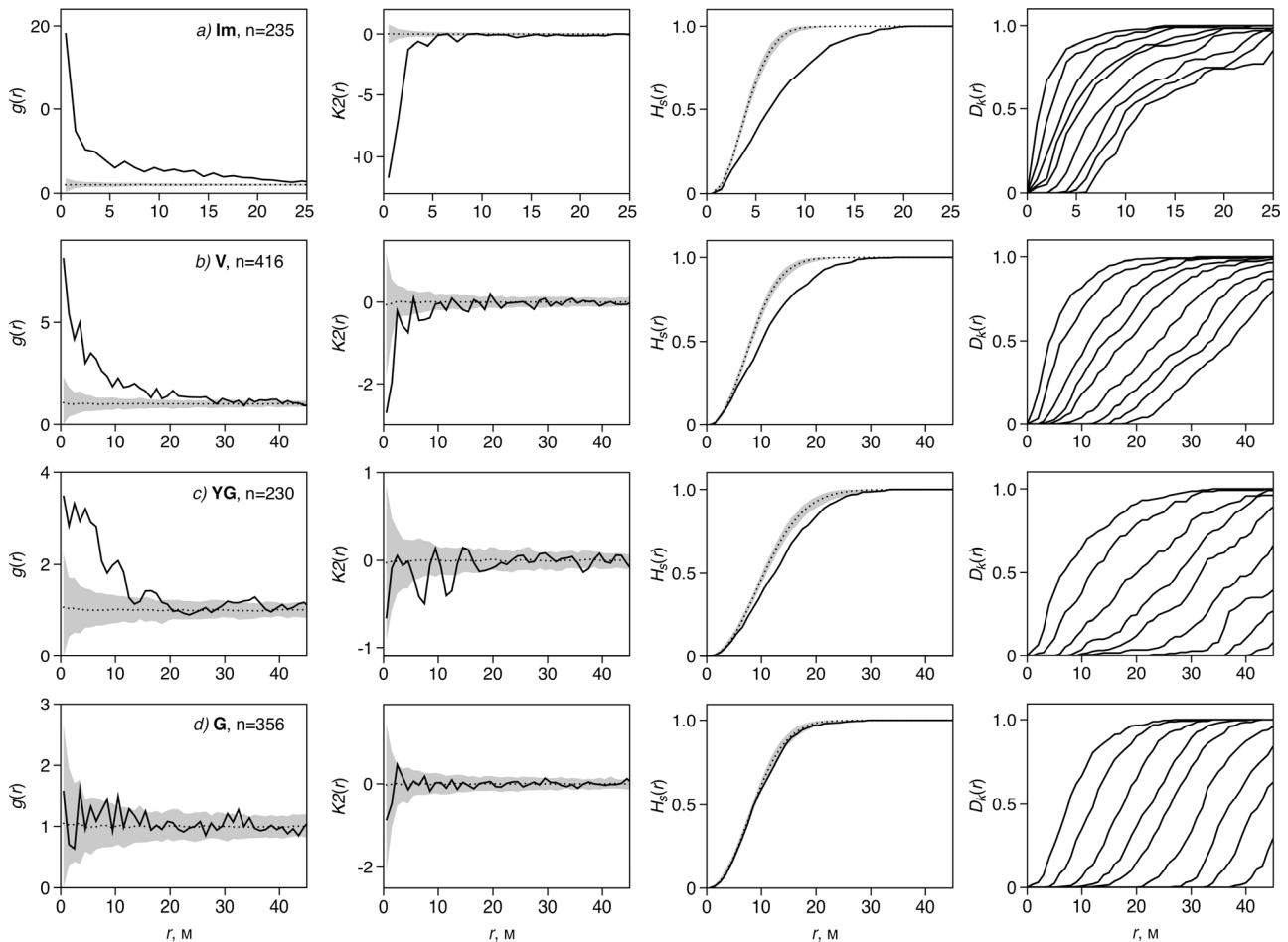


Рис. 2. Характеристика структуры особей *Tilia amurensis* с использованием четырех статистических функций: а – $im_1 + im_2 + im_3$; б – $v_1 + v_2$; в – $v_3 + g_1$; г – $g_2 + g_3$; n – число растений в мозаике. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле – имитационные пределы (нуль-модель CSR)

Fig. 2. Characteristics of the structure of *Tilia amurensis* species using four statistical functions: а - $im_1 + im_2 + im_3$; б - $v_1 + v_2$; в - $v_3 + g_1$; г - $g_2 + g_3$; n is the number of plants in the mosaic. The solid line is an empirical curve, the dashed line is the expected value in accordance with the zero-model, and the grey field is the imitation limits (zero-model CSR)

Функция $K_2(r)$ выявляет агрегированное расположение на нескольких пространственных масштабах: присутствуют группы со средними радиусами 4,5, 7,5, 14,5 и 16,5 м. Сопоставление полученных радиусов групп и серии функций $D_k(r)$ показывает, что в первом случае группы образованы в среднем 17-ю особями, во втором – 26-ю особями, в третьем и четвертом – более чем 26-ю особями. Функция $D_1(r)$ показывает, что у 50 % особей ближайшая соседняя особь расположена в пределах 1,3 м, одиночные особи расположены на удалении до 13 м от ближайших соседних.

Функция $H_s(r)$ выявляет на пробной площади обширные пустые пространства, не занятые особями; их максимальный радиус составляет 19 м. Средний радиус кроны дерева в этом состоянии небольшой (0,5 м). С учетом расстояний между соседними особями (функция $D_1(r)$) можно сделать вывод, что очень немногие из них могут соприкасаться кронами.

Особи в группе $v_1 + v_2$ в большинстве своем расположены большими группами (рис. 1,б). Эмпирическая кривая функции парной корреляции, как и в случае с иматурными особями, расположена выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа (рис. 2,б). Функция $K_2(r)$ выявляет агрегацию на нескольких пространственных масштабах: группы со средним радиусом 1,5 м, образованные 3-мя особями, группы с радиусом 4,5 м (4 особи), радиусом 8,5 м (7 особей), радиусом 11,5 м (9 особей) и 14,5 м (13 особей). Расстояние между соседними особями увеличивается по сравнению с дистанцией между особями в иматурной группе. У половины из них ближайшая соседняя особь находится в пределах 4,2 м, и есть одиночные особи, расположенные на расстоянии до 23 м до ближайших соседних. Размер пустых пространств также увеличивается (немногим меньше, чем в два раза по диа-

метру), максимальный их радиус теперь составляет 28 м. Радиус кроны увеличивается до 1,2 м, но при возросшем расстоянии между особями большинство из них так же, как и в иматурном состоянии, не может контактировать кронами.

Группа особей $v_3 + g_1$ менее многочисленна, чем виргинильные, расположена более случайно, но при этом сохраняются многочисленные группы (рис. 1,в). Функция парной корреляции выявляет группы с радиусом 11,5, 17,5 и 35,5 м (рис. 2,в).

Функция $K2(r)$ дает сходные результаты, выявляя агрегированное расположение на нескольких пространственных масштабах: группы со средним радиусом 7,5 м (до 3-х особей), 12,5 м (5 особей) и 37,5 м (17 особей). Расстояние между соседними особями увеличивается еще больше относительно группы $v_1 + v_2$. У половины из них ближайшие соседние особи расположены в пределах 6,7 м, одиночные особи расположены на расстоянии до 32 м от ближайших соседних. Немного увеличиваются и пустые пространства, не занятые особями – их максимальный радиус теперь составляет до 31 м. Радиус кроны особей увеличивается почти в два раза (2,2 м); с учетом текущих расстояний между деревьями можно говорить, что небольшая их часть расположена на таком расстоянии, что растения контактируют кронами.

Группа $g_2 + g_3$ гораздо более многочисленна, чем группа $v_3 + g_1$, и расположена почти случайно (рис. 1,з). Функция парной корреляции выявляет слабую агрегацию на двух пространственных масштабах, есть группы со средним

радиусом до 12,5–13,5 м и группы с радиусом около 34,5 м (рис. 2,з). При этом функция $K2(r)$ показывает, что особи расположены случайно, есть только небольшая тенденция к разреженному расположению на дистанции 2,5 м. Расстояние между соседними особями в этом возрастном состоянии по сравнению с предыдущим уменьшается, у половины из них ближайшая соседняя особь находится в пределах 7,5 м, а одиночные особи расположены на расстоянии до 24 м от ближайших соседних. Уменьшаются также и пустые пространства, не занятые особями – их максимальный радиус составляет 25 м. Средний радиус кроны увеличивается по сравнению с предыдущим возрастным состоянием почти в два раза (4,3 м), поэтому около половины особей соприкасаются кронами.

При сопоставлении структуры мозаик средне- и старовозрастных генеративных и иматурных растений функция парной корреляции показывает сегрегацию на дистанциях от 0,5 до 7,5 м и «притягивание» на дистанциях от 17,5 м и более (рис. 3,а). При этом функция $K2(r)$ показывает в целом независимое расположение особей, сегрегация выявляется только на дистанциях 16,5–18,5 м. Функция $D_1(r)$ показывает, что у половины генеративных особей ближайшее иматурное находится в пределах 7,1 м, таким образом, большая их часть расположена за пределами крон деревьев. При сопоставлении структуры мозаик групп $v_1 + v_2$ и $g_2 + g_3$ функция парной корреляции показывает отчетливую сегрегацию генеративных и виргинильных особей на дистанциях от 1,5 до 6,5 м (рис. 3,б).

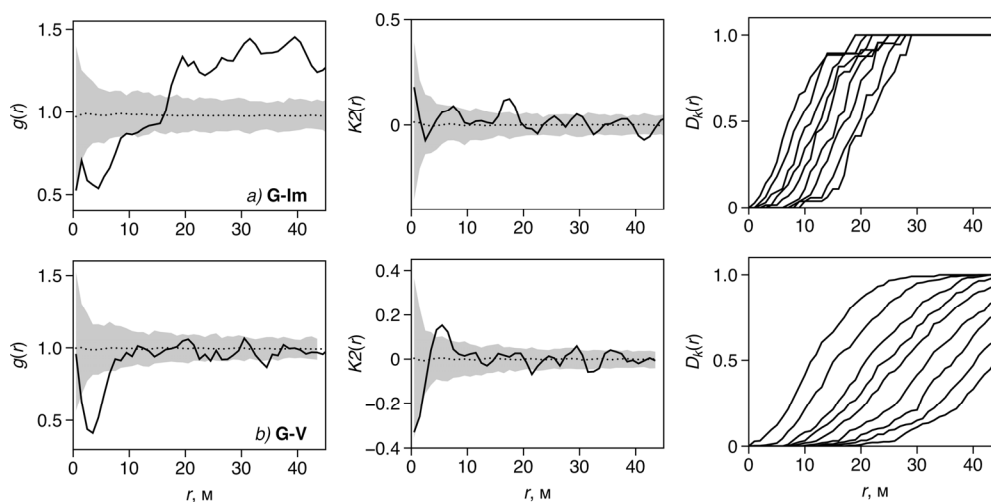


Рис. 3. Связь мозаик средне- и старовозрастных генеративных особей *Tilia amurensis* с мозаиками иматурных (а) и виргинильных (б) особей. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле – имитационные пределы (нуль-модель «antecedent conditions»)

Fig. 3. Connection between mosaics of medium- and old-growth generative species *Tilia amurensis* and mosaics of immature (a) and virginal (b) species. The solid line is an empirical curve, the dashed line is the expected value in accordance with the zero-model, and the grey field is the imitation limits (zero-model “antecedent conditions”)

На больших дистанциях функция показывает независимое расположение особей. Функция $K2(r)$ показывает тенденцию к притягиванию на дистанциях 0,5–1,5 м и затем сегрегацию на дистанциях 4,5–6,5 м. На больших дистанциях также расположение особей независимое. У половины особей ближайшая виргинильная особь расположена в пределах 11,2 м.

Обсуждение результатов исследования

Семена *T. amurensis* распространяются главным образом ветром [13]. Для того, чтобы они могли отлететь на большее расстояние от материнского дерева (около 20–30 м), соцветия имеют специальный прицветный лист, играющий роль своеобразного паруса. Дополнительно семена распространяются многими животными – в частности, сойками, поползнями, свиристелями, мелкими грызунами [15], которые могут переносить их на гораздо большие расстояния. Относительно высокая плотность расположения генеративных особей и участие животных в переносе семян приводит к тому, что на формирование популяционной мозаики не может действовать фактор ограниченного распространения семян, указываемый, в частности, для тропических древесных видов [2]. Как показывают полученные нами результаты, особи в имматурном состоянии имеют семенное происхождение, при этом они накапливаются и образуют группы. Согласно имеющимся в литературе данным [15], субстратом для прорастания семян *T. amurensis* служит лесная подстилка из перепревших мягких листьев деревьев и кустарников. Поскольку в пределах пробных площадей подстилка из листьев покрывает практически всю поверхность земли, то всходы липы могут появляться повсеместно, что подтверждается наблюдениями, сделанными в ходе сбора данных на ППП 71-2010.

Даже в силу того, что молодые особи *T. amurensis* считаются теневыносливыми [5], они могут находиться в угнетении не более 20 лет. Существовать под пологом, как, например, имматурные особи *P. koraiensis*, *P. ajanensis* и *A. nephrolepis*, периоды угнетения которых могут продолжаться 100 и более лет, особи *T. amurensis* не способны. Именно поэтому особи *T. amurensis* могут накапливаться и сохраняться в пределах окон, образовавшихся относительно недавно. Это означает, что наблюдаемые группы имматурных растений нескольких пространственных масштабов (радиусов) отражают историю нарушений древостоя за последние десятилетия [16, 17].

Небольшие группы с радиусом около 4–7 м соответствуют по размерам окнам, образова-

ным в результате вывала отдельных деревьев (радиусы крон генеративных деревьев составляют 3–8 м). Размер таких окон при ветровалах обычно не превышает 200–250 м² [18]. Группы больших радиусов (14–16 м) появляются как следствие образования нескольких смежных окон, причем их образование не обязательно должно происходить одновременно. Наконец, наличие разрозненных отдельных особей может быть следствием появления небольших просветов в пологе (обломанная крупная ветвь или вершина дерева и т.д.). В работе [12] показано, что подрост *T. amurensis* образует группы с площадью около 18 м², что совпадает с размером окна, образующегося при выпадении дерева с радиусом кроны около 2,5 м.

Переход из имматурного в виргинильное состояние происходит быстро, о чем свидетельствует абсолютный возраст особей в виргинильном состоянии, составляющий всего 20–60 лет [16]. Причем в это состояние переходит около трети имматурных особей, что значительно больше, чем у остальных видов деревьев [16]. Поскольку особи *T. amurensis* обладают сравнительно высокой скоростью роста, то группы особей, размеры которых связаны с размерами окон, сохраняются и в виргинильном возрастном состоянии.

Сопоставление числа особей, образующих мозаики в виргинильном и молодом генеративном состоянии, показывает, что процесс изреживания продолжается вплоть до перехода деревьев в генеративное состояние и, по всей видимости, выживают только те особи, которые успевают выйти в полог древостоя быстрее ближайших соседних. Поэтому к молодому генеративному состоянию некоторые группы, хотя сохраняются и имеют сходные с предыдущими состояниями размеры, но становятся значительно более разреженными, и расположение особей в целом становится более близким к случайному. Данные признаки говорят о том, что у *T. amurensis*, как и у других видов [28, 29], при переходе от имматурного состояния к виргинильному происходит повышение потребности в свете.

К генеративному состоянию от изначальных групп остаются единичные особи, которые накапливаются, поскольку находятся в этом состоянии более длительное время [16]. Поэтому в целом расположение средне- и старовозрастных генеративных особей практически случайно, с редкими группами радиусом около 12–13 м. Более выраженное накопление особей может происходить только в тех местах, где есть наиболее благоприятные условия, т.е. корреляция с факторами, определяемыми топографией [6]. Этим может объясняться наличие крупных

групп с радиусом порядка 35 м. Но процесс накопления продолжается относительно недолго, поскольку продолжительность жизни деревьев *T. amurensis* относительно невелика и составляет не более 250 лет [16].

Выявляемая функцией парной корреляции сегрегация мозаик средне- и старовозрастных генеративных и иматурных особей на небольших масштабах, сменяющаяся агрегацией на больших масштабах, объясняется тем, что иматурные особи расположены несколькими плотными группами. В этом случае более точный результат дает функция $K2(r)$, которая показывает, что расположение особей на самом деле независимое. Таким образом, оно обуславливается не наличием или отсутствием генеративных особей, а наличием или отсутствием подходящих условий (световых окон). По той же причине более точные результаты дает функция $K2(r)$ и в случае сравнения мозаик средне- и старовозрастных генеративных и виргинильных особей. Поскольку *T. amurensis* часто образует побеги из спящих почек в основании ствола, что также отмечалось в работах [16, 17], то наблюдается некоторая агрегация виргинильных особей рядом с генеративными на небольших масштабах. Последующая сегрегация до дистанций около 7 м объясняется тем, что для развития виргинильных особей нужны окна в пологе, а они чаще образуются в отдалении от генеративных особей, поскольку сами по себе генеративные деревья «маркируют» относительно недавние окна. Поэтому в целом можно заключить, что генеративные особи не препятствуют, но и не способствуют развитию как иматурных, так и виргинильных растений своего вида. Также можно отметить, что общая схема развития *T. amurensis* в кедрово-широколиственном лесу совпадает с другими основными исследованными видами: *P. koraiensis*, *A. nephrolepis* и *P. ajanensis* [27, 30, 31]. Отличия выявляются, например, в требованиях к субстрату при прорастаниях семян. Если для прорастания *T. amurensis* и *P. koraiensis* [27] субстрат не важен, то для *A. nephrolepis*, а еще

более для *P. ajanensis* успешное развитие на начальных этапах во многом зависит от наличия подходящего субстрата [30, 31]. В то же время, несмотря на различие особенностей прохождения того или иного этапа у каждого вида, формирование мозаики пространственного размещения особей у всех видов идет от группового к случайному.

Заключение

В ходе исследования впервые было проведено изучение пространственного расположения особей *T. amurensis* в ненарушенном кедрово-широколиственном лесу, описаны особенности формирования мозаичной структуры и прохождения стадий онтогенеза данного вида.

Результаты работы показали, что преобразование структуры мозаик *T. amurensis* при прохождении ими возрастных состояний, как и у других исследованных видов кедрово-широколиственных лесов (*P. koraiensis*, *P. ajanensis*, *A. nephrolepis*), идет по пути от группового размещения в иматурном состоянии к случайному в генеративном.

При этом образование групп иматурных, виргинильных и молодых генеративных растений не может быть обусловлено ни требованием к субстрату для прорастания семян, ни ограниченным их распространением, ни также взаимодействием растений друг с другом, поскольку они находятся слишком далеко друг от друга. Основную роль в образовании групп растений и в целом в процессе формирования мозаики *T. amurensis* в масштабах нескольких гектар играет локальная история нарушений древостоя, т.е. распределение по времени и территории моментов образования окон, приводящих к изменению освещенности и других экологических условий.

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

Библиографический список

1. Ecology / ed. by R. E. Ricklefs. – Heidelberg, 1990. – 896 p.
2. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography / ed. by S. P. Hubbel. – Princeton : Princeton University press, 2001. – 390 p.
3. Watt, A. S. Pattern and process in plant community / A. S. Watt // The Journal of Ecology. – 1947. – Vol. 35, № 1/2. – P. 1–22.
4. Whittaker, R. H. The role of mosaic phenomena in natural communities / R. H. Whittaker, S. A. Levin // Theoretical population biology. – 1977. – Vol. 12. – P. 117–139.
5. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest / Z. Hao, J. Zhang, B. Song, J. Ye, B. Li // Forest Ecology and Management. – 2007. – Vol. 252. – P. 1–11.
6. Liu, Y. Y. Spatial distribution patterns and dynamics of four dominant tree species in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest / Y. Y. Liu, G. Z. Jin // Advances in biodiversity conservation and research in China IX. China Meteorological Press. – 2012. – P. 278–296.

7. Radoglou, K. A review on the ecology and silviculture of limes (*Tilia cordata* Mill., *Tilia platyphyllos* Scop. and *Tilia tomentosa* Moench.) in Europe / K. Radoglou, D. Dobrowolska, G. Spyroglou, V. N. Nicolescu // Die Bodenkultur. – 2009. – Vol. 60, № 3. – P. 9–19.
8. Кищенко, И. Т. Рост и развитие интродуцированных видов рода *Tilia* L. (*Tiliaceae*) в условиях Карелии / И. Т. Кищенко // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Естественные науки. – 2015. – № 4. – С. 56–65.
9. Abrams, M. D. Dendroecology and species co-existence in an old-growth *Quercus*–*Acer*–*Tilia* talus slope forest in the central Appalachians, USA / M. D. Abrams, Ch. M. Ruffner, Th. DeMeo // Forest Ecology and Management. – 1998. – Vol. 106. – P. 9–18.
10. Liu, Y. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest / Y. Liu, F. Li, G. Jin // Journal of Plant Interactions. – 2014. – Vol. 9, № 1. – P. 745–753.
11. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? / J. Nowak, V. Trotsiuk, O. Sykora, M. Svoboda, M. Chytry // Holocene. – 2014. – Vol. I–II. – P. 1–11.
12. Ishikawa, Y. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East / Y. Ishikawa, P. V. Krestov, K. Namikawa // Journal of Vegetation Science. – 1999. – Vol. 10. – P. 439–448.
13. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока / отв. ред. Н. В. Усенко. – Хабаровск : Хабаровское книжное издательство, 1969. – 416 с.
14. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North-Eastern China / Y. Zhang, I. Drobyshev, L. Gao, X. Zhao, Y. Bergeron // Dendrochronologia. – 2014. – Vol. 32. – P. 21–31.
15. Комарова, Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня) / Т. А. Комарова. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – 224 с.
16. Omelko, A. M. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia / A. M. Omelko, O. N. Ukhvatkina, A. A. Zhmerenetsky // Forest Ecology and Management. – 2016. – Vol. 360. – P. 221–234.
17. Ухваткина, О. Н. Режим естественных нарушений как фактор, определяющий формирование древостоя кедрово-широколиственного леса юга российского Дальнего Востока / О. Н. Ухваткина, А. М. Омелько, А. А. Жмеренецкий, В. С. Гусев // Журнал Сибирского федерального университета. Сер.: Биология. – 2015. – Т. 8, № 4. – С. 441–458.
18. Zhao, X. H. Correlations between canopy gaps and species diversity in broadleaved and Korean pine mixed forests / X. H. Zhao, C. Y. Zhang, J. M. Zheng // Frontiers of Forestry in China. – 2006. – Vol. 4. – P. 372–378.
19. Кожевникова, Н. К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна / Н. К. Кожевникова // Сибирский экологический журнал. – 2009. – № 5. – С. 693–703.
20. Кедровые леса Дальнего Востока / отв. ред. Б. П. Колесников // Труды Дальневосточного филиала Академии наук СССР. Сер.: Ботаническая. – 1956. – Т. 2, вып. 4. – 262 с.
21. Smirnova, O. V. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers / O. V. Smirnova, M. V. Bobrovskii // Russian Journal of Ecology. – 2001. – Vol. 32. – P. 159–163.
22. Комарова, Т. А. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня / Т. А. Комарова, О. Н. Ухваткина, А. Д. Трофимова // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – № 5. – С. 81–92.
23. Ripley, B. D. Spatial Statistics / B. D. Ripley – N.Y. : John Wiley and Sons, 1981. – 272 p.
24. Wiegand, T. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology / T. Wiegand, F. He, S. P. Hubbel // Ecography. – 2013. – Vol. 36. – P. 92–103.
25. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns / ed. by J. B. Illian, A. Penttinen, H. Stoyan, D. Stoyan. – Chichester : John Wiley and Sons, 2008. – 536 p.
26. Wiegand, T. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology / T. Wiegand, K. A. Moloney // Oikos. – 2004. – Vol. 104. – P. 209–229.
27. Ухваткина, О. Н. Особенности жизненной стратегии сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в поздесукцессионном хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня / О. Н. Ухваткина, А. М. Омелько // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2016. – Т. 8, № 36. – С. 164–179.
28. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету / О. И. Евстигнеев // Биологические науки. – 1991. – Т. 8, № 332. – С. 20–29.
29. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса / О. И. Евстигнеев // Лесоведение. – 1996. – № 6. – С. 26–35.
30. Ухваткина, О. Н. Формирование пространственной структуры популяции *Picea ajanensis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге российского Дальнего Востока / О. Н. Ухваткина, А. М. Омелько // Растительные ресурсы. – 2017. – Т. 53, № 1. – С. 70–87.
31. Формирование популяционной мозаики *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока / Т. Я. Петренко, А. М. Омелько, А. А. Жмеренецкий, О. Н. Ухваткина, Л. А. Сибирина // Растительные ресурсы. – 2017. – Т. 53, № 4. – С. 480–495.

References

1. *Ecology*. Ed. by R. E. Ricklefs. Heidelberg, 1990, 896 p.
2. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Ed. by S. P. Hubbel. Princeton: Princeton University press, 2001, 390 p.
3. Watt A. S. *The Journal of Ecology*. 1947, vol. 35, no. 1/2, pp. 1–22.
4. Whittaker R. H., Levin S. A. *Theoretical population biology*. 1977, vol. 12, pp. 117–139.
5. Hao Z., Zhang J., Song B., Li J. Ye, B. *Forest Ecology and Management*. 2007, vol. 252, pp. 1–11.
6. Liu Y. Y., Jin G. Z. *Advances in biodiversity conservation and research in China IX*. China Meteorological Press. 2012, pp. 278–296.
7. Radoglou K., Dobrowolska D., Spyroglou G., Nicolescu V. N. *Die Bo-denkultur* [A review on the ecology and silviculture of limes (*Tilia cordata* Mill., *Tilia platyphyllos* Scop. and *Tilia tomentosa* Moench.) in Europe]. 2009, vol. 60, no. 3, pp. 9–19.
8. Kishchenko I. T. *Bulletin of the Northern (Arctic) Federal University. Natural Sciences*. 2015, no. 4, pp. 56–65.
9. Abrams M. D., Ruffner Ch. M., DeMeo Th. *Forest Ecology and Management*. 1998, vol. 106, pp. 9–18.
10. Liu Y., Li F., Jin G. *Journal of Plant Interactions*. 2014, vol. 9, no. 1, pp. 745–753.
11. Nowak J., Trotsiuk V., Sykora O., Svoboda M., Chytry M. *Holocene*. 2014, vol. I–II, pp. 1–11.
12. Ishikawa Y., Krestov P. V., Namikawa K. *Journal of Vegetation Science*. 1999, vol. 10, pp. 439–448.
13. *Derevyta, kustarniki i liany Dalnego Vostoka* [Trees, bushes and vines of the Far East]. Edited by N. V. Usenko. Khabarovsk: Khabarovsk Publishing House, 1969, 416 p.
14. Zhang Y., Drobyshev I., Gao L., Zhao X., Bergeron Y. *Dendrochronologia*. 2014, vol. 32, pp. 21–31.
15. Komarova T. A. *Semennoye vozobnovleniye rasteny na svezhikh garyakh (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya)* [Seed renewal of plants on fresh fumes (forests in the Southern Sikhote-Alin)]. Vladivostok: Far East Branch of the Russian Academy of Science Publ., 1986, 224 p.
16. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. *Forest Ecology and Management*. 2016, vol. 360, pp. 221–234.
17. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Gusev V. S. *Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Ser.: Biologiya* [The regime of natural disturbances as a factor determining the formation of the cedar-broad-leaved forest stand in the South of the Russian Far East]. 2015, vol. 8, no. 4, pp. 441–458.
18. Zhao X. H., Zhang C. Y., Zheng J. M. *Frontiers of Forestry in China*. 2006, vol. 4, pp. 372–378.
19. Kozhevnikova N. K. *Siberian Journal of Ecology*. 2009, no. 5, pp. 693–703.
20. *Proceedings of the Far East Branch of the USSR Academy of Sciences. Botanical series*. 1956, vol. 2, iss. 4, 262 p.
21. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. *Russian Journal of Ecology*. 2001, vol. 32, pp. 159–163.
22. Komarova T. A., Ukhvatkina O. N., Trofimova A. D. *Bulletin of the Botanical Garden Institute, Far East Branch of the Russian Academy of Science*. 2010, no. 5, pp. 81–92.
23. Ripley B. D. *Spatial Statistics*. New York: John Wiley and Sons, 1981, 272 p.
24. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. *Ecography*. 2013, vol. 36, pp. 92–103.
25. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Ed. by J. B. Illian, A. Penttinen, H. Stoyan, D. Stoyan. Chichester: John Wiley and Sons, 2008, 536 p.
26. Wiegand T., Moloney K. A. *Oikos*. 2004, vol. 104, pp. 209–229.
27. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2016, vol. 8, no. 36, pp. 164–179.
28. Evstigneyev O. I. *Biological Sciences*. 1991, vol. 8, no. 332, pp. 20–29.
29. Evstigneyev O. I. *Forest Science*. 1996, no. 6, pp. 26–35.
30. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. *Plant resources*. 2017, vol. 53, no. 1, pp. 70–87.
31. Petrenko T. Ya., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Ukhvatkina O. N., Sibirina L. A. *Plant resources*. 2017, vol. 53, no. 4, pp. 480–495.

Жмеренецкий, А. А.

Формирование популяционной мозаики *Tilia amurensis* Rupr. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока / А. А. Жмеренецкий, А. М. Омелько, О. Н. Ухваткина, Т. Я. Петренко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (1). DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-3.