

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Раст. ресурсы. 2018, 54(2): 260—279

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *BETULA COSTATA* (BETULACEAE) В НЕНАРУШЕННОМ КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОМ СООБЩЕСТВЕ НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

© А. А. Жмеренецкий*,¹ А. М. Омелько,¹ О. Н. Ухваткина,¹
Т. Я. Петренко,^{1, 2} 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: zmerenetsky@mail.ru

Охарактеризованы особенности онтогенеза, онтогенетической структуры и формирования популяционной мозаики *Betula costata* Trautv. в ненарушенном кедрово-широколиственном лесу юга российского Дальнего Востока. Исследование выполнено на двух постоянных пробных площадях (1.5 и 10.5 га). Анализ структуры популяционной мозаики выполнен с использованием четырех статистических функций: функции парной корреляции $g(r)$, функции $K2(r)$, функции сферического контакта $H_s(r)$ и функции распределения расстояний до k -го соседа $D_k(r)$. В результате исследования выявлены особенности характера мозаики особей *B. costata* на разных этапах возрастного развития.

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

Исследование формирования и развития растительных сообществ является важным для понимания многих процессов, протекающих в растительном покрове нашей планеты. Совокупность действия различных по своей природе факторов и видовое разнообразие растительных сообществ формируют пространственную мозаику составляющих эти сообщества растений [1—5]. С учетом постоянно возрастающего антропогенного влияния на окружающую среду, приводящего к ее серьезной деградации, одной из наиболее важных экологических проблем является изучение механизмов, контролирующих численность, характер распространения и сосуществование видов в растительных сообществах [6, 7].

Существует мнение, что наиболее устойчивыми лесными экосистемами являются наиболее богатые по видовому разнообразию леса. Сочетание большого числа видов с разнообразными экологическими требованиями и свойствами позволяет устойчиво существовать лесной экосистеме в меняющихся условиях.

Кедрово-широколиственные леса являются наиболее распространенными лесными экосистемами на территории юга Дальнего Востока России (Верхнеуссурийский стационар ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН). Древоостой кедрово-широколиственного леса образован относительно большим числом видов деревьев (до 30 и более на площади 1.5—2 га), при этом каждый из них имеет свои особенности жизненной стратегии. В экосистемах такого типа число факторов, влияющих на формирование и динамику древостоя, достаточно велико, что в совокупности с видовым разнообразием является причиной формирования сложных полидоминантных древостоев [8, 9].

Объектом исследования в данной работе является вид *Betula costata* Trautv., распространенный по всему ареалу кедрово-широколиственных лесов на территории Дальнего Востока России, Северо-Востока Китая, Корейском п-ове [10]. Многие известные исследователи дальневосточных лесов считали данный вид коренным, характерным для длительно развивающихся климаксовых или позднесукцессионных древостоев [8, 9, 11]. В работах Т. А. Комаровой высказывается мнение, что такие признаки, как способность семян к длительному покою в почве и дружному прорастанию после пожаров, быстрые темпы развития растений в ювенильном периоде, высокое обилие ценопопуляций только первого поколения и господство в нарушенных древостоях, характеризуют вид как серийную породу, характерную лишь для начальных этапов сукцессий [12]. Мы рассматриваем этот вид как один из доминантов малонарушенных и ненарушенных кедрово-широколиственных лесов, поскольку он играет значительную роль в составе их древостоев [13, 14].

Несмотря на широкое распространение *B. costata*, до сих пор в литературе есть лишь отдельные отрывочные сведения о биологии и экологии этого вида. Имеются отдельные исследования, посвященные биологии *B. costata* [15, 16]. В некоторых работах наряду с другими видами рассматриваются и некоторые особенности *B. costata* [17—20], но имеющих данных явно недостаточно, а информация об онтогенезе этого вида в литературе практически отсутствует.

Цель данной работы — характеристика особенностей онтогенеза, онтогенетической структуры и формирования популяционной мозаики *B. costata* в ненарушенном кедрово-широколиственном сообществе на юге российского Дальнего Востока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследования

Исследование было проведено на восточном 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 влияния хозяйственной деятельности человека за последние 1000—1200 лет [14].

Для данной территории характерен муссонный климат с относительно длинной и холодной зимой и теплым, дождливым летом. Среднегодовое количество 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) [21].

Территория исследования покрыта смешанными лесами, среди которых преобладают кедрово-широколиственные леса, образующие высотный пояс

до 800 м над ур. моря. Доминирующими видами в древостоях таких лесов являются *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *B. costata*, *Picea jezoensis* (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 [8].

Сбор данных проводили 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, которое относится к центральному типу кедрово-широколиственных лесов (типичные кедровники) на верхней границе распространения сосны корейской, где она формирует смешанные кедрово-еловые и елово-широколиственные леса [8].

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 с расположением деревьев. На ППП 71-2010 учитывались живые растения следующих онтогенетических состояний: имматурные (три фазы), виргинильные (три фазы), генеративные (молодые, средневозрастные и старовозрастные). На ППП 72-2013 учитывались живые растения, начиная с виргинильного онтогенетического состояния.

Для описания хода онтогенеза у растений на пробной площади 71-2010 были проведены промеры общей высоты, диаметра на высоте 1.3 м, высоты начала кроны, радиуса кроны; у имматурных растений также учтен тип субстрата, на котором они произрастают. Основой для описания онтогенеза вида послужила работа О. В. Смирновой и М. В. Бобровского [22]. Для выяснения границ абсолютного возраста в различных онтогенетических состояниях у всех растений, начиная с виргинильного состояния, были взяты керны у основания ствола. Поскольку для выяснения возраста имматурных растений их необходимо срезать у основания, их возраст был определен по образцам, собранным в окрестностях пробной площади в сходных условиях местопроизрастания.

Анализ структуры мозаик

Обычно при исследовании структуры мозаик, образуемых растениями (в том числе древесными), используется функция парной корреляции $g(r)$ [23]. Однако использование одной статистической функции позволяет описать структуру только в том случае, когда она не имеет явной неоднородности [24]. В противном случае для ее описания требуется 3—4 статистические функции. Поэтому в данной работе использовались: а) функция парной корреляции $g(r)$, б) функция $K2(r)$, 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 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 имитационных интервалов, установленных с использованием метода Монте-Карло, эффект считается статистически значимым [25].

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 объектов на дистанции r . Наоборот, расположение эмпирической кривой ниже кривой, полученной с использованием нуль-модели, 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 кривой, полученной с использованием нуль-модели, при данном значении r , то это означает агрегированное расположение объектов до дистанции r . Наоборот, расположение эмпирической кривой выше кривой нуль-модели говорит о разреженном расположении объектов до дистанции r . В тех случаях, когда мозаики имеют явно выраженную агрегацию, 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 объектов. Кумулятивная функция $H_s(r)$ показывает вероятность обнаружить первый объект 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 обнаружить k -го соседа в пределах дистанции r от фокальной точки. Часто используется функция $D_1(r)$, которая показывает вероятность обнаружить первый соседний объект. Помимо этого, когда с использованием функции $K2(r)$ или функции парной корреляции получен средний радиус группы объектов, то набор функций $D_k(r)$ может быть использован для определения среднего числа объектов, образующих группу. Для этого нужно определить, сколько соседних объектов может быть обнаружено в пределах полученного радиуса r .

Данные ППП 71-2010 (1.5 га) использованы для анализа структуры мозаики имматурных растений, 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 объединяли в условные группы: а) имматурные растения (im_1, im_2, im_3), б) виргинильные растения (v_1, v_2), в) молодые потенциально генеративные и генеративные растения (v_3, g_1) и средне- и старовозрастные генеративные растения (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 растений) [25]. Виргинильные растения третьей подгруппы объединены с генеративными 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 исследовали структуру расположения растений в каждой группе (одномерный анализ), а также сравнивали расположение средне- и старовозрастных генеративных растений с имматурными и виргинильными (двумерный анализ). Анализ выполняли с использованием программы Programita [26]. 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», т. е. предположение, что растения одной мозаики расположены независимо от растений другой мозаики. Имитационные пределы строили 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 И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Краткое описание онтогенетических состояний

Краткое описание хода онтогенеза вида выполнено, начиная с имматурного возрастного состояния [22]. Параметры, характерные для каждого возрастного состояния, даны в таблице.

Имматурные (*im*) особи имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных к взрослым растениям; начальная фаза (*im*₁) характеризуется наличием одной-двух ветвей первого порядка при высоте растений до 0.5 м; средняя фаза (*im*₂) характеризуется наличием 2—4 ветвей первого порядка, высотой растений 0.5—1.2 м; в завершающей фазе (*im*₃) растения имеют вытянутую крону, присутствуют 2—3 ветви первого порядка и отдельные ветви второго порядка, общая высота 1.0—2.0 м. Из общего числа учтенных растений 75 % расположены на валеже и пнях.

Виргинильные (*v*) особи. У *B. costata*, как и у других видов растений, в этом возрастном состоянии формируются типичные для вида черты жизненной формы; генеративные органы отсутствуют. Начальная фаза (*v*₁) характеризуется переходом к быстрому росту в высоту, крона еще имеет отдельные черты имматурного состояния, веретеновидная (овальная) от половины до 2/3 длины ствола, ветвление в основном до второго порядка, присутствуют ветви 3—4-го порядков. Средняя фаза (*v*₂) характеризуется усиленным ростом растений в высоту, крона веретеновидная (овальная), расположена в верхней части ствола (занимает менее 2/3 длины ствола), часто растение вытягивается

Основные параметры растений *Betula costata* в различных онтогенетических состояниях

The main characteristics of *Betula costata* plants of different ontogenetic stages

Онтогенетическое состояние Ontogenetic stages	Число образцов, экз. Number of samples, pcs	Возраст, лет Age, years		DBH, см (±SD)	H, м (±SD)	H _c , м (±SD)	R _c , м (±SD)
		min	max				
<i>im</i>	136	1	43	—	0.5 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1
<i>v</i> ₁	13	41	60	—	1.7 ± 0.5	1.3 ± 0.3	1.5 ± 0.2
<i>v</i> ₂	25	31	72	2.7 ± 1.4	4.4 ± 1.4	4.0 ± 1.2	1.3 ± 0.2
<i>v</i> ₃	15	46	78	8.8 ± 3.2	10.4 ± 4.4	8.5 ± 3.4	1.5 ± 0.5
<i>g</i> ₁	13	51	120	25.6 ± 2.9	19.5 ± 0.5	12.0 ± 1.6	3.4 ± 1.4
<i>g</i> ₂	22	85	282*	43.9 ± 6.8	23.5 ± 2.9	15.0 ± 1.9	4.4 ± 1.1
<i>g</i> ₃	19	258	340*	60.2 ± 9.7	22.8 ± 8.3	13.3 ± 3.4	5.3 ± 1.1

Примечание. *min* и *max* — минимальное и максимальное число лет, зафиксированное у растений в данном онтогенетическом состоянии. DBH — диаметр растения на высоте 1.3 м, H — высота растения, H_c — высота начала кроны растения, R_c — радиус кроны, SD — стандартное отклонение; * — в связи с тем, что 90 % растений в средневозрастном генеративном и 100 % растений в старовозрастном генеративном состояниях имеют сердцевинную гниль, указанная цифра означает зафиксированное число колец, но не абсолютный возраст растений.

Note. *min* and *max* — minimum and maxim age registered for the plants of the current ontogenetic stage. DBH — plant diameter at height of 1.3 meters, H — height of a plant, H_c — crown base height, R_c — crown radius, SD — standard deviation; * — considering that 90 % of the generative plants and 100 % of the old-generative plants have heartwood decay, the given number indicates the recorded number of rings, but not the absolute plant age.

в сторону наиболее освещенных участков полога, приобретая характерный наклон ствола. Завершающая фаза (v_3) — переходная от виргинильного к генеративному состоянию. Растения имеют яйцевидную, хорошо сформированную крону, расположенную в верхней части ствола, сходную с кроной генеративных особей.

Молодые генеративные (g_1) особи характеризуются появлением генеративных органов, кора блестящая, светло желтая, отслаивающаяся тонкими длинными пластинками, крона яйцевидной формы, высоко поднятая. Процессы новообразования преобладают над процессами отмирания, все взрослые структуры сформированы; однако растения еще не достигают максимальной высоты, семеношение необильное, нерегулярное.

Средневозрастные генеративные (g_2) особи. Растения имеют максимальные размеры, кору буро-желтого иногда более темного цвета, расслаивающуюся на более толстые, твердые пластинки. Форма кроны яйцевидная или округлая, порядок ветвления максимальный, максимальное число генеративных органов, максимальный ежегодный прирост биомассы, процессы новообразования и отмирания уравниваются.

Старые генеративные (g_3) особи. Процессы отмирания начинают преобладать, снижается генеративная функция, ослабляются процессы корне- и побегообразования. Крона округлая, в некоторых случаях отмечается уменьшение порядка ветвления за счет отмирания мелких ветвей; пробуждения спящих почек у ствола и в кроне практически не происходит. Кора буро-желтая, глубокотрещиноватая, диаметр ствола достигает 60 см и более, высота может уменьшаться за счет облома скелетных ветвей.

Онтогенетическая структура

Анализ демографической структуры ценопопуляции показал, что *B. costata* имеет левосторонний онтогенетический спектр с выраженным бимодальным характером с пиками численности в имматурном и средневозрастном генеративном онтогенетических состояниях.

Имматурные растения относительно малочисленны (91 экз./га), из них лишь 10 % имеют нормальную жизненность. До виргинильного возрастного состояния доходит лишь 10 % от всех имматурных растений. Некоторое накопление растений происходит во второй фазе виргинильного возрастного состояния. В то же время отмечается значительное уменьшение доли растений пониженной жизненности к завершению виргинильного периода. Так же как и у *Pinus koraiensis*, у *B. costata* наблюдается накопление числа растений после перехода в генеративное возрастное состояние (g_1 — 6 экз./га, g_2 — 14 экз./га) (рис. 1) [27]. Увеличение растений пониженной жизненности в средневозрастном генеративном состоянии по сравнению с молодым генеративным объясняется большей хрупкостью древесины вида в совокупности с поражением более 80 % деревьев сердцевинной гнилью — при наступлении сильных ветров в весенний и осенний периоды у деревьев часто переламываются скелетные ветви и части кроны. Число старовозрастных генеративных растений 5 экз./га, что значительно ниже, чем средневозрастных (рис. 1).

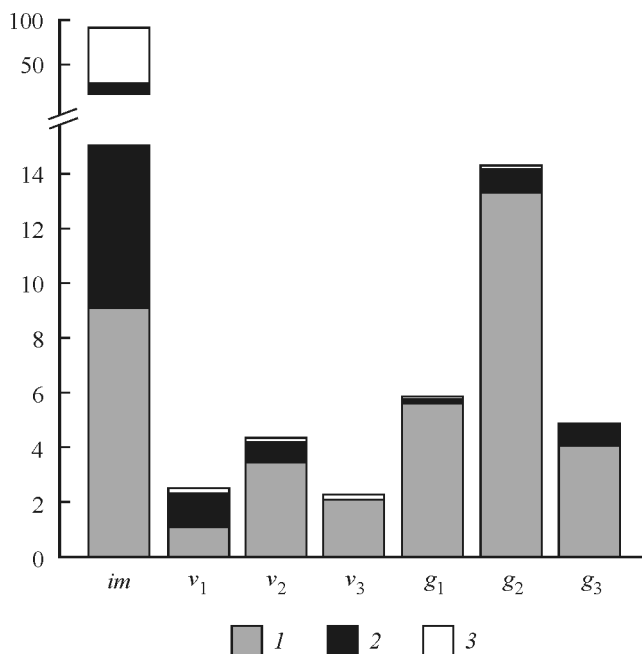


Рис. 1. Число растений *Betula costata* (экз./га) в разных онтогенетических состояниях. 1 — растения нормальной жизнестойкости, 2 — растения пониженной жизнестойкости, 3 — растения низкой жизнестойкости. По горизонтали — онтогенетическая стадия: *im* — иматурные растения, *v*₁ — виргинильные растения начальной фазы, *v*₂ — виргинильные растения промежуточной фазы, *v*₃ — виргинильные растения завершающей фазы, *g*₁ — молодые генеративные растения, *g*₂ — средневозрастные генеративные растения, *g*₃ — старые генеративные растения. По вертикали — количество особей, экз.

Fig. 1. The number of *Betula costata* plants (plants /ha) of different ontogenetic stages. 1 — normal vitality plants, 2 — lowered vitality plants, 3 — low vitality plants. X-axis — ontogenetic stages: *im* — immature plants, *v*₁ — virginal plants of initial phase, *v*₂ — virginal plants of intermediate phase, *v*₃ — virginal plants of completion phase, *g*₁ — young generative plants, *g*₂ — generative plants, *g*₃ — old generative plants. Y-axis — number of plants, pcs.

Пространственная структура

Иматурные растения на пробной площади расположены главным образом в нескольких густых группах (рис. 2, *a*). Эмпирическая кривая функции парной корреляции находится выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа («виртуальная агрегация»). Функция $K2(r)$ показывает агрегацию растений на нескольких пространственных масштабах: группы со средним радиусом около 2.5 м, образованные 16—20 растениями, группы с радиусом около 11.5 м, образованные более чем 26 растениями, и группы с радиусом около 16.5 м, образованные более чем 26 растениями (рис. 3, *a*). Растения расположены очень густо, у половины из них ближайшее соседнее растение находится в пределах 0.6 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 11 м от ближайших соседних. При этом пустые пространства, не занятые растениями, достигают 30 м в радиусе. С учетом среднего радиуса крон деревьев приблизительно 50 % из них могут контактировать кронами друг с другом (рис. 3, *a*).

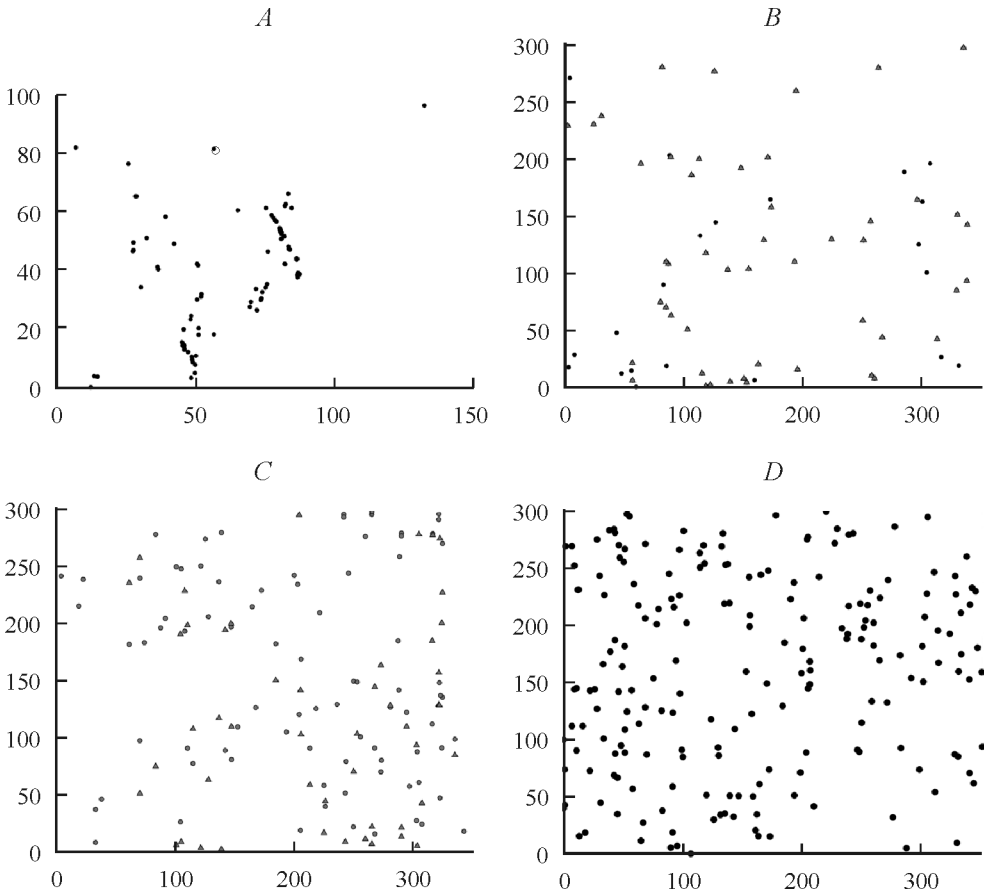


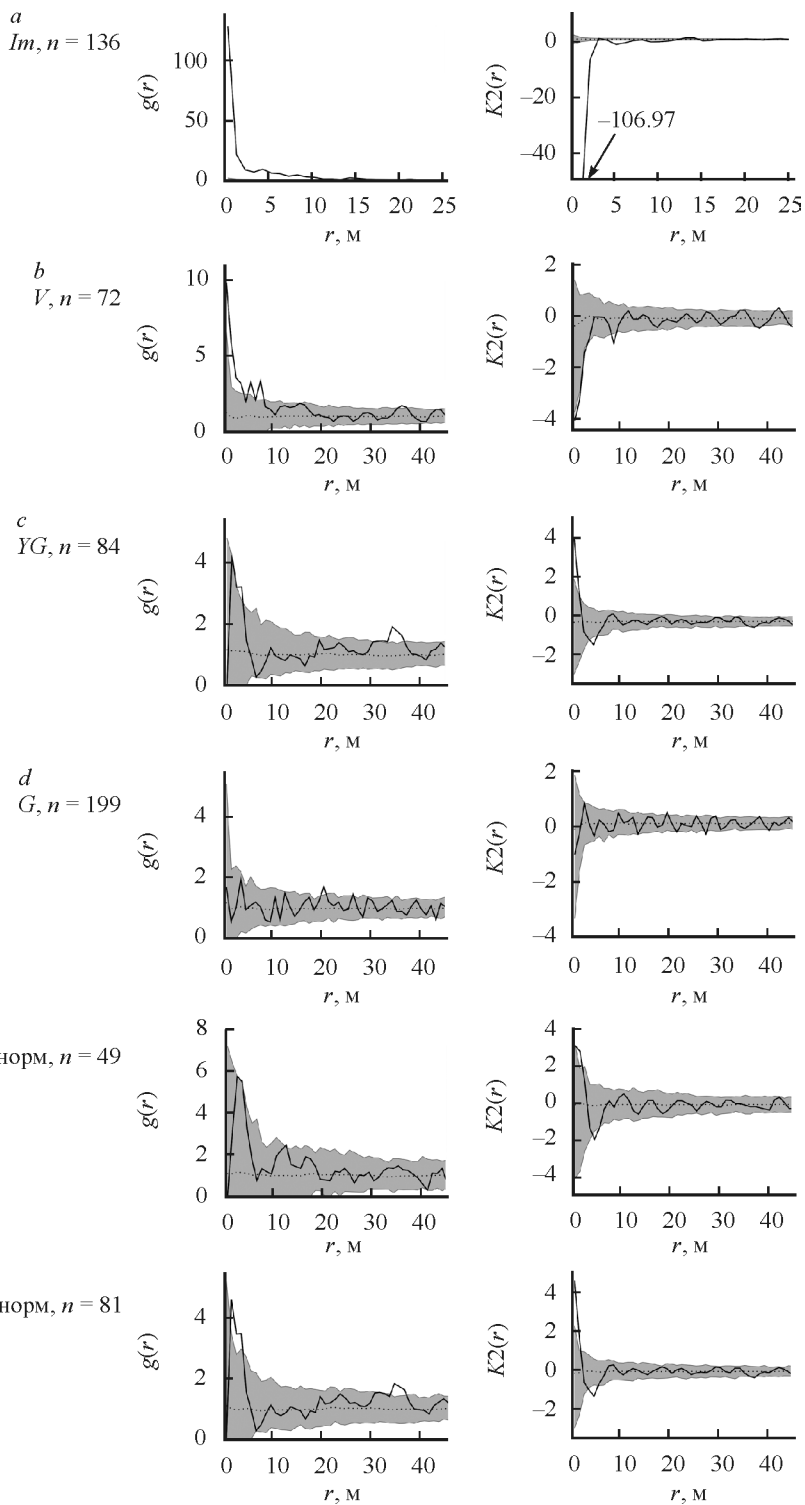
Рис. 2. Расположение растений *Betula costata* в пределах постоянных пробных площадей.

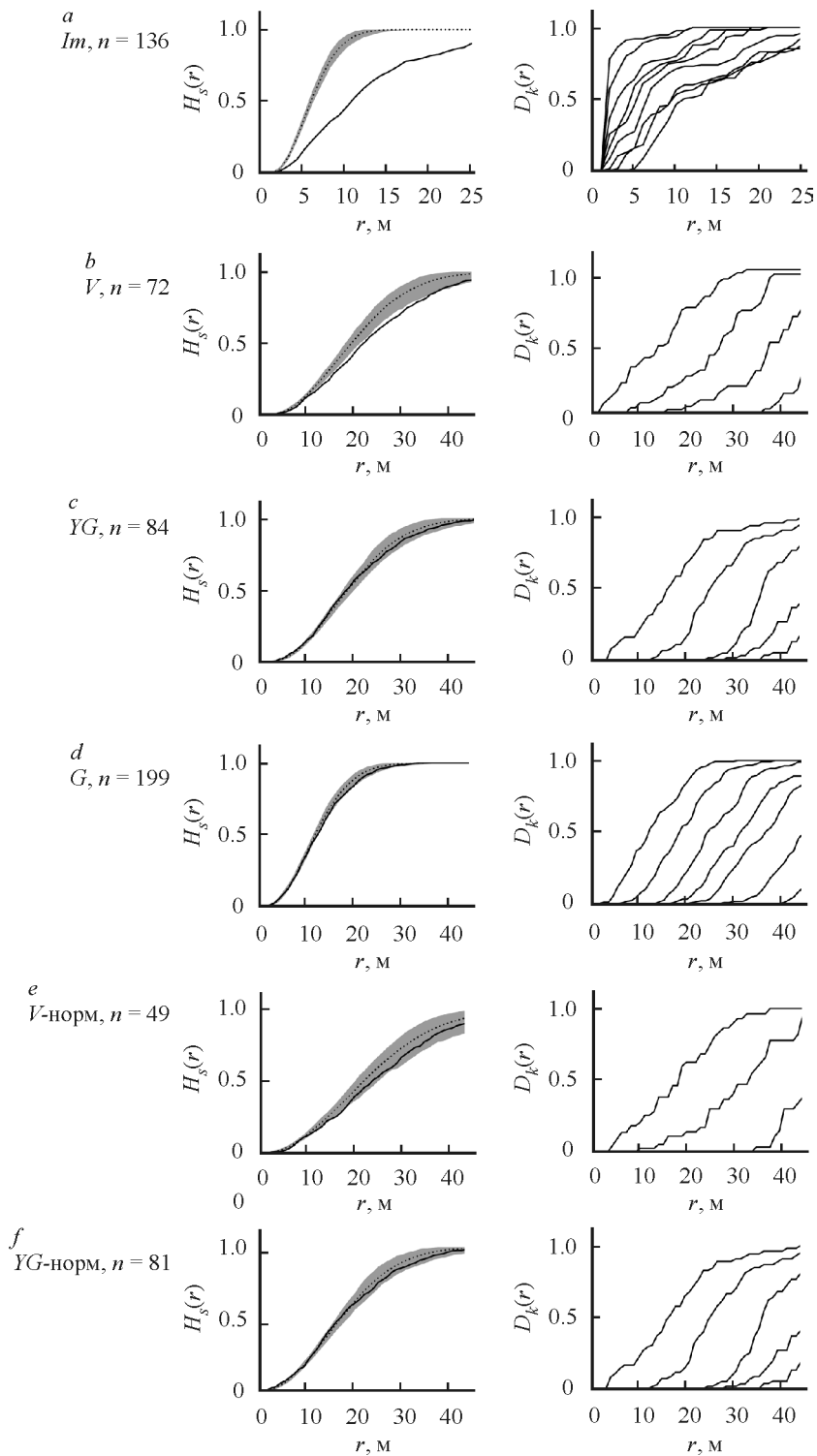
A — иматурные растения ($im_1—im_3$), *B* — виргинильные растения (v_1, v_2), *C* — молодые генеративные растения (v_3, g_1), *D* — средне- и старовозрастные генеративные растения (g_2, g_3). Для рисунков *B* и *C* треугольниками обозначены растения нормальной жизненности, кружками — все остальные растения. По горизонтали и вертикали — относительные координаты растений.

Fig. 2. *Betula costata* plants distribution within the permanent sample plots.

A — immature plants ($im_1—im_3$), *B* — virginal plants (v_1, v_2), *C* — young generative plants (v_3, g_1), *D* — generative and old-generative plants (g_2, g_3). For figures *B* and *C*: the triangles indicate normal vitality plants; the circles — all other plants. X -, Y -axis — relative plant coordinates.

Виргинильные растения очень малочисленны — 6 экз./га (рис. 2, *b*). Функция парной корреляции показывает наличие групп растений с радиусом около 3.5 м. Это согласуется с результатами по функции $K2(r)$, которая показывает наличие групп со средним радиусом около 2.5 м, образованных всего двумя растениями, и групп с радиусом 8.5 м (рис. 3, *b*), образованных также двумя или редко тремя растениями. Расстояния между соседними растениями в этом возрастном состоянии значительно увеличиваются. У половины из них ближайшее соседнее растение расположено в пределах 15 м, одиночные растения находятся на расстоянии до 32 м от ближайших соседних. Также увеличиваются и пустые пространства между деревьями, их радиус превышает 45 м.





При этом средний радиус кроны увеличивается не так значительно, поэтому практически все растения находятся на таком удалении друг от друга, что не могут контактировать кронами (рис. 3, *b*).

Число растений нормальной жизнестойкости приблизительно на 30 % меньше, чем общее число виргинильных растений; это приводит к некоторым изменениям в структуре мозаики (рис. 2, *b*). Эмпирическая кривая функции парной корреляции теперь находится в пределах имитационных интервалов практически на всей дистанции анализа, но есть некоторая тенденция к агрегированному расположению на дистанциях 2.5—3.5 м (рис. 3, *e*). Функция $K2(r)$ выявляет разреженное расположение на дистанциях до 1.5—2.5 м и группы со средним радиусом 4.5 м (2 растения). С уменьшением числа растений несколько увеличиваются расстояния между соседними растениями. У половины из них ближайшее соседнее растение расположено в пределах 17.3 м, одиночные растения находятся на расстоянии до 36.7 м от ближайших соседей. Радиус пустых пространств также превышает 45 м (рис. 3, *e*).

Молодые генеративные растения более многочисленны, чем виргинильные (8 экз./га), и в целом расположены практически однородно (рис. 2, *c*). Функция парной корреляции показывает наличие групп с радиусом около 2.5 м и более крупных групп с радиусом 36.5 м. Эти результаты отчасти согласуются с результатами, полученными с использованием функции $K2(r)$: разреженное расположение растений до радиуса 1.5 м, группы с радиусом 4.5 м, образованные двумя растениями, и группы с радиусом 37.5 м, образованные в среднем 7 растениями. Расстояния между соседними деревьями сходны с таковыми для виргинильного состояния, но дистанция от одиночных растений до ближайших соседей достигает 44 м (рис. 3, *c*). Размер пустых пространств между деревьями составляет 45 м. Учитывая средний радиус крон деревьев в этом состоянии, можно говорить, что подавляющее их большинство не соприкасается кронами друг с другом.

←

Рис. 3. Характеристика структуры мозаик растений *Betula costata*, сделанная с использованием четырех статистических функций.

a — имматурные 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), *e* — виргинильные растения нормального состояния (v_1, v_2), *f* — молодые генеративные растения нормального состояния (v_3, g_1); *n* — число растений в мозаике. *Сплошная линия* — эмпирическая кривая, *пунктирная линия* — ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, *серое поле* — имитационные интервалы (нуль-модель CSR). *По горизонтали* — расстояние, для которого вычислена функция, м. *По вертикали* — значение функции 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. 3. *Betula costata* mosaic structure characteristics described by means of 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* — generative and old-generative plants (g_2, g_3), *e* — normal state virginal plants (v_1, v_2), *f* — normal state young generative plants (v_3, g_1); *n* — the number of plants in the mosaic. *Solid line* — empirical curve, *dotted line* — expected value under null-model, *gray field* — simulation envelopes (CSR null model). *X-axis* — distance, m. *Y-axis* — pair-correlation function $g(r)$, function $K2(r)$, spherical contact distribution function $H_s(r)$, *k*-th neighbor 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 — $D_{25}(r)$.

Численность растений нормальной жизненности приблизительно равна общей численности молодых генеративных растений (т. е. их абсолютное большинство), поэтому параметры структуры мозаики не меняются (рис. 3, *f*).

Генеративные растения гораздо более многочисленны (19 экз./га), но при этом расположены практически случайно (рис. 2, *d*). Функция парной корреляции находится в пределах имитационных интервалов (рис. 3, *d*). Функция $K2(r)$ также остается в пределах имитационных интервалов на всей дистанции анализа. Расстояния между соседними растениями сокращаются, у половины из них ближайшее соседнее растения находится в пределах 11 м, одиночные растения расположены на расстоянии до 25 м от ближайших соседних. Уменьшается и размер пустых пространств, не занятых растениями, их максимальный радиус составляет 31 м (рис. 3, *d*). Учитывая средний радиус крон деревьев, можно говорить, что часть из них (меньше 50 %) находятся на таком расстоянии друг от друга, что могут соприкасаться кронами.

Генеративные и имматурные особи

Поскольку имматурные растения расположены в основном несколькими плотными группами в центральной части пробной площади, то в одних случаях их оказывается очень много рядом с некоторыми генеративными растениями, а в других случаях они практически отсутствуют рядом с генеративными. Поэтому функция парной корреляции показывает агрегацию имматурных растений вокруг генеративных на нескольких пространственных масштабах, функция $K2(r)$ дает аналогичные результаты (рис. 4, *a*). У половины генеративных растений ближайшее имматурное растение расположено в пределах 13.4 м, у 100 % — в пределах 27.9 м, т. е. в среднем, имматурные растения расположены за пределами крон генеративных растений. Однако в случае такого неравномерного расположения имматурных растений усреднение может давать ошибочные результаты (искажение картины).

Генеративные и виргинильные особи

Виргинильные растения расположены главным образом независимо от генеративных растений. Функция парной корреляции выявляет сегрегацию растений на дистанциях 2.5—7.5 м. Функция $K2$ показывает сегрегацию до дистанции 9.5 м (рис. 4, *b*). У половины генеративных растений ближайшее виргинильное растение находится в пределах 23.3 м, у 100 % на расстояниях в пределах 45 м, т. е. виргинильные растения находятся далеко за пределами крон генеративных растений.

Плоды *B. costata* — орешки с двумя перепончатыми крылышками (2.0—2.5 мм), которые массово образуются на деревьях и разлетаются в сентябре—октябре [15]. Огромное количество легких семян, образующихся на каждом дереве [16], приводит к их равномерному распространению и покрытию всей территории пробной площади. В то же время прорастание семян, так же как у *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis*, происходит на участках, не занятых травяной растительностью (свежих вывалах, подкопах животных), и валеже [15, 16]. Судя по тому, что минимальный возраст имматурных растений составляет 1 год, они очень быстро (в течение одного вегетационного периода) переходят из стадии проростка в ювенильную и имматурную. Как показало исследование, 75 % имматурных растений расположены на валеже и пнях.

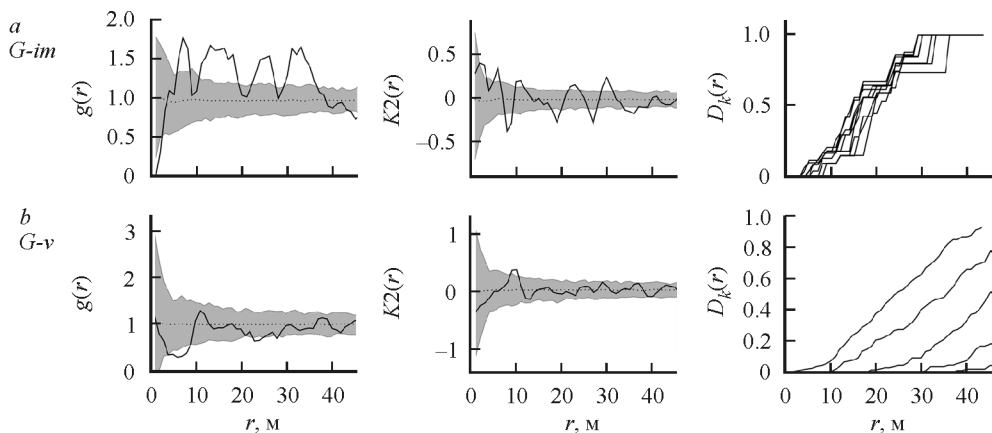


Рис. 4. Характеристика структуры мозаик растений *Betula costata* с использованием трех статистических функций.

a — генеративные-имматурные растения (g_2-g_3/im_1-im_3), *b* — генеративные-виргинильные растения (g_2-g_3/v_1-v_2). Сплошная линия — эмпирическая кривая, пунктирная линия — ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле — имитационные интервалы (нуль-модель). По горизонтали — расстояние, для которого вычислена функция, м. По вертикали — значение функции парной корреляции $g(r)$, функции $K2(r)$, функции распределения расстояний до k -го соседа $D_k(r)$: 1 — $D_1(r)$, 2 — $D_2(r)$, 3 — $D_3(r)$, 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. 4. *Betula costata* mosaic structure characteristic described by means of three statistical functions.

a — generative-immature plants (g_2-g_3/im_1-im_3), *b* — generative-virginal plants (g_2-g_3/v_1-v_2). Solid line — empirical curve, dotted line — expected value under null-model, gray field — simulation envelopes (independence null-model). X-axis — distance, m. Y-axis — pair-correlation function $g(r)$, function $K2(r)$, k -th neighbor 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 — $D_{25}(r)$.

Именно связью с валежом объясняется то, что имматурные растения расположены небольшими группами (рис. 2, *a*). Большая плотность таких групп — это следствие большого числа семян и соответственно проростков. Малое число имматурных растений (всего 91 экз./га), судя по всему, может объясняться небольшой площадью подходящего субстрата для прорастания семян по сравнению с общими размерами пробной площади. Несмотря на то что по литературным данным *B. costata* является одним из наиболее теневыносливых видов среди берез [15], все же ее теневыносливость значительно меньше по сравнению с хвойными видами. Возраст имматурных растений в группах не превышает 43 лет (см. таблицу), в то время как для *Pinus koraiensis*, *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis* он доходит до 100 лет и более [14, 27].

Редкое сочетание этих двух факторов (наличие полуразложившегося валежа и светового окна) приводит к тому, что пространства между группами могут достигать 30 м в радиусе. Для имматурных растений выявлена положительная зависимость их расположения от расположения генеративных растений (рис. 4, *a*), но эта связь больше условная в силу того, что нет прямых ее подтверждений. Скорее всего, такое расположение связано с наличием рядом с генеративными деревьями валежа, необходимого для развития ювенильных и имматурных растений березы. Нет связи и в расположении виргинильных и генеративных растений (рис. 4, *b*). Это все говорит о том, что генеративные

растения не препятствуют, но и не способствуют развитию молодых растений своего вида; однако обеспечивают непрерывный приток семян по всей территории и, таким образом, в условиях достаточного числа материнских деревьев развитие молодых растений зависит только от наличия субстрата и образования окон в пологе древостоя.

Такие виды, как *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* менее требовательны к субстрату, но *Picea jezoensis* активно прорастает и выживает только на полуразложившемся валеже. Важным отличием развития *B. costata* от других видов является ее меньшая (по сравнению с другими видами) теневыносливость. Это определяет то, что число других видов [14] на единицу площади гораздо больше, чем число иматурных растений *B. costata*. Группы других видов плотнее, и они имеют большие размеры [28].

Число виргинильных растений составляет всего 10 % от численности иматурных (рис. 1), возраст виргинильных растений часто совпадает с возрастом иматурных, а деревья с пониженной жизненностью практически полностью исчезают к концу виргинильного периода (рис. 1). Это говорит о том, что у виргинильных растений *B. costata*, как и у других видов [29, 30], происходит повышение потребности в свете по сравнению с иматурными, хотя все же они способны выдерживать некоторое затенение (до 20—30 лет) (табл. 1).

Снижение теневыносливости в виргинильном состоянии приводит к тому, что все группы практически исчезают. Растения расположены очень разреженно; и выявляются относительно обширные пространства, где их совсем нет. В очень немногих случаях из одной группы иматурных растений выживают 2—3 соседние особи, которые оказались в окнах полога древостоя. Случайное расположение виргинильных растений нормальной жизненности (рис. 2, с), показывает, что их появление — это действительно стохастический процесс, на который влияет множество факторов. Наличие групп разного размера является следствием истории нарушений: растений в целом больше на тех участках, где недавно образовывались большие окна или группы окон [13, 31]. Вероятно, именно в этом возрастном состоянии формируется характерная наклонная крона дерева, когда оно для достижения большего количества света вытягивается в сторону окна в пологе древостоя. Учитывая расстояние между соседними растениями и радиус их крон, можно утверждать, что в этом возрастном состоянии за свет они конкурируют только с растениями других видов, но не друг с другом. Таким образом, в течение всего прегенеративного периода (включающего в себя состояние всходов, проростков, ювенильное, иматурное и виргинильное) растения имеют черты пионерной жизненной стратегии [32]: массовое обеспечение семенами, массовое прорастание при благоприятных условиях, быстрый выход в полог или отмирание за относительно короткий (50—70 лет) период.

Молодые генеративные растения несколько более многочисленны, т. е. накопление деревьев начинается после их перехода в генеративное состояние (рис. 1). Возраст растений составляет от 51 до 120 лет (см. таблицу), но структура мозаики молодых генеративных растений сходна с таковой виргинильных растений, поэтому можно говорить, что она сформировалась под действием тех же факторов.

Выраженное накопление растений происходит в средневозрастном генеративном состоянии вследствие наиболее высокого уровня конкурентоспособности растений на этой стадии по сравнению с растениями других онтогенетических стадий. Возраст растений может достигать почти 280 лет (см. таблицу). При этом расположение растений наиболее однородно по сравнению с растениями других видов. Судя по всему, небольшое число прорастающих семян, а

также процесс изреживания, происходящий при завершении имматурного и в течение виргинильного возрастных состояний, компенсируется накоплением генеративных растений; так как заняв свое место в верхнем пологе, они уже не столь сильно зависят от влияния конкуренции. Продолжительное нахождение растений в генеративном возрастном состоянии (более 2/3 от всего жизненного цикла) способствует их накоплению с возрастом. Отдельные растения достигают генеративного состояния в разных местах с частотой, зависящей от истории нарушений, что приводит к формированию их мозаики со случайным расположением.

В средневозрастном и старовозрастном генеративном состояниях наблюдаются растения пониженной жизненности. Это связано с тем, что до 90 % деревьев имеют сердцевинную гниль на протяжении всего ствола [15], вплоть до ветвей 1—2-го порядка. При наличии сильных ветров в осенне-весенний периоды происходит облом скелетных ветвей или слом дерева. Корневая система взрослых растений даже на мелких почвах глубокая, и поэтому вывалов деревьев практически не происходит. Число старовозрастных генеративных деревьев меньше, чем средневозрастных, их возраст составляет более 340 лет [14]; но точно его установить невозможно — все растения имеют сердцевинную гниль более половины радиуса дерева. Длительное время нахождения особей *B. costata* в генеративном онтогенетическом состоянии (до 70 % всей продолжительности жизни дерева) может рассматриваться как проявление С-стратегии [32].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлено, что в старовозрастных кедрово-широколиственных лесах юга Дальнего Востока России популяции *Betula costata* Trautv. имеют левосторонний онтогенетический спектр с признаками бимодальности, характерный для поздне-сукцессионных и климаксовых видов.

Структура мозаик растений *B. costata*, как и других видов-доминантов кедрово-широколиственных лесов, в процессе онтогенеза изменяется от групповой в имматурном состоянии до неоднородной (границы групп становятся менее выраженными) в виргинильном, а позже в генеративном состоянии; расположение растений становится случайным.

В имматурном периоде растения хорошо сгруппированы на нескольких пространственных уровнях. Выделяются группы со средним радиусом около 2.5 м, образованные 16—20 растениями; группы с радиусом около 11.5 м, образованные более чем 26 растениями. Расположение растений очень плотное и размер свободных пространств может достигать 30 метров в радиусе.

В виргинильном периоде выявлено наличие групп с радиусом около 3.5 метров, образованных всего двумя растениями, и групп с радиусом 8.5 м, образованных также двумя или редко тремя растениями. Размер пустых пространств увеличивается и их радиус может превышать 45 метров.

У молодых генеративных растений выявлено наличие групп с радиусом 4.5 м, образованных двумя растениями, и групп с радиусом 37.5 м, образованных в среднем 7 растениями. Расстояния между соседними деревьями сходны с таковыми для виргинильного состояния.

Генеративные растения расположены практически случайно. Расстояния между соседними растениями сокращаются, и уменьшается размер пустых пространств, не занятых растениями; их максимальный радиус составляет 31 м.

Случайное расположение генеративных растений приводит к тому, что их семена покрывают всю территорию леса относительно равномерно. Генеративные растения расположены случайно в результате влияния многих факторов, главным из которых является локальная история нарушений. Весь прегенеративный период, включающий состояния всходов, проростков, ювенильное, имматурное и виргинильное, занимает 50—70 лет, а остальная часть жизни — 200—250 лет и более — проходит в генеративном возрастном состоянии.

Большая численность семян, массовое их прорастание на подходящем субстрате, а также быстрый выход растений в полог древостоя при наличии благоприятных условий — характерные черты R-стратега; в то время как большая продолжительность жизни, значительное преобразование генеративными растениями среды и влияние на растения, которые находятся под пологом, — черты, позволяющие отнести вид к C-стратегам. Таким образом, *B. costata* имеет переходную C-R жизненную стратегию. Присутствие черт, характерных для разных жизненных стратегий, формирует устойчивую самоподдерживающуюся популяцию, несмотря на низкую общую плотность особей.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cooper W. S. 1913. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. — Bot. Gaz. 55 (1): 1—44.
2. Watt A. S. 1947. Pattern and process in plant community. — J. Ecol. 35(1/2): 1—22. <https://doi.org/10.2307/2256497>
3. Whittaker R. H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as population patterns. — Ecol. Monogr. 23: 41—78. <https://doi.org/10.2307/1943519>
4. Whittaker R. H., Levin S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities — Theor. Popul. Biol. 12: 117—139. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90039-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90039-9)
5. Whitmore T. C. 1988. The influence of tree population dynamics on forest species composition. — In: Plant population ecology. Oxford. 271—291.
6. Ricklefs R. E. 1990. Ecology. Heidelberg. 896 p.
7. Hubbel S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton. 390 p.
8. Колесников Б. П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока. — Тр. ДВФ АН СССР. Сер. Бот. 2(4). М.; Л. 264 с.
9. Соловьев К. П. 1958. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск. 367 с.
10. Недолужко В. А., Скворцов А. К. 1996. Сем. Березовые — Betulaceae Gray. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. 8: 9—28.
11. Цымек А. А. 1956. Лиственные породы Дальнего Востока, пути их воспроизводства. Хабаровск. 328 с.
12. Комарова Т. А. 1992. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с.
13. 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. Биол. 8(4): 441—458. doi: 10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458
14. 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
 15. Усенко Н. В. 1969. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск. 416 с.
 16. Комарова Т. А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 224 с.
 17. 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. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.026
 18. 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: 278—296.
 19. 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. doi: 10.1080/17429145.2014.925146
 20. 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
 21. Кожевникова Н. К. 2009. Динамика погоднo-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна. — Сиб. экол. журн. 16(5): 693—703.
 22. Смирнова О. В., Бобровский М. В. 2001. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного покрова. — Экология. 32 (3): 159—163.
 23. Ripley B. D. 1981. Spatial Statistics. N. Y. 272 p.
 24. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. 2013. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. — Ecograph. 36: 092—103. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07361.x>
 25. Illian J. B., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. 2008. Statistical analysis and modelling of spatial point patterns. Chichester. 536 p.
 26. Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. — Oikos. 104: 209—229. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x>
 27. 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. Томск. гос. ун-та. Биология. 4(36): 164—179. doi: 10.17223/19988591/36/10.
 28. Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А., Петренко Т. Я. 2017. Формирование пространственной структуры популяции *Picea ajanensis* (P. пасае) в кедрово-широколиственных лесах на юге российского Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 53(1): 70—87.
 29. Евстигнеев О. И. 1991. Отношение лиственных деревьев к свету. — Биол. науки. 8(332): 20—29.
 30. Евстигнеев О. И. 1996. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса. — Лесоведение. 6: 26—35.
 31. Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Крестов П. В., Жмеренецкий А. А. 2011. Влияние частичных распадов древостоев кедрово-широколиственных лесов на процесс естественного возобновления. — Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биол. 4(4): 416—431.

32. 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. <https://doi.org/10.1086/283244>

Поступило 22 VIII 2017

Rastitelnye resursy. 2018, 54(2): 260—279

ONTOGENETIC AND SPATIAL DISTRIBUTION
OF *BETULA COSTATA* (BETULACEAE) COENOTIC POPULATION
IN UNDISTURBED KOREAN PINE-BROADLEAVED FOREST
AT THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© A. A. Zhmerenetsky,^{*,1} A. M. Omelko,¹ O. N. Ukhvatkina,¹
T. Ya. Petrenko,^{1,2} 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: zmerenetsky@mail.ru

SUMMARY

In this paper, we analyze structure and describe *Betula costata* Trautv. population mosaic formation patterns in the Korean pine broad-leaved forest of the southern part of Russian Far East. The study was conducted on two permanent sample plots (1.5 and 10.5 hectares). The obtained results revealed that patterns of *B. costata* mosaic existence depend on the age development stages. Its structure (as well as of the other dominant species of the Korean pine broad-leaved forest) changes from the group type at immature stage, to the inhomogeneous one- at the virginal stage, and later to random plant disposition at generative stage. It is established that *B. costata* has transitory C-R life strategy.

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

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by the grant no. 15-04-02185 from the Russian Foundation for Basic Research.

REFERENCES

1. Cooper W. S. 1913. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. — Bot. Gaz. 55 (1): 1—44.

2. Watt A. S. 1947. Pattern and process in plant community. — *J. Ecol.* 35(1/2): 1—22. <https://doi.org/10.2307/2256497>
3. Whittaker R. H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as population patterns. — *Ecol. Monogr.* 23: 41—78. <https://doi.org/10.2307/1943519>
4. Whittaker R. H., Levin S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. — *Theor. Popul. Biol.* 12: 117—139. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90039-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90039-9)
5. Whitmore T. C. 1988. The influence of tree population dynamics on forest species composition. — In: *Plant population ecology*. Oxford. 271—291.
6. Ricklefs R. E. 1990. *Ecology*. Heidelberg. 896 p.
7. Hubbel S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton. 390 p.
8. Kolesnikov B. P. 1956. Kedrovye lesa Dalnego Vostoka [Korean pine forests of the Far East]. — *Trudy DVF AN SSSR. Ser. Botan.* 2(4). Moscow; Leningrad. 262 p. (In Russian)
9. Solovyev K. P. 1958. Kedrovo-shirokolistvennye lesa Dalnego Vostoka i khozyaystvo v nikh [Korean pine-broadleaved forests of the Far East and their economic management]. Khabarovsk. 367 p. (In Russian)
10. Nedoluzhko V. A., Skvortsov A. K. 1996. Sem. Beryezovye — Betulaceae Gray. Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka [Birch family — Betulaceae Gray. Vascular plants of the Soviet Far East]. St. Petersburg. 8: 9—28. (In Russian)
11. Tsymek A. A. 1956. Listvennyye porody Dalnego Vostoka, puti ikh vosproizvodstva [Hardwoods of the Far East, means of their reproduction]. Khabarovsk. 328 p. (In Russian)
12. Komarova T. A. 1992. Poslepozharnyye suksessii v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya [Postfire succession in the forests of the Southern Sikhote-Alin]. Vladivostok. 224 p. (In Russian)
13. 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., Biol.* 4(8): 441—458. (In Russian) doi: 10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458 (In Russian)
14. 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
15. Usenko N. V. 1969. Derevyta, kustarniki i liany Dalnego Vostoka [Tree, shrubs and lianas of the Far East]. Khabarovsk. 272 p. (In Russian)
16. Komarova T. A. 1986. Semennoe vozobnovleniye rasteniy na svezhikh garyakh (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya) [Plant seed regeneration on the fresh burned areas (forests of the South Sikhote-Alin)]. Vladivostok. 224 p. (In Russian)
17. 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. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.026
18. 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: *Advances in biodiversity conservation and research in China*. IX: 278—296.
19. 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. doi: 10.1080/17429145.2014.925146
20. 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

21. Kozhevnikova N. K. 2009. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin. — *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 16(5): 693—703. (In Russian)
 22. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. 2001. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. — *J. Ecol.* 32(3): 159—163. (In Russian) <https://doi.org/10.1023/A:101135392>
 23. Ripley B. D. 1981. *Spatial Statistics*. N. Y. 272 p.
 24. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. 2013. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. — *Ecograph*. 36: 092—103. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07361.x>
 25. Illian J. B., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. 2008. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Chichester. 536 p.
 26. Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. — *Oikos*. 104: 209—229. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x>
 27. 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. — *Bulleten Tomsk State Univ.* 4(36): 164—179. doi: 10.17223/19988591/36/10 (In Russian)
 28. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zmerenetsky A. A., Petrenko T. Ya. 2017. Formation of the spatial pattern of *Picea ajanensis* (Pinaceae) population in Korean pine-broadleaved forest on the south of the Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(1): 70—87. (In Russian)
 29. Evstigneev O. I. 1991. Otnoshenie listvennykh derevyev k svetu [The relation of the deciduous trees to light]. — *Biol. nauki*. 8 (332): 20—29. (In Russian)
 30. Evstigneev O. I. 1996. Otnoshenie listvennykh derevyev k svetu i vodoobespechenosti v svyazi so strukturoy lesa [The relation of the deciduous trees to light and water availability in connection with the structure of the forest]. — *Lesovedenie*. 6: 26—35. (In Russian)
 31. Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Krestov P. V., Zmerenetsky A. A. 2011. Impact of partial releases in mixed Korean pine-broadleaved stands on the natural regeneration processes. — *J. Sib. Fed. Univ., Biol.* 4(4): 416—436. (In Russian)
 32. 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. <https://doi.org/10.1086/283244>
-