

ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОЗАИКИ *PINUS KORAIENSIS* SIEB. ET ZUCC. В ДРЕВОСТОЕ КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

А. М. Омелько

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: omelko@biosoil.ru

О. Н. Ухваткина

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: ukhvatkina@biosoil.ru

А. А. Жмеренецкий

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: zmerenetsky@mail.ru

Т. Я. Петренко

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

Л. А. Сибирина

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Россия, 690022, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: sibirina@biosoil.ru

FORMATION OF KOREAN PINE (*PINUS KORAIENSIS* SIEB. ET ZUCC.) POPULATION MOSAIC IN KOREAN PINE-BROADLEAVED FOREST IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

A. M. Omelko

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

O. N. Ukhvatkina

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

A. A. Zhmerenetsky

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

T. Ya. Petrenko

Federal Scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity, Far Eastern Branch of the 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

L. A. Sibirina

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

Аннотация. Актуальность и цели. Изучение закономерностей, которые определяют пространственное распространение, численность и сосуществование видов, представляет собой одну из важных задач экологии. У древесных растений эти закономерности отражаются в структуре популяционных мозаик. Цель работы – описать динамику пространственного расположения особей сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) при прохождении ими стадий онтогенетического развития и определить факторы, влияющие на пространственную структуру особей на разных стадиях. **Материалы и методы.** Исследование проведено в смешанном кедрово-широколиственном лесу в южной части горного хребта Сихотэ-Алинь. Данные получены на двух постоянных пробных площадях размером 1,5 и 10,5 га, где было проведено картирование древостоя (в том числе 2054 особи *Pinus koraiensis*). Анализ структуры популяционной мозаики проведен с использованием функции парной корреляции $g(r)$, функции $K_2(r)$, функции сферического контакта $H_s(r)$ и функции распределения расстояний до k -го соседа $D_k(r)$. **Результаты.** Расположение особей *Pinus koraiensis* при прохождении ими стадий онтогенетического развития изменяется от агрегированного к случайному. Агрегированное расположение особей не связано с определенным типом субстрата и непосредственным взаимодействием особей друг с другом. Между ювенильными и имматурными особями *Pinus koraiensis* и особями других преобладающих видов выявляются единичные положительные межвидовые связи, у особей в виргинильном состоянии число положительных связей возрастает, но затем в генеративном состоянии они сменяются отрицательными. Средний радиус групп особей в разных онтогенетических состояниях сходен и приблизительно совпадает со средними размерами окон. **Выводы.** Исследования показали, что динамика структуры мозаики особей *Pinus koraiensis* при прохождении ими стадий онтогенетического развития практически не зависит от внутривидовых и межвидовых взаимосвязей. Положительные связи обусловлены сходными требованиями к условиям, необходимым для развития. В первую очередь особям необходим свет, достаточное количество которого они могут получить в окнах. Это объясняет агрегированное расположение особей, а также характер изменения межвидовых взаимосвязей. К генеративному состоянию от групп остаются единичные особи, поэтому их расположение случайно. Отрицательные межвидовые связи между генеративными особями обусловлены их взаимодействием, и поэтому они проявляются на дистанциях, близких к радиусам крон.

Ключевые слова: *Pinus koraiensis*, популяционная мозаика, взаимодействие видов, нуль-гипотеза, анализ точечных мозаик, пространственная структура, кедрово-широколиственный лес, Дальний Восток.

Abstract. Background. The study of natural drivers that determine spatial distribution, number and coexistence of species, is one of the important tasks of ecology. For trees, these factors are reflected in the structure of population mosaics. The purpose of the work is to describe the dynamics of the mosaic structure of Korean pine trees (*Pinus koraiensis* Sieb. Et Zucc.) as they pass the stages of ontogenetic development and to find which factors determine the species structure at different stages. **Materials and methods.** The study was performed in a mixed Korean pine-broadleaved forest in the southern part of the Sikhote-Alin mountain range. The data were obtained on two permanent sample plots of 1.5 and 10.5 hectares, where the stand was stem-mapped (including 2054 *Pinus koraiensis* individuals). Analysis of the population mosaic structure was performed using the pair correlation function $g(r)$, the function $K_2(r)$, the function of the spherical contact $H_s(r)$ and the distribution of distances to the k th neighbor $D_k(r)$. **Results.** Distribution of *Pinus koraiensis* trees when they pass the stages of ontogenetic development change from aggregated to random. The aggregated distribution of individuals is not associated with a certain type of substrate and the interaction of plants with each other. There are few positive interspecific associations between juvenile and immature individuals of *Pinus koraiensis* and individuals of other dominant species, the number of positive associations increases in the virginal state, but then in the generative state they are replaced by negative ones. The average radius of groups of individuals in different ontogenetic states is similar and approximately coincides with the average size of canopy gaps. **Conclusion.** The study has shown that dynamics of the mosaic structure of *Pinus koraiensis* individuals during their passage through the stages of ontogenetic development does not depend on intraspecific and interspecific interactions. Positive associations are due to similar requirements for the conditions necessary for growth. First of all, individuals need light, a sufficient amount of which they can obtain only in gaps. This explains the aggregated location of individuals, as well as the nature of changes in interspecific associations. Only few individuals remain from the groups to the generative state, therefore their location is random. Negative interspecific associations between generative individuals are due to their interaction, and therefore they appear at distances close to the radii of the crowns.

Keywords: *Pinus koraiensis*, population pattern, point pattern analysis, null model, species interaction, spatial structure, Korean pine-broadleaved forest, Russian Far East.

Введение

Изучение закономерностей, которые определяют пространственное распространение, численность и сосуществование видов, представляет собой одну из важных задач экологии

[1, 2]. У растений, в том числе деревьев, эти закономерности отражаются в структуре популяционных мозаик [3, 4], образованных особями, находящимися на разных стадиях онтогенетического развития. Поэтому анализ структуры мозаик древесных растений в лесных сообще-

ствах с разным видовым богатством очень важен для понимания факторов, обуславливающих их формирование и динамику.

Поскольку деревья в пределах древостоя значительно отличаются по размерам и возрасту, в процессе анализа структуры мозаик они подразделяются на определенные группы. Обычно это условные группы, выделенные по высоте или по диаметру (например, [5, 6]). В том случае, когда сопоставляются мозаики разных видов, это может привести к неточным результатам, поскольку такое подразделение не учитывает особенности возрастного развития особей. Более точные результаты может дать подразделение популяционных мозаик на отдельные мозаики особей, находящихся на одном этапе возрастного развития. Полученный таким образом набор мозаик для каждого вида можно рассматривать как своеобразный «временной» ряд, показывающий, как происходят изменения популяционной мозаики с развитием особей.

Исследование проведено в смешанных кедрово-широколиственных лесах, где одним из главных ключевых видов является сосна корейская (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.). Ареал этих лесов охватывает юг Дальнего Востока России, Северо-Восточную часть Китая, Корейский полуостров и Японию (о. Хонсю) [7–9]. На юге российского Дальнего Востока древостой кедрово-широколиственного леса образован 25–30 видами деревьев, которые можно обнаружить уже на площади 1,5–2 га [10]. При этом каждый вид характеризуется уникальной жизненной стратегией, т.е. особыми приспособлениями, обеспечивающими им возможность выживать, размножаться и обитать совместно с другими видами в сообществе. Различия в стратегиях приводят к разнообразию структур популяционных мозаик, а также проявляются в особенностях процессов их формирования и динамики.

Поскольку сосна корейская с самых ранних этапов исследования кедрово-широколиственных лесов считалась одним из основных, если не главным, лесообразователем, ее изучению посвящено большое число работ. В частности, описаны особенности ее возобновления в лесах разных типов с позиций лесоведения [10–12]. Детально изучено плодоношение кедра [13] и видов, входящих в его плеяду и способствующих распространению семян [14–16], в том числе и во вторичных лесах [17, 18]. Описан онтогенез [19] и дана характеристика жизненной стратегии [20]. В ряде работ [5, 21–23] рассматриваются некоторые аспекты структуры мозаик, образуемых особями этого вида наряду с другими преобладающими видами деревьев. Однако к настоящему времени процесс формирования популяционной мозаики *Pinus koraiensis* детально не описан, в частности, не

изучена роль в этом процессе специфики межвидовых взаимосвязей.

Цель работы – описать динамику пространственного расположения особей сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) при прохождении ими стадий онтогенетического развития и определить факторы, влияющие на пространственную структуру особей на разных стадиях. В рамках исследований, направленных на изучение структуры мозаик видов деревьев кедрово-широколиственных лесов, подобная работа была ранее выполнена для *Picea ajanensis* [24], *Abies nephrolepis* [25], *Betula costata* [26] и *Tilia amurensis* [27].

Материалы и методики исследования

Территория исследования. Исследование проведено в южной части горного хребта Сихотэ-Алинь, на территории Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (с.ш. 44°01'35'', в.д. 134°12'59''). Рельеф стационара низкогорный, с невысокими округлыми горами, имеющими максимальную высоту около 1000 м, амплитуда относительных высот не превышает 400 м. Уклон склонов в среднем составляет 20–25°. Климат территории муссонный, поэтому большая часть осадков выпадает летом (всего за год около 830 мм). Среднегодовая температура воздуха составляет 0,9 °C [28]. Лесная растительность занимает более 99 % территории. На высотах до 800 м над ур.м. формируется пояс кедрово-широколиственных лесов, выше он постепенно сменяется поясом темнохвойных пихтово-еловых лесов [10]. По рельефу, климату и растительности территория стационара типична для всего среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня, поэтому выявленные здесь закономерности структуры и динамики древостоев кедрово-широколиственных лесов должны быть характерными и за его пределами.

Сбор данных. Исследование основано на измерениях, выполненных на двух постоянных пробных площадях (ППП). Пробная площадь 71-2010 (1,5 га, 150×100 м) расположена в средней части склона западной экспозиции (уклон 22°), на высоте около 750 м над ур.м. Пробная площадь 72-2013 (10,5 га, 300×350 м) находится приблизительно в 200 м от предыдущей, расположена в верхней части склонов западной, юго-западной и северо-западных экспозиций, уклон варьирует от 10 до 25°. Обе пробные площади заложены в позднесукцессионном сообществе кедрово-широколиственных лесов на верхней границе распространения *Pinus koraiensis* [10].

Древостой на ППП 72-2013 образован 17 видами деревьев, на ППП 71-2010 их 11, что свя-

зано с ее меньшими размерами [22, 23]. На обоих пробных площадях преобладают 5 видов: *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim, *Betula costata* (Trautv.) Regel., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Pinus koraiensis* (Sieb. et Zucc.) и *Tilia amurensis* (Rupr.); на ППП 72-2013 сумма площадей поперечных сечений этих видов составляет 90,8 % от общей, на ППП 71-2010 она несколько больше – 96,1 % от общей, т.е. на оставшиеся 7 видов приходится меньше 4 %. Распределение преобладающих видов по сумме площадей поперечных сечений на пробных площадях приблизительно одинаково. На обеих пробных площадях доминирует *Tilia amurensis*, при этом ее доля на ППП 72-2013 несколько больше. Доля *Betula costata* и *Pinus koraiensis* на пробных площадях приблизительно одина-

кова. И, наконец, доля *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis* на ППП 72-2013 меньше, чем на ППП 71-2010. Сравнение площади поперечных сечений и числа стволов показывает, что в древостое преобладают крупные деревья *Betula costata*, *Tilia amurensis* и *Pinus koraiensis* и небольшие деревья *Abies nephrolepis*.

Окна занимают 30,2 % от общей площади полога древостоя; их число составляет 43,3 шт./га [23]. Около половины окон (51 %) имеют площадь до 25 м², окна с площадью от 25 до 100 м² составляют 28,5 %, средняя площадь окна равна 69,6 м². Около 95 % окон имеет радиус до 11 м (рис. 1) и, соответственно, окна радиусом от 11 до 18 м составляют 5 % от общего их числа.

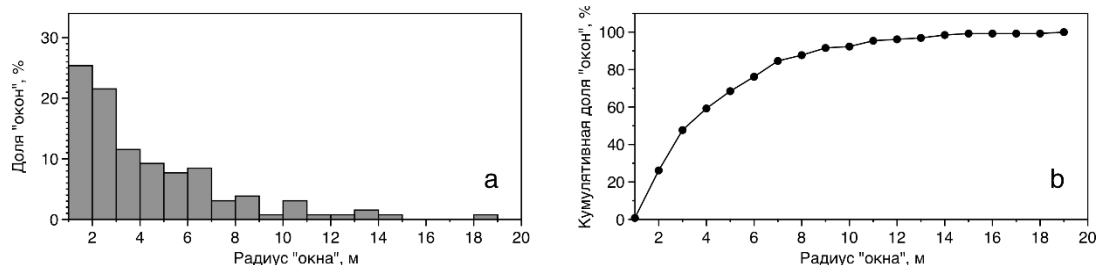


Рис. 1. Распределение «окон» в пологе древостоя по размерам:
а – доля окон разного радиуса; б – кумулятивная доля окон разного радиуса

Fig.1 Distribution of gaps in a forest stand canopy according to the size:
а – proportion of gaps of different radius; б – cumulative proportion of gaps of different radius

На территории пробных площадей не найдено следов антропогенного воздействия, в частности, дорог и пней от спиленных деревьев. Также не найдено свидетельств недавних пожаров в виде обгоревших пней, ветвей и следов на коре живых деревьев. Радиоуглеродное датирование обнаруженных в почве углей показало, что их возраст составляет около 2000 лет [23]. При этом для древостоя нехарактерны сильные нарушения (например, массовые ветровалы), которые могли бы привести к значительным изменениям видового состава деревьев [22]. Таким образом, динамика древостоя спонтанна на протяжении как минимум трех поколений *Pinus koraiensis*. Онтогенетический спектр данного вида соответствует нормальному состоянию, и его популяция может считаться устойчивой [20].

Для изучения структуры популяционных мозаик видов деревьев были проведены ревизии пробных площадей в течение полевых сезонов 2010–2018 гг. В ходе ревизии пробные площади с использованием рулеток размечались на квадраты – 5×5 м для ППП 71-2010 и 10×10 м для ППП 72-2013. Каждое дерево помечалось биркой, а его относительные координаты

внутри квадрата определялись глазомерным способом [29]. На ППП 71-2010 учитывались ювенильные, иматурные (три фазы), виргинильные (три фазы), генеративные (молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старовозрастные генеративные) особи. На ППП 72-2013 учитывались виргинильные и генеративные особи. Онтогенетическое состояние особей *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis* и *Pinus koraiensis* определялось на основе работ, в которых описан онтогенез данных видов [19, 30, 31]. Для остальных видов использовались общие признаки (высота особи, форма кроны, наличие генеративных органов и т.д.), описанные в [32]. Всего на обеих пробных площадях было отмечено 27 199 особей, из которых 2054 – *Pinus koraiensis*. Для особей на ППП 71-2010 также зарисовывались проекции крон, которые затем использовались для вычисления их среднего радиуса. Для ювенильных и иматурных особей указывался тип субстрата, на котором они были найдены. В данном исследовании мы выделили 3 типа субстрата: лесная подстилка, пни и валеж, и ветровально-почвенные комплексы (ВПК). Помимо живых деревьев на схемах квадратов отмечалось рас-

положение пней и валежа с указанием их степени разложения по пятибалльной шкале.

Анализ структуры мозаик. Для анализа структуры мозаик особей 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 $D_k(r)$ [33–36]. Этот набор функций был ранее использован для описания структуры мозаик *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, *Betula costata* и *Tilia amurensis* [24–27].

Функцию парной корреляции можно трактовать как отношение густоты точек, попадающих на окружность с радиусом r , проведенную вокруг фокальной точки, к средней густоте точек в пределах анализируемого участка. Следовательно, если мозаика абсолютно случайна, то $g(r) = 1$ при любых значениях r . Если при данном r значение $g(r) > 1$, то это означает агрегированное расположение точек на дистанции r от фокальной точки. Наоборот, $g(r) < 1$ означает разреженное расположение точек на дистанции r . Функция $K2(r)$ показывает изменение относительной густоты точек на дистанции от r до Δr от фокальной точки; иными словами, $K2(r) = g(r) - g(r + \Delta r)$. Соответственно, если мозаика случайна, то $K2(r) = 0$ при любых значениях r . При агрегированном расположении точек $g(r)$ – убывающая функция, поэтому $g(r) < g(r + \Delta r)$ и $K2(r) < 0$. При разреженном расположении точек $g(r)$ – возрастающая функция, поэтому $K2(r) > 0$.

В тех случаях, когда мозаика точек случайна, но при этом имеет явно выраженную неоднородность по густоте в пределах анализируемого участка, функция $g(r)$ будет выявлять псевдо-агрегацию точек; этот эффект носит название «виртуальная агрегация» [36]. Функция $K2(r)$ нечувствительна к неоднородности густоты, и при ее наличии позволяет более точно характеризовать структуру мозаик, чем функция $g(r)$. Сопоставление результатов, полученных с использованием этих двух функций, позволяет глубже понять структуру точечной мозаики [23]. Предельные дистанции, на которых выявляется агрегированное расположение точек с использованием функций $g(r)$ и $K2(r)$, трактуются как средние радиусы групп.

Кумулятивная функция $H_s(r)$ показывает вероятность обнаружить первую точку мозаики в пределах дистанции r от произвольно выбранного места в пределах анализируемого участка. Если такое место окажется в центре «пустого» пространства, где точек мозаики нет, то $H_s(r)$ будет равно радиусу этого пространства. Таким образом, с помощью $H_s(r)$ можно характеризовать размеры пространств, не занятых растениями. Набор кумулятивных функций $D_k(r)$ 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 $g(r)$ или $K2(r)$ получен средний радиус группы точек, набор функций $D_k(r)$ может быть использован для определения среднего числа точек, образующих такую группу. Для этого нужно установить, какая по счету соседняя точка может быть обнаружена в пределах полученного радиуса r с некоторой вероятностью – например, не ниже 20 %. При использовании любой функции необходимо проверить статистическую значимость полученного результата. Для этого строятся график функции и имитационные интервалы, аналогичные доверительным интервалам функции. Эффект считается статистически значимым на дистанции r , если при данном r значение функции выходит за пределы имитационных интервалов [36].

Данные ППП 71-2010 (1,5 га) использованы для одномерного анализа структуры мозаик ювенильных и имматурных особей *Pinus koraiensis* и анализа связи мозаик особей разных видов, а также генеративных и ювенильных, генеративных и имматурных особей. Данные ППП 72-2013 (10,5 га) использованы для одномерного анализа структуры мозаик виргинильных, молодых генеративных и генеративных особей *Pinus koraiensis* и двумерного анализа связи мозаик особей разных видов; связи генеративных и виргинильных особей. В двумерном анализе участвовали только преобладающие виды, поскольку их доля по сумме площадей поперечного сечения составляет более 90 %, а, значит, обнаружить статистически значимые связи мозаик *Pinus koraiensis* с другими видами затруднительно. Поскольку преобладающие виды имеют долю более 90 %, для двумерного анализа использовались только они. В процессе анализа особи, за исключением ювенильных, были объединены в условные группы: а) $im_1 + im_2 + im_3$; б) $v_1 + v_2$; в) $v_3 + g_1$; г) $g_2 + g_3$ (рис. 2). Объединение было выполнено потому, что особи в отдельных онтогенетических состояниях, особенно v_3 и g_1 , слишком малочисленны для анализа (требуется не менее 50–70 шт.) [36]. Виргинильные особи третьей фазы объединены с молодыми генеративными особями, поскольку они находятся в переходном состоянии, которое зависит не от их физиологического развития, а от условий среды. Анализ выполнялся с использованием программы Programita [37]. Для одномерного анализа использовалась нуль-модель «CSR» (complete spatial randomness), т.е. предположение, что особи расположены случайно. Для двумерного анализа использовалась нуль-

модель «independence», т.е. предположение, что особи одной мозаики расположены независимо от особей другой мозаики. Имитационные пределы были получены с использованием метода Монте-Карло [36]. В случае одномерного анализа выполнялось 199 имитаций исходных мозаик, в процессе которых особи располагались случайно. Такое число имитаций обеспечивает 99 %-е имитационные интервалы [36]. В случае двумерного анализа одна из мозаик «фиксировалась», а вторая смещалась случайным обра-

зом, и этот процесс также повторялся 199 раз. Для ювенильных и имматурных особей в программе устанавливалась сетка 1x1 м, максимальная дистанция анализа была равно 25 м. Для виргинильных, молодых генеративных, средне- и старовозрастных генеративных особей использовалась сетка 3x3 м, максимальная дистанция анализа была 45 м. С использованием функции $D_k(r)$ найдены вероятности обнаружения 1-й, 2-й, 4-й, 6-й, 8-й, 12-й, 16-й, 20-й и 25-й соседней особи.

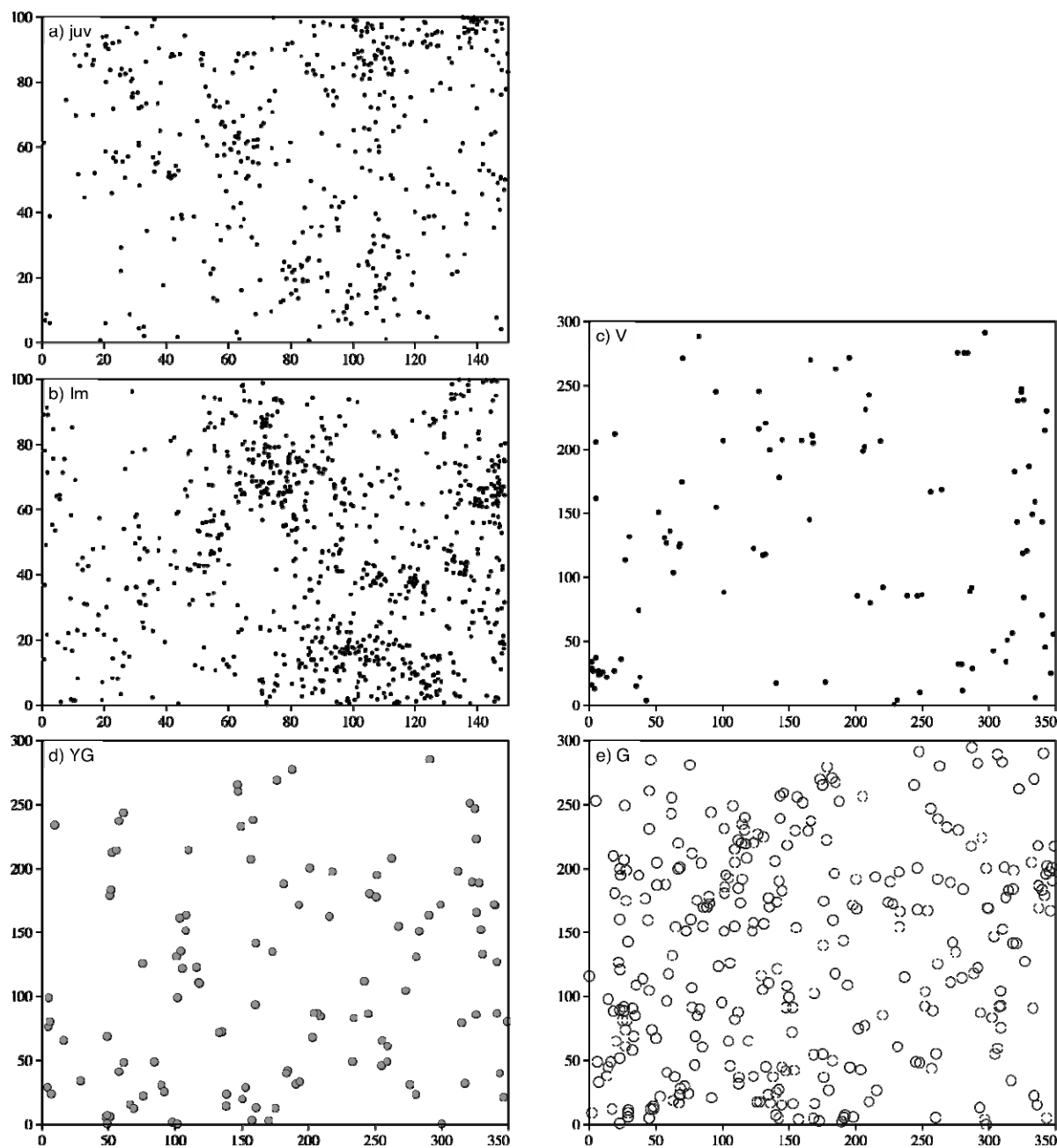


Рис. 2. Расположение особей *Pinus koraiensis* на постоянных пробных площадях:
а – ювенильные особи; б – имматурные особи (im_1, im_2, im_3); в – виргинильные особи (v_1, v_2);
д – молодые генеративные особи (v_3, g_1); е – средне- и старовозрастные генеративные особи (g_2, g_3)

Fig. 2 Distribution of *Pinus koraiensis* individuals on permanent samples:
а – juvenile individuals; б – immature individuals (im_1, im_2, im_3); в – virginile individuals (v_1, v_2);
д – young generative individuals (v_3, g_1); е – middle- and old-aged generative individuals (g_2, g_3)

Анализ распределения по субстратам. Для того чтобы установить, есть ли у *Pinus koraiensis* требования в определенном типе субстрата для развития ювенильных и иматурных особей, было проведено сравнение действительного распределения особей по субстратам разного типа с ожидаемым при их случайном расположении на ППП 71-2010. Для этого вначале была определена площадь, занимаемая субстратами разного типа. Площадь валежа и пней была установлена на основе измерений диаметров пней и стволов лежащих деревьев. Площадь, занимаемая ВПК, определялась на основе материалов картирования. Наконец, площадь, занимаемая лесной подстилкой, была найдена как разность общего размера ППП 21-2010 и площадей, занимаемых пнями, валежом и ВПК. Полученные цифры были выражены в долях от площади ППП. Число ювенильных и иматурных особей, которое могло быть обнаружено на субстрате разного типа, определялось путем перемножения доли площади, занимаемой определенным субстратом, и числа особей. В результате для ювенильных и иматурных особей было получено по два распределения – эмпирическое и ожидаемое. Значимость различий этих распределений анализировалась с использованием критерия χ^2 в программе R [38].

Результаты исследования

Структура мозаик особей в разных онтогенетических состояниях

Ювенильные особи. Эмпирическая кривая функции парной корреляции $g(r)$ расположена выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа (виртуальная агрегация); она становится приблизительно параллельной оси абсцисс на дистанции более 17 м (рис. 3,а). Функция $K2(r)$ выявляет агрегированное (контагиозное) расположение особей, средний радиус групп составляет 10–11 м. Распределение расстояний до k -го соседа $D_k(r)$ показывает, что при таком размере групп они образованы более чем 26 особями. Радиус «пустых» пространств, в которых ювенильные особи не встречаются, значительно больше ожидаемого при их случайном расположении и достигает 10–12 м.

Иматурные особи. Так же, как и для ювенильных особей, эмпирическая кривая функции $g(r)$ расположена выше верхнего имитационного интервала на всей дистанции анализа; она становится приблизительно параллельной оси абсцисс на дистанции более 20 м (рис. 3,б). Функция $K2(r)$ выявляет группы, радиус которых совпадает с радиусом групп ювенильных особей (10–11 м). При таком радиусе группы образованы много более, чем 26 соседними особями, и по

сравнению с группами ювенильных особей иматурные группы становятся более густыми: у 50 % ювенильных особей ближайшая соседняя особь была расположена в пределах двух метров, а у иматурных – в пределах одного метра. Радиус пустых пространств значительно больше ожидаемого и остается приблизительно таким же, как и для особей ювенильного состояния.

Виргинильные особи. Численность виргинильных особей по сравнению с иматурными меньше почти в 70 раз (при пересчете на 1 га), и их расположение значительно более равномерно. Функция $g(r)$ выявляет группы со средним радиусом около 12 м (рис. 3,с). Функция $K2(r)$ показывает, что расположение особей близко к случайному, но все же значительно от него отличается: расстояния около 4–5 м и 11–12 м между особями встречаются более часто, чем можно было бы ожидать при случайном расположении. Сравнение этих расстояний с набором функций $D_k(r)$ показывает, что такие «группы» образованы двумя, редко тремя соседними особями. Размеры пустых пространств по сравнению с ювенильным и иматурным состояниями значительно увеличиваются, их максимальный радиус составляет 44 м. Это означает, что встречаются участки с площадью до 0,6 га, где нет ни одной виргинильной особи *Pinus koraiensis*.

Молодые генеративные особи. Функция парной корреляции показывает наличие групп со средним радиусом около 7–8 м (рис. 3,д). Функция $K2(r)$ показывает, что расстояния 6–8 м между особями встречаются чаще, чем можно было бы ожидать при их случайном расположении. При таких радиусах и расстояниях выявляемые «группы» образованы двумя, очень редко тремя соседними особями (меньше 10 % особей имеют две соседние в пределах этой дистанции). Размеры пустых пространств приближаются к ожидаемым при случайном расположении особей, хотя значительно от них отличаются. По сравнению с виргинильным состоянием они становятся меньше и достигают максимум 35–37 м.

Генеративные особи. Функция парной корреляции показывает тенденцию к виртуальной агрегации: эмпирическая кривая на значительной части дистанции анализа расположена выше верхнего имитационного интервала (рис. 3,е). Выявляются группы нескольких пространственных масштабов – со средними радиусами от 12 до 37 м. При таких радиусах в группе от 3 до 21 особи. Функция $K2(r)$, напротив, показывает, что особи расположены случайно. Распределение расстояний от произвольной точки ближайшей особи почти совпадает с ожидаемым при случайном расположении особей, максимальные размеры пустых пространств по сравнению с молодыми генеративными особями уменьшаются и составляют 27–28 м.

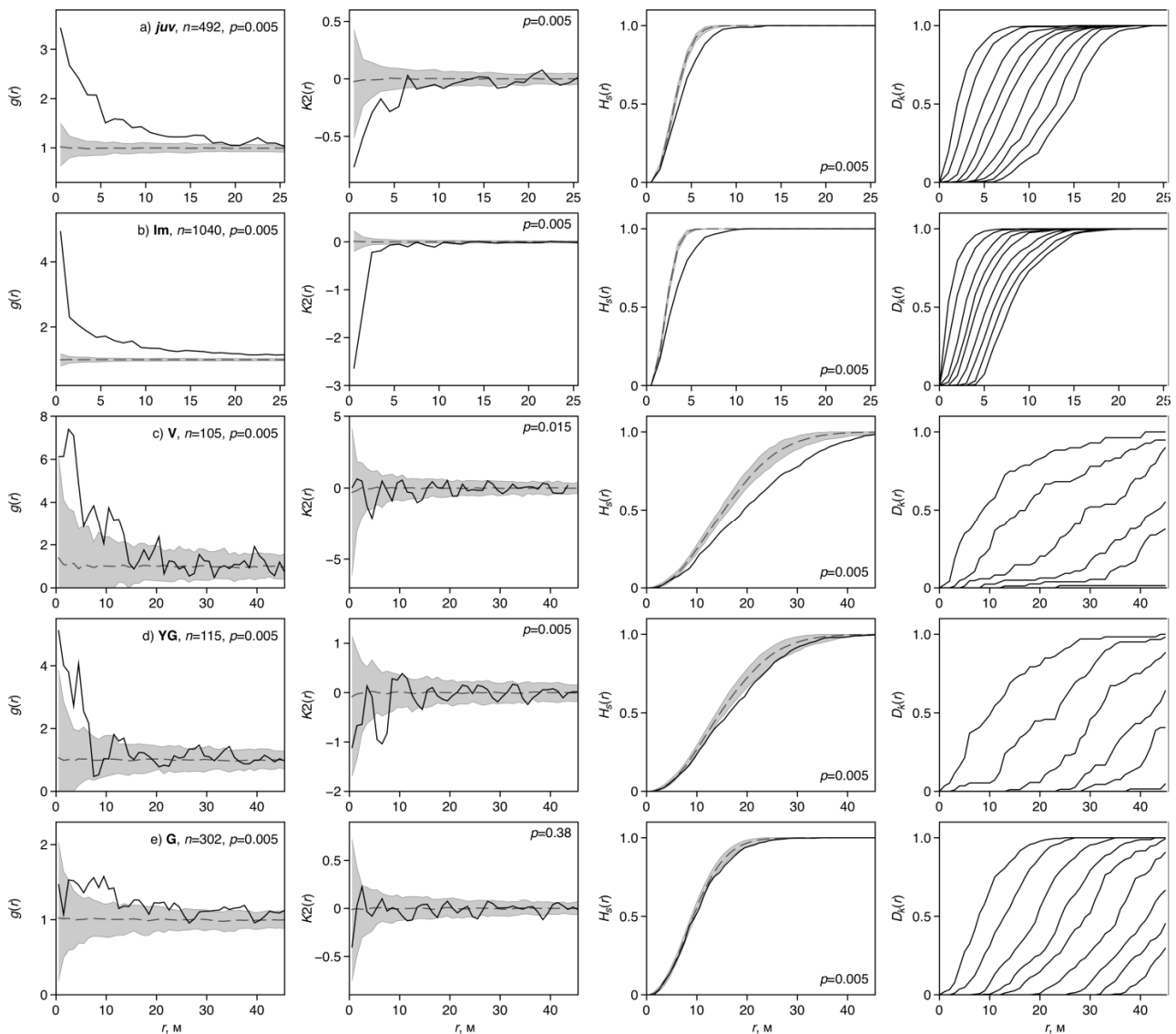


Рис. 3. Характеристика структуры мозаики особей *Pinus koraiensis* с использованием четырех статистических функций: а – juv ; б – $im_1+im_2+im_3$; в – v_1+v_2 ; д – v_3+g ; е – g_2+g_3 ; n – число особей в мозаике, p – p -уровень по результатам GoF-теста. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле – имитационные пределы (нуль-модель CSR)

Fig. 3 Characteristics of mosaic structure of *Pinus koraiensis* individuals with the use of four summary statistics: а – juv ; б – $im_1+im_2+im_3$; в – v_1+v_2 ; д – v_3+g ; е – g_2+g_3 ; n – number of individuals in a mosaic, p – p -level according to the results of GoF-test. Full line – empirical curve, dotted line – expected value according to the null model, grey field – simulated envelopes (null model CSR)

Межвидовые ассоциации с другими преобладающими видами деревьев

Анализ с использованием функции парной корреляции выявляет одну положительную связь между особями в ювенильном состоянии – между *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* на дистанциях до 15–17 м (рис. 4, *p*). Эта связь сохраняется в иматурном состоянии, правда, на значительно меньших дистанциях – до 2 м (рис. 4, *q*). Если анализировать графики эмпирической функции парной корреляции для иматурных особей, то можно также отметить, что связи между *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis* также положительны, хотя

статистически они не значимы. У особей в виргинильном состоянии анализ выявляет три положительные связи (рис. 4, *c, m, r*), за исключением пары *Pinus koraiensis* и *Betula costata*. Во всех трех случаях связь выявляется на сходных дистанциях – до 8–9 м. В молодом генеративном состоянии остается только одна значимая положительная связь – между *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* на дистанциях до 9 м. При этом выявляется отрицательная связь между *Pinus koraiensis* и *Betula costata* на дистанциях 2–3 м (рис. 4, *d*). У особей в генеративном состоянии положительные связи полностью исчезают. Вместо этого выявляются 3 отрицательные связи: между *Pinus koraiensis*

и *Betula costata*, *Picea ajanensis*, *Tilia amurensis* на дистанциях от 3 до 9 м (рис. 4, j, o, t). Анализ графиков показывает, что связь между *Pinus*

koraiensis и *Abies nephrolepis* на дистанциях до 3 м также отрицательная, хотя статистическая достоверность этой связи не подтверждается.

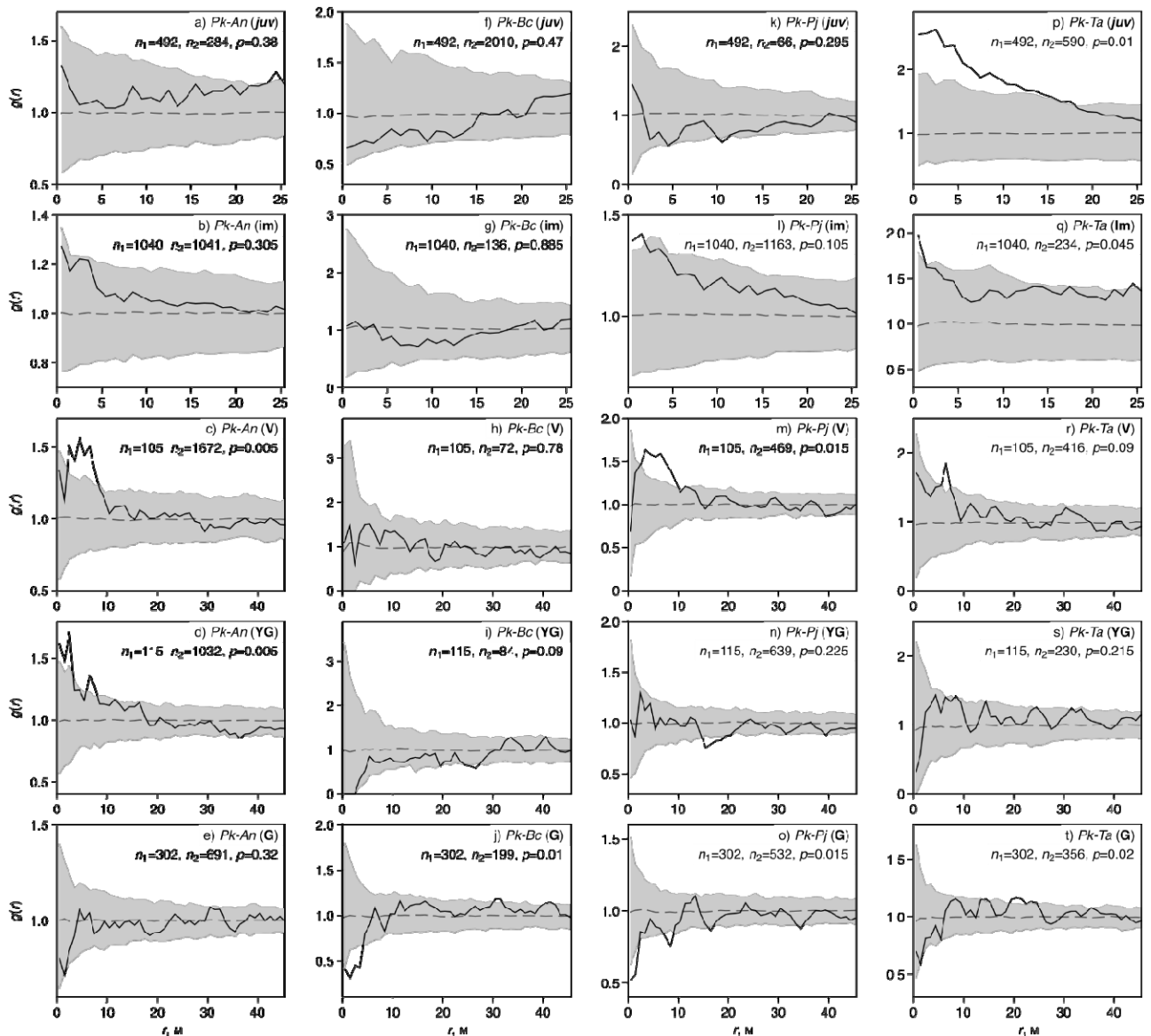


Рис. 4. Результаты попарного анализа связи структуры мозаик особей *Pinus koraiensis* (*Pk*) со структурой мозаик особей *Abies nephrolepis* (*An*), *Betula costata* (*Bc*), *Picea ajanensis* (*Pa*) и *Tilia amurensis* (*Ta*): а – *juv*; б – $im_1+im_2+im_3$; в – v_1+v_2 ; д – v_3+g ; е – g_2+g_3 ; n_1, n_2 – число особей в мозаиках пары видов, p – p -уровень по результатам GoF-теста. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле – имитационные пределы (нуль-модель «independence»)

Fig. 4 Results of paired analysis of correlation between mosaic structure of *Pinus koraiensis* (*Pk*) individuals with mosaic structure of *Abies nephrolepis* (*An*), *Betula costata* (*Bc*), *Picea ajanensis* (*Pa*) and *Tilia amurensis* (*Ta*) individuals: а – *juv*; б – $im_1+im_2+im_3$; в – v_1+v_2 ; д – v_3+g ; е – g_2+g_3 ; n_1, n_2 – number of individuals in the mosaics of species pair, p – p -level on the results of GoF-test. Full line – empirical curve, dotted line – expected value according to the null model, grey field – simulated envelopes (null model «independence»)

Связь ювенильных, имматурных и виргинильных особей *Pinus koraiensis* с генеративными особями преобладающих видов деревьев

У ювенильных особей *Pinus koraiensis* анализ с использованием функции парной корреляции выявляет только одну положительную

связь с генеративными особями того же вида (рис. 5, d). На дистанции 3–5 м от генеративных особей ювенильные встречаются значимо чаще, чем можно было бы ожидать в случае их независимого расположения.

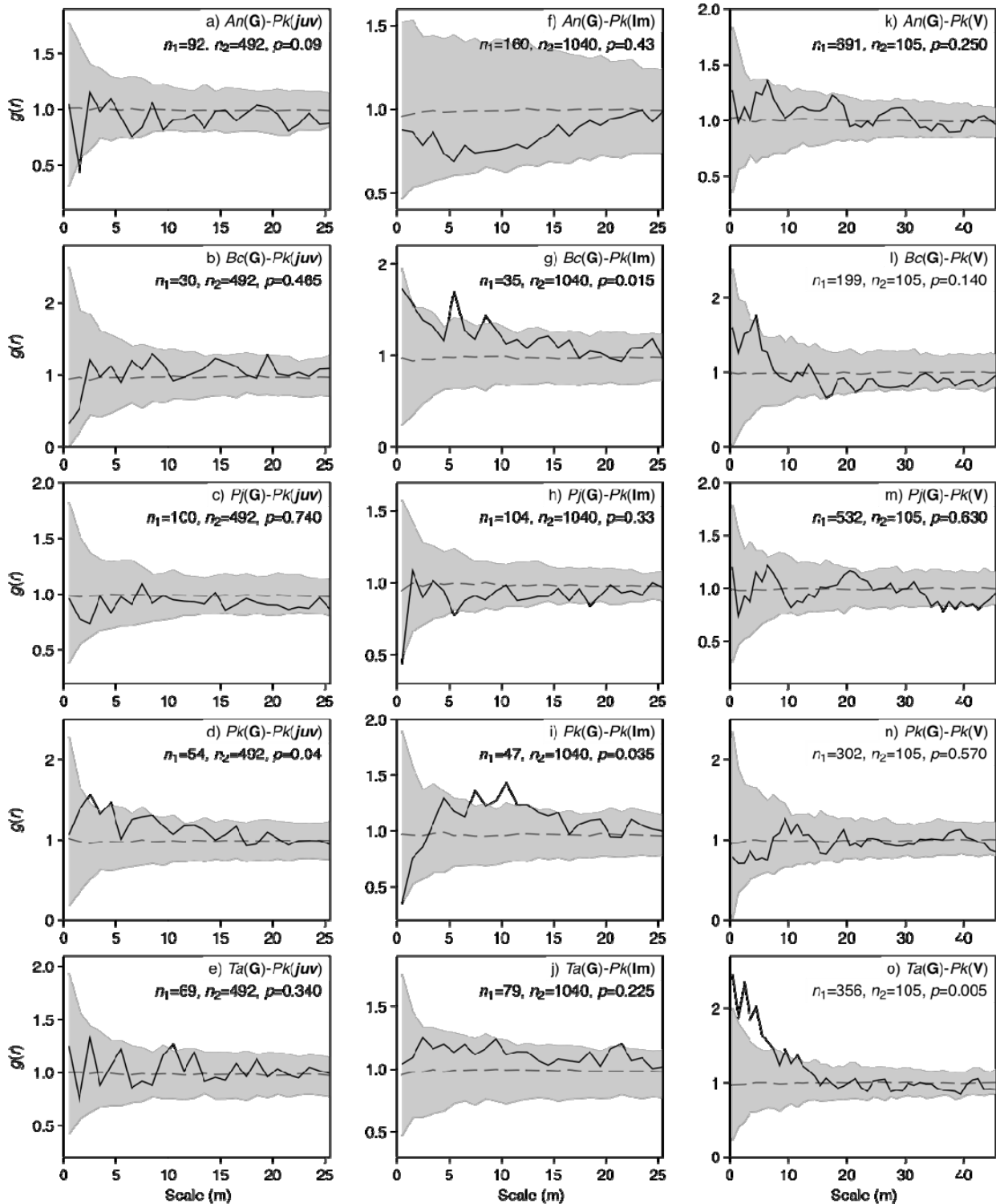


Рис. 5. Результаты анализа связи структуры мозаик ювенильных, имматурных и виргинильных особей *Pinus koraiensis* (Pk) со структурой мозаик генеративных особей: а – *Abies nephrolepis* (An); б – *Betula costata* (Bc); в – *Picea ajanensis* (Pa); д – *Pinus koraiensis* (Pk); е – *Tilia amurensis* (Ta); juv – ювенильные особи, Im – $im_1+im_2+im_3$, V – v_1+v_2 , G – g_2+g_3 ; n_1 и n_2 – число особей в первой и второй мозаике, p – p -уровень по результатам GoF-теста. Сплошная линия – эмпирическая кривая, пунктирная линия – ожидаемое значение в соответствии с нуль-моделью, серое поле – имитационные пределы (нуль-модель «independence»)

Fig. 5 The analysis results of correlation between the mosaic structure of juvenile, immature and virginile *Pinus koraiensis* (Pk) individuals with the mosaic structure of generative individuals: а – *Abies nephrolepis* (An); б – *Betula costata* (Bc); в – *Picea ajanensis* (Pa); д – *Pinus koraiensis* (Pk); е – *Tilia amurensis* (Ta); juv – juvenile individuals, Im – $im_1+im_2+im_3$, V – v_1+v_2 , G – g_2+g_3 ; n_1 and n_2 – number of individuals in the first and second mosaics, p – p -level on the results of GoF-test. Full line – empirical curve, dotted line – expected value according to the null model, grey field – simulated envelopes (null model «independence»)

У имматурных особей *Pinus koraiensis* выявляются две положительные связи – с генеративными особями *Betula costata* и *Pinus koraiensis* (рис. 5,г,и). В первом случае эта связь проявляется на дистанциях 6 и 9 м, во втором – на дистанциях 7–13 м. Но если в случае *Betula costata* эмпирическая кривая расположена на меньших дистанциях близко к верхнему имитационному интервалу (тенденция к агрегации), то в случае *Pinus koraiensis* наблюдается обратная тенденция – в непосредственной близости от генеративных особей имматурные встречаются значительно реже, чем можно ожидать при их независимом расположении. У виргинильных особей *Pinus koraiensis* обнаруживается только одна значимая положительная связь – с генеративными особями *Tilia amurensis* на дистанциях 1–8 м (рис. 5,о). Анализ графиков показывает, что также есть тенденция к образованию положительной связи между *Pinus koraiensis* и *Betula costata* на дистанциях до 5 м (рис. 5,л).

Субстрат, необходимый для ювенильных и имматурных особей

Преобладающим субстратом на исследуемой пробной площади является лесная подстилка, которая состоит главным образом из опада пре-

обладающих видов деревьев и сохраняется в течении всего года, поскольку хвоя и листья не успевают полностью разложиться к концу лета. Мощность подстилки составляет в среднем 5 ± 2 см. Подстилка занимает 96,5 % от площади поверхности и, таким образом, играет роль своеобразного «фона» для других типов субстрата и сама по себе пространственной структуры не имеет. На втором месте по площади находится полуразложившийся валеж и пни – 3 %. И, наконец, наименьшую площадь занимают ВПК (учитывая только бугры и западины) – всего 0,5 %. Анализ расположения ювенильных и имматурных особей *Pinus koraiensis* показывает, что оно очень близко к тому, которое наблюдалось бы, если бы они прорастали в случайных местах. Однако как для ювенильных, так и для имматурных особей распределение статистически значимо отличается от случайного (рис. 6). Эти отличия обусловлены главным образом тем, что на полуразложившемся валеже и пнях обнаружено больше ювенильных и имматурных особей относительно их случайного расположения. Доля особей на ВПК незначительно отличается от ожидаемой – в меньшую сторону для ювенильных и в большую – для имматурных.

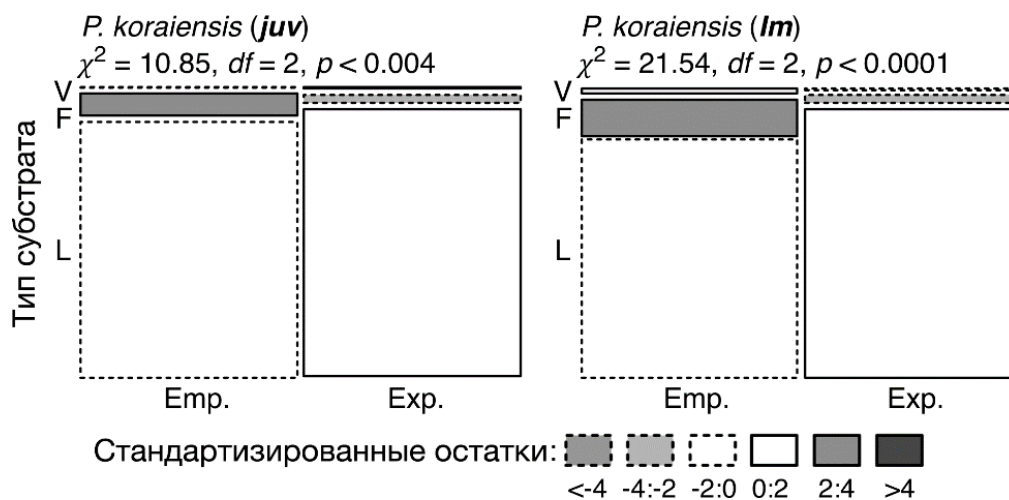


Рис. 6. Наблюдаемые и ожидаемые частоты ювенильных (*juv*) и имматурных (*Im* – $im_1 + im_2 + im_3$) особей на субстрате различного типа: L – листовая опад, F – полуразложившийся валеж и пни, V – ВПК. Площадь каждого прямоугольника пропорциональна частоте ячейки соответствующей таблицы сопряженности. Сплошная и прерывистая линии обозначают положительное и отрицательное отклонение от ожидаемых частот. Цвет прямоугольника соответствует стандартизованным остаткам (значения показаны в легенде). Светло-серые и темно-серые прямоугольники показывают значимые отклонения от ожидаемых частот (при $\alpha = 0,005$ и $\alpha = 0,0001$ соответственно)

Fig.6 Observed and expected frequency of juvenile (*juv*) and immature (*Im* – $im_1 + im_2 + im_3$) individuals on the substrate of different types: L – leaf litter, F – semidecomposed windfall and stumps, V – wind-soil complexes. The area of each rectangle is proportional to the frequency of the box of the corresponding cross tables. Full and dotted lines mean positive and negative deviation from the expected frequencies. The colour of the rectangle corresponds to the standardized remains (values are shown in the legend). Light grey and dark grey rectangles show significant deviation form the expected frequencies (with $\alpha = 0,005$ and $\alpha = 0,0001$ respectively)

Обсуждение результатов исследования

Структура мозаики

Пространственное расположение особей *Pinus koraiensis* при прохождении ими стадий онтогенетического развития меняется от группового (контагиозного) – ювенильные и имматурные особи к случайному – генеративные особи. Аналогичный результат был получен при анализе структуры мозаик других преобладающих видов деревьев – *Picea ajanensis* [24], *Abies nephrolepis* [25], *Betula costata* [26] и *Tilia amurensis* [27]. Ювенильные и имматурные группы образованы относительно большим числом особей (больше 26), в виргинильном состоянии оно значительно уменьшается (до 2–3) и затем постепенно увеличивается к генеративному (рис. 3). Самыми густыми оказываются группы виргинильных особей – их густота почти в 8 раз больше средней по площади. Несмотря на то, что группы имматурных и ювенильных особей образованы большим числом особей, густота особей в этих группах меньше, в 3–5 раз превышает среднюю по площади. Динамика пустых пространств, не занятых особями, выглядит следующим образом: в ювенильном и имматурном состоянии вначале они относительно небольшие, но значимо больше, чем при случайном расположении особей. Затем в виргинильном состоянии они значительно увеличиваются, а далее постепенно уменьшаются к генеративному состоянию и становятся очень близкими к ожидаемым в соответствии с нуль-гипотезой – случайным расположением особей. Нужно отметить, что радиусы групп, выявляемые в мозаиках особей до генеративного состояния с использованием функции K_2 , близки и составляют 8–12 м (см. рис. 3). В распределении численности особей по онтогенетическим состояниям выделяются два пика: первый приходится на имматурные особи, второй – на средне- и старовозрастные генеративные особи. Эти пики возникают потому, что особи в имматурном и генеративном состоянии находятся более длительное время, чем в ювенильном и виргинильном (и молодом генеративном) соответственно [23]. Поэтому небольшого числа разреженных виргинильных особей достаточно, чтобы поддерживать численность генеративных особей в динамическом равновесии [20].

Характерной особенностью является то, что результаты, полученные с использованием функции парной корреляции и функции K_2 , во многих случаях не согласуются между собой, за исключением результатов для молодых генеративных особей. А именно, в случае ювениль-

ных и имматурных особей радиус групп, выявляемых с использованием функции парной корреляции, превышает радиус групп, выявляемых с использованием функции K_2 . В случае генеративных особей различия более существенны – функция парной корреляции показывает агрегированное расположение особей, в то время как функция K_2 показывает, что их расположение случайно – точно так же, как и для *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis* [24, 25].

Такая разница в результатах объясняется тем, что особи до генеративного состояния расположены очень неоднородно, и особенно явно это проявляется в ювенильном и имматурном состоянии, что хорошо заметно уже при визуальном анализе мозаик. Выраженная неоднородность вносит систематическое отклонение в результаты, получаемые с использованием функции парной корреляции, хотя в этом случае она позволяет получить ценную информацию – определить размер возникающих неоднородностей [36]. Таким образом, в мозаике ювенильных и имматурных особей выявляется агрегация, обусловленная неоднородностью их расположения; средний радиус таких групп составляет около 17 и 20 м соответственно, а внутри этих групп выявляется агрегация, обусловленная неслучайным расположением особей – группы с радиусом около 10–11 м. В мозаике генеративных особей также выявляется агрегация, обусловленная неоднородностью их расположения – группы с радиусом от 12 до 37 м, но если не принимать ее во внимание, то особи расположены случайно, что нам показывает функция K_2 .

Динамику изменения связей между особями *Pinus koraiensis* и других преобладающих видов при прохождении ими последовательных стадий онтогенеза можно описать следующим образом. В ювенильном и имматурном состоянии выявляется только одна положительная связь между особями. В виргинильном состоянии число положительных связей возрастает до трех, причем диаметры групп для разных видов сходны и составляют 8–9 м. В молодом генеративном состоянии число положительных связей вновь уменьшается до одной и появляется отрицательная связь. В генеративном состоянии положительных связей нет, и вместо этого выявляются три отрицательные связи (см. рис. 4). Влияние генеративных особей преобладающих видов на ювенильные, имматурные и виргинильные особи *Pinus koraiensis*, судя по единичным выявленным связям (см. рис. 5), крайне ограничено и сложно поддается систематизации.

Если функция парной корреляции или функция K_2 выявляет агрегированное или, наоборот, разреженное расположение особей,

то это обычно считается свидетельством того, что особи действительно взаимодействуют друг с другом, особенно если речь идет о двумерном анализе, когда, например, анализируются мозаики двух разных видов растений [36]. Ранее [23] было показано, что в случае одномерного анализа агрегированное расположение особей на исследуемых пробных площадях не может объясняться их взаимодействием, поскольку они расположены слишком далеко друг от друга. Например, имматурные особи *Pinus koraiensis* имеют средний радиус кроны от $0,18 \pm 0,01$ м до $1,85 \pm 0,9$ м [23], при этом связь в расположении особей выявляется на дистанциях до 10–11 м (см. рис. 3,а). Результаты данной работы показывают, что это также справедливо и для большинства двумерных анализов, а именно для тех случаев, когда выявляется наличие: а) положительной связи между ювенильными особями *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* (см. рис. 4,р); б) положительных связей между виргинильными и молодыми генеративными особями разных видов (рис. 4,с,м,г,д); в) генеративными и имматурными особями *Pinus koraiensis* (см. рис. 5,и). Взаимодействием особей могут объясняться только отрицательные связи на небольших дистанциях между генеративными особями разных видов (см. рис. 4,е,ж,о,т), а также положительные связи между генеративными и ювенильными, имматурными и виргинильными особями (см. рис. 5,д,о). Во всех остальных случаях агрегированное расположение особей связано с другими причинами.

Факторы, определяющие структуру на разных стадиях развития особей

Агрегированное расположение особей отмечается в большом числе работ, посвященных анализу структуры мозаик деревьев [5, 6, 21, 39, 40, 41]. Одним из основных факторов, обуславливающих агрегацию, считается ограниченное распространение семян, т.е. большая часть семян остается в непосредственной близости от генеративных особей [2, 5, 6, 42]. Семена *Pinus koraiensis* распространяются исключительно животными, и наибольшую роль в этом играют кедровка (*Nucifraga caryocatactes* L.), маньчжурская белка (*Sciurus vulgaris mantchuricus* Thomas) и, в меньшей степени, поползень (*Sitta europaea amurensis* Swinhoe) [14]. Благодаря животным семена могут переноситься на значительное расстояние (более километра) от материнского дерева [14]. В то же время анализ показывает, что почти 100 % генеративных особей имеют ближайшую соседнюю особь в пределах 20 м (см. рис. 3,е) и максимальный радиус «пустых» пространств в мозаике гене-

ративных особей составляет около 20 м. Таким образом, расстояние переноса семян на два порядка превышает расстояние между соседними деревьями, и даже одной генеративной особи *Pinus koraiensis* хватило бы на относительно равномерное обсеменение всей пробной площади 72-2013. Следовательно, ограниченное распространение семян не может влиять на начальное формирование популяционной мозаики данного вида.

Следующим фактором, который может обуславливать агрегированное расположение ювенильных и имматурных особей, является необходимость в определенном субстрате – как, например, для *Picea ajanensis* и *Betula costata* [24, 26, 43]. Проведенный анализ показал, что распределение ювенильных и имматурных особей *Pinus koraiensis* по субстратам трех типов хотя и отличается значимо от ожидаемого при их случайном расположении, но все-таки очень близко к нему (см. рис. 6). Это объясняется тем, что животные (в частности, *Nucifraga caryocatactes* и *Sciurus mantchuricus*) создают свои запасы именно в подстилке. Запасы на валеже могут создавать *Sitta europaea* [17]. Наблюдения показывают, что валеж, покрытый мхами, долго удерживает влагу, и это может обеспечить несколько лучшее выживание ювенильных и имматурных особей. Поэтому на валеже их больше, чем можно было бы ожидать при случайном расположении особей. По сравнению с ювенильными у имматурных особей доля встреч на валеже несколько больше, что также можно рассматривать как подтверждение предположения о том, что они лучше выживают в более влажных условиях. Тем не менее, поскольку большая часть особей расположена на подстилке, которая не имеет пространственной структуры (она, как уже было сказано выше, является «фоном» для других типов субстрата), необходимость в определенном субстрате не может объяснять формирование групп.

Еще одним фактором, объясняющим структуру мозаик, могут быть межвидовые взаимодействия, включая взаимодействия между генеративными особями и ювенильными, имматурными и виргинильными особями. У ювенильных особей двумерный анализ выявляет положительную связь только между *Pinus koraiensis* и *Tilia amurensis* (см. рис. 5,р). Эта связь есть и между имматурными особями, хотя проявляется в меньшей степени (см. рис. 5,г). Других связей между имматурными особями не выявляется. Поскольку радиус групп и в первом, и во втором случае значительно больше, чем радиусы крон особей [23], можно заклю-

чить, что они не взаимодействуют друг с другом. В этом случае выявляемые связи объясняются одинаковыми требованиями к субстрату, поскольку семена *Tilia amurensis* также прорастают, главным образом, на подстилке [27]. Но, поскольку подстилка занимает большую часть поверхности, сходные требования к субстрату не объясняют факт формирования густых групп ювенильных и иматурных особей.

Для особей в виргинильном состоянии выявляется сразу три положительные связи, одна из которых (между *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*) сохраняется и между молодыми генеративными особями (см. рис. 4, c, m, r, d). Однако здесь тоже связь проявляется на дистанциях, на которых особи в группе взаимодействовать не могут; уже сам факт образования таких смешанных групп, в которые входят все виды, за исключением *Betula costata*, нуждается в объяснении.

Слабая связь пространственного расположения ювенильных и генеративных особей *Pinus koraiensis* говорит о том, что ювенильные особи несколько чаще встречаются в окрестностях генеративных (см. рис. 5, d). Наблюдения показывают, что животные действительно создают многочисленные запасы в непосредственной близости от генеративных особей (часть из этих запасов временные, и затем они переносятся на более далекое расстояние). При этом положительные или отрицательные связи ювенильных особей *Pinus koraiensis* с другими видами не выявляются.

Анализ связей пространственного расположения иматурных и генеративных особей выявляет 2 положительные связи – с *Betula costata* и *Pinus koraiensis* (см. рис. 5, g, i). Причем если с *Betula costata* эта связь выявляется, начиная с минимальных дистанций и до 8 м, то для *Pinus koraiensis* на малых дистанциях (до 7 м) наблюдается отрицательная связь, которая затем сменяется положительной на дистанциях 7–12 м. Таким образом, исходя из радиусов крон [23] можно заключить, что иматурные особи расположены в пределах кроны *Betula costata* и рядом (но за пределами кроны) *Pinus koraiensis*. Анализ связей пространственного расположения виргинильных и генеративных особей выявляет всего одну положительную связь – с *Tilia amurensis* (см. рис. 5, o). Как для иматурных, так и для виргинильных особей *Pinus koraiensis* их густота в окрестностях генеративных особей максимум в полтора-два раза выше ожидаемой. Это несколько влияет на их общее распределение по площади, но не объясняет формирования групп, где густота в 3,5–9 раз превышает среднюю по площади.

Таким образом, внутри- и межвидовые отношения между особями, а также связь с суб-

стратом не объясняют ни самого факта образования групп особей, ни того, почему их расположение к генеративному состоянию постепенно меняется на случайное, а также того, как меняются межвидовые связи при развитии особей. В работах [22, 23] было показано, что у *Pinus koraiensis* особи нормальной жизненности встречаются преимущественно в окнах и в меньшей степени на периферии окон. Причем если в иматурном состоянии большая часть особей (пониженной и низкой жизненности) встречалась под пологом древостоя, то уже к молодому генеративному состоянию остаются только те особи, которые были обнаружены в окнах или на их периферии, что говорит о значительном увеличении потребности в освещенности для успешного роста [44, 45]. Это означает, что уже в иматурном состоянии быстрее развиваются те особи, которые расположены в лучших условиях освещенности. Соответственно, в перспективе они имеют больше шансов на выживание. Если теперь представить, что в течение некоторого времени происходит процесс «отбора» особей, оказавшихся в лучших условиях освещенности (обусловленных окнами), то они будут расположены группами. Подтверждает это предположение сходство радиусов групп, которые выявляются у особей в разных онтогенетических состояниях с использованием функций парной корреляции и K_2 , во-первых, между собой, а, во-вторых, с размерами окон, около 90 % которых имеют радиус 9–10 м (см. рис. 1). Следовательно, мы можем обоснованно предположить, что основным фактором, который объясняет агрегацию иматурных, виргинильных и молодых генеративных растений, является свет. У ювенильных особей сложно определить жизненность, однако радиус групп, выявляемый с использованием функции K_2 , так же, как и для других состояний, совпадает с радиусом 90 % окон в пологе древостоя. Поэтому, судя по полученным результатам, «отбор» особей, оказавшихся в лучших условиях освещенности, происходит и в ювенильном периоде. Для кедрово-широколиственных лесов характерен режим нарушений низкой и, редко, средней интенсивности [22, 46] (в данном случае речь идет о естественных нарушениях, а именно – об образовании окон в пологе древостоя). Это означает, что время от времени в пологе образуются единичные окна в результате, например, вывала ветром отдельных деревьев; размер таких окон сопоставим с размером кроны одного дерева. Значительно реже образуются окна более крупных размеров в результате одновременного вывала 2–3 деревьев. При этом окна расположены

случайно [23], а, значит, улучшение условий освещенности происходит, во-первых, в случайном месте древостоя, и, во-вторых, имеет локальный характер. Если принять во внимание эти особенности образования окон, то становятся понятными черты структуры мозаик особей на разных стадиях их развития.

А именно наличие больших групп ювенильных и имматурных особей, выявляемых с использованием функции парной корреляции (см. рис. 3), показывает, что они – результат относительно длительного «отбора» особей, которые оказываются в более благоприятных условиях. Когда функция парной корреляции показывает агрегированное расположение виргинильных особей, а функция $K2$ – случайное, это означает, что данные особи были относительно быстро «выбраны» из мозаики в соответствии с размерами образовавшихся окон, когда они оказались в благоприятных условиях. Поэтому такая выборка может не иметь собственной структуры, и особи внутри групп могут быть расположены случайно. У мозаики молодых генеративных особей вновь появляется структура (неслучайное расположение), поскольку они некоторое время выживают в окнах.

Также это объясняет и характер изменения связей между особями разных видов в ходе их развития (см. рис. 4). Большое число положительных связей между виргинильными особями показывает, что они вместе оказались в пределах одних и тех же окон. Поскольку в виргинильное состояние переходят только те особи, которые оказались в окнах, то их оказывается относительно небольшое число, но они расположены близко друг к другу. При этом расстояния между окнами – те самые «пустые пространства» – получаются достаточно большими. Затем из-за конкуренции положительные связи между особями практически исчезают (у молодых генеративных особей), и в конце концов сменяются отрицательными на небольших дистанциях, когда располагаться слишком близко друг к другу особям мешают кроны (генеративные особи).

И, наконец, это объясняет положительные связи между имматурными особями *Pinus koraiensis* и генеративными *Betula costata*, виргинильными особями *Pinus koraiensis* и генеративными *Tilia amurensis*. Кроны лиственных видов относительно хорошо пропускают свет, поэтому особи *Pinus koraiensis* могут выживать в непосредственной близости от них.

Вопрос о том, почему генеративные особи расположены случайно, но при этом неоднородно, остается открытым и нуждается в дальнейшем изучении. Одно из возможных объяснений состоит в следующем. Как показал анализ структуры мозаики пней на ППП 72-2013, они расположены хотя и случайно, но неоднородно: выявляются «группы» пней с радиусом 25–30 м [23]. Следовательно, существуют участки древостоя, где образование окон происходило относительно более часто или, наоборот, редко (иначе говоря, разные участки древостоя отличаются своей локальной историей нарушений). В тех местах, где образовывается больше окон, создаются условия для успешного развития большого числа виргинильных растений. В дальнейшем это может привести к неоднородности расположения генеративных растений. Другие возможные объяснения – неоднородность условий местообитания [40, 41] и неоднородность содержания различных элементов в почве [42].

Заключение

Проведенные исследования показали, что динамика структуры мозаики особей *Pinus koraiensis* при прохождении ими стадий онтогенетического развития практически не зависит ни от внутривидовых, ни и от межвидовых взаимосвязей, за исключением очевидного факта, что в процессе изреживания густота особей постепенно уменьшается. Положительные внутри- и межвидовые связи (причем последние единичны) объясняются, главным образом, сходными требованиями к условиям, необходимым для развития: это, в первую очередь, свет для особей всех онтогенетических состояний (за исключением генеративного), а также субстрат для ювенильных и имматурных особей. К генеративному состоянию от групп остаются единичные особи, поэтому их расположение случайно. Таким образом, динамика мозаики *Pinus koraiensis* не определяется спецификой внутри- и межвидовых взаимосвязей, хотя именно этого можно было бы ожидать в многовидовом древостое. Ключевое значение имеют особенности процесса образования окон: их размеры, пространственное расположение и частота появления, т.е. особенности режима нарушений.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 18-04-00278, № 18-04-00120).

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, No 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. Комаров, В. Л. Флора Маньчжурии / В. Л. Комаров. – Санкт-Петербург : Тр. СПб. ботан. сада, 1901. – Т. 1. – С. 20–36.
8. Комаров, В. Л. Хвойные деревья Маньчжурии / В. Л. Комаров // Тр. Сиб. общ. Естествоиспыт. – 1902. – Т. 32. – С. 230–235.
9. Critchfield, W. B. Geographic distribution of the pines of the world / W. B. Critchfield, E. L. Jr. Little. – Washington, DC : USDA, Miscellaneous Publication 991, 1966. – 97 p.
10. Кедровые леса Дальнего Востока / отв. ред. Б. П. Колесников // Труды Дальневосточного филиала Академии наук СССР. Сер.: Ботаническая. – 1956. – Т. 2, вып. 4. – 262 с.
11. Ивашкевич, Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития / Б. А. Ивашкевич // Лесное хозяйство и лесная промышленность. – 1929. – № 10. – С. 36–44 ; № 11. – С. 40–47 ; № 12. – С. 41–46.
12. Соловьев, К. П. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них / К. П. Соловьев. – Хабаровск : Кн. изд-во, 1958. – 367 с.
13. Орехова, Т. П. Семена дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение) / Т. П. Орехова. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – 161 с.
14. Бромлей, Г. Ф. Биоценотические связи птиц, млекопитающих и кедра корейского в Приморском крае / Г. Ф. Бромлей, В. А. Костенко // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока. – Владивосток : Полиграфический комбинат приморского крайисполкома, 1974. – С. 5–41.
15. Захаров, С. М. Влияние белки на естественное возобновление кедра корейского / С. М. Захаров // Лесоведение. – 1992. – № 6. – С. 74–77.
16. Hutchins, H. E. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics / H. E. Hutchins, S. A. Hutchins, B. Liu // Oecologia. – 1996. – Vol. 107. – P. 120–130.
17. Омелько, А. М. Поползень амурский в воспроизводстве кедра корейского во вторичных широколиственных лесах Приморья / А. М. Омелько, М. М. Омелько, М. М. Омелько (мл.) // Биологические исследования на Горнотаежной станции : сб. науч. тр. – Владивосток : ДВО РАН, 2001. – Вып. 7. – С. 260–282.
18. Омелько, М. М. Роль маньчжурской белки в возобновлении кедра корейского во вторичных широколиственных лесах Приморья / М. М. Омелько, А. М. Омелько, М. М. Омелько (мл.) // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 68–72.
19. 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.
20. Ухваткина, О. Н. Особенности жизненной стратегии сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня / О. Н. Ухваткина, А. М. Омелько // Вестник Томского государственного университета. Сер.: Биология. – 2016. – № 4. – С. 164–179.
21. 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.
22. 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.
23. From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest / A. M. Omelko, O. N. Ukhvatkina, A. A. Zhmerenetsky, L. A. Sibirina, T. Y. Petrenko, M. V. Bobrovsky // For. Ecol. Manag. – 2018. – Vol. 411. – P. 44–46.
24. 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.
25. 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.

26. Онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляции *Betula costata* (Betulaceae) в ненарушенном кедрово-широколиственном сообществе на юге российского Дальнего Востока / А. А. Жмеренецкий, А. М. Омелько, О. Н. Ухваткина, Т. Я. Петренко, Л. А. Сибирина // Растительные ресурсы. – 2018. – Т. 54, № 2. – С. 260–279.
27. 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 – Т. 3, № 1. – С. 1–11.
28. Кожевникова, Н. К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна / Н. К. Кожевникова // Сибирский экологический журнал. – 2009. – № 5. – С. 693–703.
29. Condit, R. Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots / R. Condit. – Springer-Verlag, 1998. – 224 p.
30. Ухваткина, О. Н. Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня / О. Н. Ухваткина, Т. А. Комарова, А. Д. Трофимова // Вестник Московского государственного университета леса. – 2010. – № 3. – С. 169–173.
31. Комарова, Т. А. Онтоморфогенез пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня / Т. А. Комарова, А. Д. Трофимова, О. Н. Ухваткина, У-Сан Ким // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – № 5. – С. 93–101.
32. 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.
33. Ripley, B. D. Spatial Statistics / B. D. Ripley. – N.Y. : John Wiley and Sons, 1981. – 272 p.
34. 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.
35. 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.
36. Wiegand, T. Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology / T. Wiegand, K. A. Moloney. – London ; New York : CRC Press, 2014. – 510 p.
37. 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.
38. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – 2018.
39. Comita, L. S. Изменения ассоциаций с условиями местообитания тропических деревьев с их развитием / L. S. Comita, R. Condit, S. P. Hubbell // Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 95. – P. 482–492.
40. Manage, R. P. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest / R. P. Manage, S. S. Getzin, T. Wiegand // Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 101. – P. 149–160.
41. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical trees species / R. John, J. W. Dalling, K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo, R. B. Foster // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2007. – Vol. 104. – P. 864–869.
42. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest / K. E. Harms, S. J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez, E. A. Herre // Nature. – Vol. 404. – P. 493–495.
43. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока / отв. ред. Н. В. Усенко. – Хабаровск : Хабаровское книжное издательство, 1969. – 416 с.
44. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету / О. И. Евстигнеев // Биологические науки. – 1991. – Т. 8, № 332. – С. 20–29.
45. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса / О. И. Евстигнеев // Лесоведение. – 1996. – № 6. – С. 26–35.
46. 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.

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., Ye J., Li 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. Komarov V. L. *Flora Man'chzhurii* [Flora of Manchuria]. Saint-Petersburg: Tr. SPb. botan. sada, 1901, vol. 1, pp. 20–36. [In Russian]
8. Komarov V. L. *Tr. Sib. obshch. Estestvoispyt.* [Siberian social naturalist]. 1902, vol. 32, pp. 230–235. [In Russian]
9. Critchfield W. B., Little E. L. Jr. *Geographic distribution of the pines of the world*. Washington, DC: USDA, Miscellaneous Publication 991, 1966, 97 p.

10. *Trudy Dal'nevostochnogo filiala Akademii nauk SSSR. Ser.: Botanicheskaya* [Proceedings of the Far East branch of the USSR Academy of Sciences: Botanical series]. 1956, vol. 2, iss. 4, 262 p. [In Russian]
11. Ivashkevich B. A. *Lesnoe khozyaystvo i lesnaya promyshlennost'* [Forestry and timber industry]. 1929, no. 10, pp. 36–44; no. 11, pp. 40–47; no. 12, pp. 41–46. [In Russian]
12. Solov'ev K. P. *Kedrovo-shirokolistvennye lesa Dal'nego Vostoka i khozyaystvo v nikh* [Cedar-broadleaved forests of Far East and economy in them]. Khabarovsk: Kn. izd-vo, 1958, 367 p. [In Russian]
13. Orekhova T. P. *Semena dal'nevostochnykh derevyanistykh rasteniy (morfologiya, anatomiya, biokhimiya i khra-nenie)* [Seeds of Far Eastern woody plants (morphology, anatomy, biochemistry and preservation)]. Vladivostok: Dal'nauka, 2005, 161 p. [In Russian]
14. Bromley G. F., Kostenko V. A. *Fauna i ekologiya nazemnykh pozvonochnykh yuga Dal'nego Vostoka* [Fauna and ecology of terrestrial vertebrates in the south of Far East]. Vladivostok: Poligraficheskiy kombinat primorskogo krayispolkoma, 1974, pp. 5–41. [In Russian]
15. Zakharov S. M. *Lesovedenie* [Forest studies]. 1992, no. 6, pp. 74–77. [In Russian]
16. Hutchins H. E., Hutchins S. A., Liu B. *Oecologia*. 1996, vol. 107, pp. 120–130.
17. Omel'ko A. M., Omel'ko M. M., Omel'ko M. M. (ml.) *Biologicheskie issledovaniya na Gornotaezhnoy stantsii: sb. nauch. tr.* [Biological research on the Gorno-taezhnaya station: proceedings]. Vladivostok: DVO RAN, 2001, iss. 7, pp. 260–282. [In Russian]
18. Omel'ko M. M., Omel'ko A. M., Omel'ko M. M. (ml.) *Lesovedenie* [Forest studies]. 2007, no. 4, pp. 68–72. [In Russian]
19. Komarova T. A., Ukhvatkina O. N., Trofimova A. D. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* [Proceedings of the Botanical garden – institute of the Far Eastern branch of the Russian Academy of Sciences]. 2010, no. 5, pp. 81–92. [In Russian]
20. Ukhvatkina O. N., Omel'ko A. M. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya* [Proceedings of Tomsk State University: Series: Biology]. 2016, no. 4, pp. 164–179. [In Russian]
21. Liu Y., Li F., Jin G. *Journal of Plant Interactions*. 2014, vol. 9, no. 1, pp. 745–753.
22. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. *Forest Ecology and Management*. 2016, vol. 360, pp. 221–234.
23. Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A., Sibirina L. A., Petrenko T. Y., Bobrovsky M. V. *For. Ecol. Manag.* 2018, vol. 411, pp. 44–46.
24. Ukhvatkina O. N., Omel'ko A. M. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2017, vol. 53, no. 1, pp. 70–87. [In Russian]
25. Petrenko T. Ya., Omel'ko A. M., Zhmerenetskiy A. A., Ukhvatkina O. N., Sibirina L. A. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2017, vol. 53, no. 4, pp. 480–495. [In Russian]
26. Zhmerenetskiy A. A., Omel'ko A. M., Ukhvatkina O. N., Petrenko T. Ya., Sibirina L. A. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2018, vol. 54, no. 2, pp. 260–279. [In Russian]
27. Zhmerenetskiy A. A., Omel'ko A. M., Ukhvatkina O. N., Petrenko T. Ya. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018, vol. 3, no. 1, pp. 1–11.
28. Kozhevnikova N. K. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian ecological journal]. 2009, no. 5, pp. 693–703. [In Russian]
29. Condit R. *Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Springer-Verlag, 1998, 224 p.
30. Ukhvatkina O. N., Komarova T. A., Trofimova A. D. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa* [Proceedings of Moscow State Forest University]. 2010, no. 3, pp. 169–173. [In Russian]
31. Komarova T. A., Trofimova A. D., Ukhvatkina O. N., U-San Kim *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* [Proceedings of the Botanical garden – institute of the Far Eastern branch of the Russian Academy of Sciences]. 2010, no. 5, pp. 93–101. [In Russian]
32. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. *Russian Journal of Ecology*. 2001, vol. 32, pp. 159–163.
33. Ripley B. D. *Spatial Statistics*. New York: John Wiley and Sons, 1981, 272 p.
34. Wiegand T., He F., Hubbel S. P. *Ecography*. 2013, vol. 36, pp. 92–103.
35. *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.
36. Wiegand T., Moloney K. A. *Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology*. London; New York: CRC Press, 2014, 510 p.
37. Wiegand T., Moloney K. A. *Oikos*. 2004, vol. 104, pp. 209–229.
38. *R Core Team. R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2018.
39. Comita L. S., Condit R., Hubbell S. P. *Journal of Ecology*. 2007, vol. 95, pp. 482–492.
40. Manage R. P., Getzin S. S., Wiegand T. *Journal of Ecology*. 2013, vol. 101, pp. 149–160.
41. John R., Dalling J. W., Harms K. E., Yavitt J. B., Stallard R. F., Mirabello M., Hubbell S. P., Valencia R., Navarrete H., Vallejo M., Foster R. B. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007, vol. 104, pp. 864–869.
42. Harms K. E., Wright S. J., Calderon O., Hernandez A., Herre E. A. *Nature*. Vol. 404, pp. 493–495.
43. *Derev'ya, kustarniki i liany Dal'nego Vostoka* [Trees, shrubs and lianas of the Far East]. Execut. ed. N. V. Usenko. Khabarovsk: Khabarovskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1969, 416 p. [In Russian]
44. Evstigneev O. I. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1991, vol. 8, no. 332, pp. 20–29. [In Russian]
45. Evstigneev O. I. *Lesovedenie* [Forest studies]. 1996, no. 6, pp. 26–35. [In Russian]
46. Zhang Y., Drobyshv I., Gao L., Zhao X., Bergeron Y. *Dendrochronologia*. 2014, vol. 32, pp. 21–31.



Формирование популяционной мозаики *PINUS KORAIENSIS* SIEB. ET ZUCC. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока / А. М. Омелько, О. Н. Ухваткина, А. А. Жмеренецкий, Т. Я. Петренко, Л. А. Сибирина // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (2). – DOI 10.21685/2500-0578-2019-2-1.