

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630.182 (571.63)

СТРОЕНИЕ И ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА
КЕДРОВО-ЕЛОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА
ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

© 2013 г. С. М. Захаров

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: zaharov_sm@mail.ru
Поступила в редакцию 07.07.2010 г.

На основе 57-летних наблюдений в кедрово-елово-широколиственном лесу на постоянной пробной площади 5–1948 установлено, что насаждение является устойчивым, коренным, процессы вставания и отмирания всех его компонентов взаимно компенсируются; изменения его структуры и физиономического облика происходят циклично за 96–130 лет и связаны с отмиранием старых и формированием новых поколений, в основном, ели (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carr.). Этот процесс ускоряется сильными экзогенными воздействиями.

Кедрово-елово-широколиственный лес, возрастная динамика, коренной тип леса, устойчивость.

Кедрово-елово-широколиственные леса на юге Приморского края, занимая большие площади между пихтово-еловой, кедрово-широколиственной и чернопихтово-широколиственной формациями, отличаются очень сложными межвидовыми отношениями, составом и строением [2, 8, 14]. Многочисленные виды деревьев, составляющие эти леса, имеют разные экологические особенности. Пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.), граб сердцелистный (*Carpinus cordata* Blume), клен маньчжурский (*Acer mandshuricum* Maxim.), находятся у северной границы своего распространения, ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carr.) и пихта белокорая (*A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) – на южном пределе одной из местных дизъюнкций, тогда как сосна кедровая (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.), береза желтая (*Betula costata* Trautv.), дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) – в центре своего ареала. Несмотря на хозяйственный и научный интерес, которые представляют эти леса, их строение и динамика остаются слабо изученными.

Вопросы возрастной динамики девственных широколиственно-кедровых лесов были разработаны Б.А. Ивашкевичем [7] в виде принципиальной схемы циклического (диалектического) развития кедрово-широколиственного леса и развиты Б.П. Колесниковым [8]. В основу ее было положено

представление о циклической смене поколений кедровой сосны (кедра), которых в онтогенезе этой породы выделили 8, продолжительностью 40 лет каждое. С учетом наложения по времени прохождения начальных и конечных стадий онтогенеза, морфологически выраженных стадий оказалось 5. В каждом цикле отметили чередование фазы преобладания главной породы (кедровой сосны) и фазы преобладания ее конкурентов. Такой подход был применен для характеристики возрастной динамики чернопихтово-широколиственных лесов Приморского края [1], лесов Сибири [22]; он был развит на примере пихтово-еловых лесов [10, 16, 23 и др.] и других формаций [17]. По предположению А.Г. Шавнина [24] и Ю.И. Манько [10] в идеальном случае в девственном темнохвойном лесу обновление деревьев может идти без существенных изменений возрастного строения и таксационной характеристики древостоя (климаксовое состояние).

Ряд исследований кедровых лесов Дальнего Востока, выполненных на массовом материале [4, 18, 15, 19, 9, 11], не подтвердил отдельные положения схемы Ивашкевича-Колесникова (отсутствие возрастных поколений, невыраженность или временное нарушение циклов, иное возрастное развитие и пр.). Поэтому, учитывая с одной стороны разногласия в данном вопросе, а с другой –

глубокое и непреходящее научно-познавательное и практическое значение схемы, рассмотрим материалы возрастной динамики кедрово-елово-широколиственного леса на примере постоянной пробной площади 5–1948, заложенной в 1948 году С.Н. Моисеенко.

На основе ревизий этой пробной площади 5–1948 [12, 13, 14] было установлено, что данный участок леса отличался многовидовым составом всех растительных ярусов, массовым, непрерывным появлением и отмиранием особей древесных пород, сложным строением, вертикальной сомкнутостью, абсолютной разновозрастностью древостоя.

Дальнейшие исследования [6] показали, что возрастные изменения в древостое происходят циклично. Цикличность вызвана образованием 80-летних поколений основных лесообразователей. В каждом цикле период господства хвойных пород чередуется с периодом преобладания лиственных. После распада старшего поколения, его место занимает очередное.

Возрастной динамике этих лесов сложность придает то, что они образованы многочисленными видами деревьев разной экологии и продолжительности жизни.

Проведенные неоднократно ревизии пробной площади позволили разработать схему возрастной динамики кедрово-елово-широколиственного леса.

ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА

Пробная площадь 5–1948 размером 1,0 га расположена на высоте 175 м над уровнем моря в 700 м от русла р. Артемовка в кедрово-елово-широколиственном лесу, который занимает нижнюю часть восточного склона крутизной 3–7° близ осевой линии хребта Пржевальского в 111 квартале Суворовского лесничества Уссурийского заповедника им. В.Л. Комарова.

Почва суглинистая с плотным водоупорным иллювиальным горизонтом, сырая – периодически мокрая, бурая горно-лесная, среднескелетная, слабооподзоленная. Микрорельеф создается естественными неровностями, древесным валежом, почвенно-ветровальными комплексами.

Древостой составляют ель аянская, кедровая сосна, пихта белокорая и цельнолистная, тис (*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc.), липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.), березы желтая и белая (*Betula costata* Trautv., *B. mandshurica* (Regel) Nakai), ясень маньчжурский (*Fraxinus*

mandshurica Rupr.), дуб монгольский, тополь Максимовича (*Populus Maximowiczii* A. Henry), ильмы долинный и лопастной (*Ulmus japonica* (Rehd.), *U. laciniata* (Trautv.) Mayr), бархат амурский (*Phellodendron amurense* Rupr.), клены (*Acer mono* Maxim., *A. mandshuricum* Maxim., *A. pseudosiboldianum* (Pax) Kom., *A. ukurunduense* Trautv. et Mey, *A. tegmentosum* Maxim., *A. barbinerve* Maxim.), сирень (*Tilingia amurensis* Rupr.), вишня (*Cerasus maximowiczii* (Rupr.), граб, маакция (*Maackia amurensis* Koehne), рябина (*Sorbus amurensis* Rupr.), груша (*Pyrus ussuriensis* Maxim.), мелкоплодник (*Sorbus alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch), ива (*Salix maximowiczii*), черемухи (*Padus asiatica* Kom., *P. maackii* (Rupr.) Kom.), диморфант (*Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz.), ольха (*Alnus hirsuta*) и аралия (*Aralia elata manschurica* Rupr. et Maxim.).

Подлесок разреженный и состоит из 15 видов. В нем преобладают лещина (*Corylus manshurica* Maxim.), чубушник (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim.), элеутерококк (*Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.), рябинник (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.), лимонник (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.), актинидия (*Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim.). В кустарничково-травяном ярусе отмечены 53 вида; среди них наиболее обильны осока кривоногая (*Carex campylorhina* Krecz.), василистник нитчатый (*Thalictrum filamentosum* Maxim.), мителла голая (*Mitella nuda* L.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), майник двулистный (*Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt), щитовники Буша и амурский (*Dryopteris buschiana* и *Dr. amurensis* (Milde) Christ.). Моховой покров разреженный представлен в основном ритидиадельфусом трехгранным (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) и климациумом японским (*Climacium japonicum* Lindb.).

На пробной площади учет численности подраста, описание недеревесных растительных ярусов на 5 учетных площадках размером 10×10 м каждая, таксация пронумерованных деревьев (с диаметра 6.1 см на высоте груди), с определением видовых пороков проводилась в 1948, 1953, 1958 гг. С.Н. Моисеенко [12–14], а в 1989, 1994, 2000 и 2005 гг. автором [6]. В 1948 и 1989 гг. у каждого дерева измерялись проекция кроны и высота. Обработка данных таксации древостоя всех ревизий производилась в соответствии с [20, 21]. Каждое дерево относили к определенному пологу древостоя по указательным видам: верхняя граница III полога (15 м) – по самым крупным деревьям третьей величины (кленов ложнозибольдова и желтого, граба), верхняя граница II полога (25 м) – по максимальной высоте стволов клена

моно, основной массы крупных стволов липы, ясеня, берез, II полог составляли деревья первой величины высотой более 25 м.

Учет численности подроста проводили по категориям: мелкий (до 50 см высоты), средний (51–130 см); крупный – на всей пробной площади по ступеням толщины 1, 3, 5 см на высоте 1.3 м. Всходы (растения до 1 года) в общую численность подроста не включались и подсчитывались на площадках. Всходы ели подсчитывались также на валеже и минерализованных участках всей площади. По жизненному состоянию подрост относился к категориям “здоровый”, “больной”, “сухой”. Обилие видов недревесной растительности определялось в процентах от проективного покрытия. По ходовой линии, проходящей по периметру пробной площади, вычислялась сомкнутость крон древостоя.

Для анализа возрастной структуры древостоя использовались данные по 81 модельному и учетному дереву (из них 68 заимствовано из отчета С.Н. Моисеенко [12]) и 248 моделей подроста, из которых 21 были взяты из отчета С.Н. Моисеенко [12]. Возраст модельных деревьев определялся с поправкой на высоту точки начала роста. В 1994, 2000 и 2005 гг. все деревья ели с применением методики И.Т. Дуплищева [3], личного опыта таксации были распределены по 10-летним классам возраста.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На пр. пл. 5–1948 с 1948 по 1956 гг. произрастал 31 вид деревьев. В окнах, образовавшихся в древесном пологе во время тайфуна в 1956 г., появились ольха и бархат. Число древесных видов на площади достигло 33. Маакия, мелкоплодник и диморфант, бывшие ранее в древостое, сохранились в подросте.

За 57 лет изменились внешний облик и структура древостоя (табл. 1): увеличился запас древесины на 48.4%, полнота на 29.3%, средние диаметр, высота, возраст. Кривая распределения деревьев по толщине была непрерывной, с резко выраженной левой асимметрией. К 2005 г. протяженность этой кривой возросла с 60 до 82 см. Доля деревьев в левой ее части (ступени толщины 8–20 см) снизилась с 82.3 до 70.0%, а доля в средней части (ступени 24–40 см), напротив, возросла с 14.9 до 20.2%; это произошло и с правой ее частью (ступени 44 см и более), где доля деревьев увеличилась с 2.8 до 9.8%.

Вертикальная структура древостоя осталась непрерывной, наибольшая высота увеличилась

с 27.5 до 34 м. Запас древесины I полога увеличился с 65.42 до 283.11 м³, а запасы древесины II и III пологов снизились. Число деревьев, достигнув наибольшей величины 1321 экз. к 1948 г., в результате ветровала крупных и слабо укоренившихся молодых деревьев, а также отмирания угнетенных к 2005 г. сократилось до 911 экз. (табл. 2). Проекция крон всех деревьев уменьшилась с 17806 м² в 1948 г. до 15987 м² в 1989 г., проекция крон III полога – с 82 до 61%, II полога – с 79 до 67%, проекция крон I полога увеличилась с 18 до 33%, а сомкнутость древостоя сохранилась на уровне 90%.

Наличие изменений в древостое и заметных отличий в процессе их протекания позволило сделать вывод о стадийности возрастных его изменений [6]. Данные ревизий (табл. 2) показали, что с 1948 по 1994 г. были наибольший прирост и ослабленный отпад древесины по объему, снижение числа всех деревьев, наибольшее развитие древостоя и I полога, соответствующее стадии спелости. За этот период запас больных деревьев был стабилен и не превышал 30%. I полог стал преобладать по запасу. Средний возраст древостоя по ели достиг 170 лет. С 1994 г. прирост древостоя резко снизился, а отпад и доля больных деревьев увеличились, древостой, достигнув наибольших таксационных показателей, вступил в стадию перестойности. Стадия продлится около 20 лет до стадии распада протяженностью не менее 15 лет, после чего древостой перейдет в стадию приспевания следующего цикла возрастного развития.

Об изменениях в насаждении свидетельствовали и данные, по которым можно восстановить его облик до 1948 г. [12, 13]: в 1948 г. среди крупных упавших деревьев запасом более 40 м³, преобладали кедр, ясень, липа диаметром до 60–76 см; наибольший диаметр валежа ели – 40 см, пихты – 32 см. Этот валеж образовался в период 1941–1946 гг. Наличие большого числа толстых деревьев, разложившихся до степени, по которой невозможно установить видовую принадлежность, указывало на массовое их отмирание в более ранний период. Это подтвердилось данными о начале усиления роста модельных деревьев III полога в 1910–1911, 1916–1918 и 1926–1927 гг. Расположение моделей в разных местах площади указывало на постепенное отмирание части древостоя на разных участках; многие из этих отмерших стволов стали субстратом для подроста ели, появившегося после 1918 г.

Как установлено многими исследователями, в том числе автором [5], основным субстратом для появления генераций ели в коренных лесах

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоя на пр. пл. 5–1948 с 1948 по 2005 гг.

Полог	Состав, %	Число деревьев, шт. га ⁻¹			Площадь сечения, м ² га ⁻¹			Запас, м ³ га ⁻¹			D ср., см	H ср., м	A ср. ели, лет
		Е	Хв	Всех	Е	Хв	Всех	Е	Хв	Всех			
Учет 1948 года													
I	22Е 1П 16К (39Хв) 8Лп 7Б 45Я 3Т (61Л1)	11	18	35	1.251	2.256	5.272	18.23	25.73	65.42	43.8	26.2	
II	34Е 23П 8К (65Хв) 19Лп 10Б 3Я (34Л1) 1Л2	94	193	296	6.034	12.136	18.355	63.46	123.20	188.30	28.1	21.3	
III	30Е 32П 3К (66) 8Лп 4Б 2Я (13Л1) 21Л2, Л3	280	625	990	2.718	6.081	9.326	18.57	39.76	60.25	11.0	11.1	
Итого	31Е 20П 9К (60) 14Лп 8Б 11Я (35) 3Л2 2Л3	385	836	1321	10.003	20.473	32.953	95.89	188.69	313.97	17.8	17.0	
Учет 1953 года													
Итого	32Е 17П 9К (60) 15Лп 8Б 11Я (36Л1) 3Л2 1Л3	356	750	1210	10.738	20.984	33.928	106.51	200.51	334.59	19.0	17.8	
Учет 1958 года													
I	28Е 1П 16К (46Хв) 14Лп 10Б 28Я 2Т (54Л1)	22	34	65	3.045	4.937	10.228	35.85	57.72	125.85	44.8	26.2	
II	34Е 25П 7К 1Пц (66Хв) 18Лп 9Б 4Я (33Л1) 1Л2	91	181	298	5.178	10.407	15.691	53.39	103.92	157.93	25.9	20.5	
III	33Е 24П 4К (62Хв) 7Лп 3Б 1Я (11Л1) 15Л2 12Л3	129	264	513	1.549	3.041	5.170	11.23	20.83	33.52	11.3	11.6	
Итого	32Е 15П 10К (58Хв) 15Лп 9Б 13Я (39Л1) 2Л2 1Л3	242	479	876	9.772	18.385	31.089	100.47	182.47	317.30	21.3	19.2	
Учет 1989 года													
I	41Е 1Пц 19К (60Хв) 4Лп 2Б 29Я 3Т 1Д (40Л1)	28	40	65	5.199	7.922	13.434	67.88	102.46	169.89	51.3	27.3	
II	35Е 15П 8К (59Хв) 24Лп 8Б 5Я (39Л1) 2Л2	83	153	277	5.656	9.993	17.387	63.30	106.54	180.76	28.3	21.3	
III	24Е 22П 4К (50Хв) 11Лп 2Б 1Я (15Л1) 14Л2 21Л3	93	296	640	1.221	2.834	5.860	8.63	18.26	36.41	10.8	10.3	
Итого	36Е 9П 13К (59Хв) 15Лп 5Б 15Я (37Л1) 2Л2 2Л3	204	489	982	12.076	20.749	36.681	139.81	227.26	387.06	21.8	19.8	
Учет 1994 года													
I	39Е 1Пц 17К (57Хв) 12Лп 3Б 24Я 2Т 1Д (43Л1)	34	47	87	6.845	10.056	18.256	90.42	131.52	230.67	51.7	27.4	
II	36Е 19П 8К (63Хв) 19Лп 8Б 4Я (33Л1) 4Л2	85	160	292	5.970	10.985	17.786	67.36	118.15	186.21	27.9	21.0	
III	19Е 27П 4К (50Хв) 10Лп 2Б 1Я (14Л1) 11Л2, 25Л3	86	328	684	1.076	3.000	6.093	6.91	18.41	36.67	10.7	10.2	
Итого	36Е 10П 12К (59Хв) 15Лп 5Б 14Я (36Л1) 3Л2 2Л3	205	535	1063	13.891	24.041	42.135	164.69	268.08	453.55	22.5	20.5	
Учет 2000 года													
I	38Е 1Пц 18К (57Хв) 11Лп 4Б 23Я 2Т 1Д (42Л1) 1Яг	37	51	92	7.308	10.978	19.885	96.32	143.78	250.24	52.5	27.3	
II	37Е 20П 7К (65Хв) 20Лп 5Б 4Я (31Л1) 4Л2	81	157	285	5.948	10.954	17.516	67.53	117.68	182.46	28.0	21.1	
III	17Е 28П 5К (50Хв) 8Лп 2Б 3Я (14Л1) 10Л2 26Л3	79	330	674	0.964	3.005	6.112	6.26	18.62	36.99	10.7	10.2	
Итого	36Е 10П 13К (59Хв) 14Лп 4Б 14Я (36Л1) 3Л2 2Л3	197	538	1051	14.220	24.937	43.513	170.11	280.08	469.69	23.0	20.8	
Учет 2005 года													
I	39Е 3П 1Пц 19К (61Хв) 10Лп 3Б 23Я 2Т 1Д (39Л1)	42	66	116	8.082	13.286	22.856	106.22	171.19	283.11	50.1	27.3	
II	39Е 17П 6К (63Хв) 22Лп 5Б 3Я (32Л1) 5Л2	74	142	268	5.358	9.124	14.998	60.79	97.62	154.84	26.7	20.7	
III	16Е 24П 4К (44Хв) 9Лп 1Я (11Л1) 11Л2 34Л3	59	246	527	0.703	2.082	4.764	4.53	12.39	27.86	10.7	10.5	
Итого	37Е 9П 14К (60Хв) 14Лп 4Б 15Я (35Л1) 3Л2 2Л3	175	454	911	14.143	24.492	42.618	171.54	281.20	465.81	24.4	21.2	

Примечание. Е – ель аяская; П – пихта белокорая; К – кедр корейский; Хв – хвойные; Лп – липа амурская; Бж, Бм – березы желтая и маньчжурская; Я – ясеня маньчжурский; Т – тополь Максимовича; Д – дуб монгольский; Илг – ильм горный; Км, Кмж, Клз, Кз, Кж – клены моно, маньчжурский, ложнозольдов, зеленокорый, желтый; Ср – сирень; Г – граб; Вш – вишня; Ак – акатник; Л1, Л2, Л3 – листовые первой, второй, третьей величины; Д – диаметр на высоте 1,3 м; H – высота; A – возраст.

Таблица 2. Динамика растущих и отмирающих деревьев по численности и запасу на пр. пл. 5–1948 с 1948 по 2005 гг.

Порода	1948 г.			1953 г.			1958 г.			1989 г.			1994 г.			2000 г.			2005 г.			
	живых	отпа- ло	вос- ло																			
Е	385	34	5	356	137	23	242	69	31	204	5	6	205	18	10	197	28	6	175			
П	375	62	2	315	160	25	180	107	164	237	8	54	283	37	42	288	71	11	228			
К	72	–	3	75	26	4	53	15	7	45	3	2	44	2	8	50	3	1	48			
Хв.	836	96	10	750	323	52	459	192	202	489	16	62	535	57	60	538	102	18	454			
Лп	115	5	2	112	15	2	99	12	28	115	3	6	118	8	2	112	17	–	95			
Бж	59	13	1	47	1	1	47	30	13	30	–	1	31	9	4	26	3	–	23			
Бмж	14	–	–	14	1	1	14	6	–	8	–	–	8	–	–	8	1	–	7			
Я	42	–	1	43	9	1	35	2	13	46	–	5	51	2	5	54	6	1	49			
Л1	238	18	4	224	26	5	203	51	59	211	3	15	223	19	11	215	30	3	188			
Л2	130	9	4	125	37	8	96	63	66	99	5	16	110	19	9	100	22	1	79			
Л1,2,3	485	47	22	460	102	39	397	135	231	493	15	50	528	51	36	513	67	11	457			
Итого	1321	143	32	1210	425	91	776	327	433	982	31	112	1063	108	96	1051	169	29	911			
Число деревьев, шт. га ⁻¹																						
Запас, м ³ га ⁻¹																						
Е	95.89	1.26	11.88	106.51	20.01	13.97	100.47	42.65	81.99	139.81	0.13	25.01	164.69	7.91	13.33	170.11	3.19	4.62	171.54			
П	63.44	3.47	2.55	62.52	24.80	10.92	48.64	47.56	35.13	36.21	0.19	8.86	44.88	3.91	5.94	46.91	10.28	5.21	41.84			
К	28.0	–	2.02	30.02	1.54	3.36	31.84	4.48	21.70	49.06	0.06	6.76	55.76	0.04	4.44	60.18	0.06	4.82	64.94			
Хв.	188.69	4.73	16.55	20.51	46.35	28.31	182.47	94.82	139.61	227.26	0.38	41.20	268.08	11.86	23.86	280.08	13.53	14.65	281.20			
Лп	45.65	0.39	4.42	49.68	3.85	1.47	47.30	5.86	15.78	57.22	0.30	10.13	67.05	3.08	4.32	68.29	7.25	3.41	64.45			
Бж	22.48	0.34	0.95	23.09	0.24	1.49	24.34	22.63	10.41	12.12	–	2.29	14.41	3.65	0.68	11.44	1.73	0.77	10.48			
Бмж	3.39	–	0.34	3.73	0.08	0.28	3.93	0.65	3.69	6.97	–	1.22	8.19	–	0.51	8.70	2.17	0.56	7.09			
Я	34.47	–	3.88	38.35	0.34	3.73	41.74	3.54	19.09	57.29	–	6.51	63.80	1.26	4.96	67.50	0.41	1.85	68.94			
Л1	111.55	0.73	9.83	120.65	4.51	7.88	124.02	34.54	53.32	142.80	0.30	21.75	164.25	7.99	11.35	167.61	12.77	7.46	162.30			
Л2	8.85	0.94	0.56	8.47	2.19	0.54	6.82	6.38	8.77	9.21	0.35	3.01	11.87	1.86	2.16	12.17	1.20	1.28	12.25			
Л1,2,3	125.28	2.65	11.45	134.08	8.22	8.97	134.83	42.37	67.34	159.80	0.87	26.54	185.47	10.95	15.09	189.61	14.37	9.37	184.61			
Итого	313.97	7.38	28.00	334.59	54.57	37.28	317.30	137.19	206.95	387.06	1.25	67.74	453.55	22.81	38.95	469.69	27.90	24.02	465.81			

Примечание. Обозначения см. табл. 1

является ее приземленный валеж после 15–20 лет деструкции. Пригодность такого валежа для появления ели сохраняется 18–25 лет. Появлению ели на валеже других пород препятствует наличие коры, разлагающейся медленнее древесины, например, у берез, быстрая деструкция и неустойчивость увлажнения валежа многих лиственных пород, смолистость и медленность деструкции большинства стволов кедра. Главными причинами невозможности появления всходов ели аянской на участках почвы, свободных от растений, в коренных кедрово-елово-широколиственных лесах являются наличие лесной подстилки толщиной 3–6 см, неустойчивая ее влажность, малые размеры (1.0–1.5 см), “хрупкость” и слабая укореняемость всходов ели, медленный рост особей в первые годы жизни. Минерализованные участки почвы образуются в результате ветровалов, стоков дождевых вод, образования троп, покопок животными и занимают 0.01–1.5% от всей площади. Такие участки временны и ненадежны для появления всходов и роста мелкого подроста ели, число которых в лучшие годы здесь не превышало 1% от числа этих категорий ели на всей площади.

Эти особенности возобновления ели с учетом возраста и размеров ее деревьев в 1948 г., позволяют считать, что большая часть крупных деревьев, выпавших в эти годы, приходилась на ель. Это подтверждается замедлением ее возобновления в 1948–2005 гг. (табл. 3); за это время отпад крупных ее стволов был низким – в среднем $1.32 \text{ м}^3 \text{ год}^{-1}$ (табл. 2).

Представление о динамике прироста и отпада деревьев ели с середины XVII в. дают данные распределения всех ее особей по 10-летним периодам (табл. 4), спроецированным в обратнопропорциональном порядке с прибавлением 20 лет, необходимых для появления благонадежного подроста ели на валеже. Эти периоды скорректированы с периодами изменений роста модельных деревьев и данными по динамике древостоя за 1948–2005 гг. По наиболее вероятным периодам распада старых поколений ели, с учетом возрастной структуры остальных лесообразователей и общих для древостоя периодов осветления и распада, определенных и по модельным деревьям, были установлены запас, отпад и прирост древостоя на каждом этапе развития (табл. 5).

Возрастное развитие древостоя имеет циклический характер. В результате постоянного, но ритмически неодинакового поступления достаточного количества валежа преимущественно ели и периодически возникающей благоприятной

световой обстановки, возобновление ели шло массово, непрерывно, волнообразно; в течение последних 4 столетий в фитоценозе формировалась популяция ели в виде ее особей всех возрастов до 260 (на стадии распада) и 330 (на стадии перестоя) лет. На каждой стадии возрастного развития древостоя отпад происходил из каждой 10-летней группы возраста, но наиболее интенсивно – из молодых групп (табл. 4), а со стадии перестойности – из старых. Под влиянием ритмов осветления – затенения в древостое, появления валежа формировались календарно однородные 50–80-летние основные поколения ели и 20–30-летние промежуточные (календарно обособленные совокупности особей одного вида, основная часть которых занимает в основном одну из ниш в фитоценозе на протяжении каждого возрастного периода его развития). Затенение, присущее древостоем с конца стадии приспевания до середины стадии перестойности, приводило к отмиранию наиболее старых и угнетенных особей из подчиненных поколений, снижению их численности. Между особями разных возрастных групп появлялась граница, и выделялись поколения, занимающие разные ниши в фитоценозе. Осветление способствовало лучшему развитию, как правило, календарно более старших и более развитых деревьев в каждом поколении, в отдельных случаях приводило к усилению их роста и переходу их в ниши, более благоприятные для развития. Так из основных поколений выделялись промежуточные. Нередко календарно старые угнетенные особи занимали ниши более молодых и, календарно молодые развитые особи – ниши более старых (табл. 4). Первая граница между поколениями выделялась после первых 100–120 лет жизни особей.

Каждое основное поколение ели с момента выхода его в господствующее положение на стадии приспевания до стадии распада являлось главным, определяющим направленность развития и темпы изменения древостоя на каждой стадии данного цикла.

Другие породы также имели непрерывное возобновление и циклическое развитие, но прохождения ими стадий по срокам не совпадало со стадиями ели. Пихта белокорая преобладала над елью по численности крупного подроста и деревьев с середины стадии спелости до распада древостоя, поэтому ее 60-летние поколения резко усиливали позиции до конца стадии приспевания – начала стадии спелости следующего цикла и могли достигать преобладания по запасу над елью. Затем старое ее поколение распадалось. У кедра, ясеня, липы, берез образовывались 100-летние

Таблица 3. Численность подроста по категориям крупности на пр. пл. 5–1948 в 1948, 1958, 1989, 1994, 2000 и 2005 гг.

Категория подроста	Год учета	Е	П	К	Хв	Лп	Бж	Бм	Я	Лп	Илг	Км	Кмж	Клз	Кз	Кж	Ср	Г	Вш	Ак	Итого	
Мелкий	1948	3800	9800	1320	14940	2660	1940	40	7820	12420	—	1940	40	1120	180	460	180	60	—	20	31380	
	1958	1000	3620	700	5320	3300	660	1780	15220	23900	—	660	60	2020	2000	2000	200	500	—	60	36820	
	1989	559	2465	175	3202	227	367	210	8340	9164	105	979	17	1276	227	1451	1941	490	210	5	22074	
	1994	443	2300	165	2908	*	332	170	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	2000	308	2100	150	2558	*	272	140	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Средний	2005	250	2150	140	2540	*	280	95	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	1948	480	400	40	920	40	—	—	—	40	*	—	20	20	20	20	—	40	—	40	1120	
	1958	580	460	200	1240	100	80	40	20	240	—	—	—	40	20	80	—	20	40	40	1740	
	1989	175	437	40	652	17	35	—	36	88	*	17	—	—	—	—	52	—	35	—	839	
	1994	157	380	40	577	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Крупный	2000	130	255	50	435	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	2005	115	215	50	380	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	1948	448	298	80	826	58	9	1	8	76	12	69	—	107	47	51	63	165	15	3	1443	
	1958	212	125	35	372	21	20	2	2	43	—	63	20	50	21	3	8	51	1	—	713	
	1989	312	761	84	1157	35	23	7	112	200	26	45	3	205	8	106	183	34	11	1	2010	
Итого	1994	221	570	57	848	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	2000	202	375	40	617	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	2005	167	390	42	599	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	1948	4728	10498	1440	16686	2758	1949	41	7828	12536	12	2009	60	1247	503	531	243	265	15	63	33943	
	1958	1792	4205	935	6932	3421	3680	1822	15242	24183	—	723	80	2110	2042	2083	208	571	41	100	39273	
1989	1046	3663	299	5011	279	424	217	8488	9452	131	1041	20	1481	235	1557	2176	524	256	6	24923		
1994	821	3250	262	4333	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
2000	640	2730	240	3610	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
2005	532	2755	232	3519	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	

Примечание. Обозначения см. табл. 1 “*”— нет данных; “—” — отсутствие подроста при учете.

Таблица 4. Распределение числа и запасов деревьев ели по 10-летним группам возраста в 1948, 1989, 2005 гг.

Показатель	Группа возраста, лет																
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150		
1948 г.																	
Число подростка, шт.	1723	1150	1145	370	155	106	53	19	6	1	–	–	–	–	–		
Число деревьев, шт.	–	–	–	–	–	7	7	46	35	73	50	47	6	24	11		
Запас деревьев, м ³	–	–	–	–	–	0,15	0,15	1,22	1,40	4,03	3,78	6,35	1,35	4,89	2,75		
Число всего, шт.	1723	1150	1145	370	155	113	60	65	41	74	50	47	6	24	11		
Отпад 1948–1989 гг., шт.	280	850	1362	1070	650	129	137	30	33	45	57	39	4	12	8		
1989 г.																	
Число подростка, шт.	272	182	244	185	67	57	31	7	1	–	–	–	–	–	–		
Число деревьев, шт.	–	–	–	1	2	1	2	6	5	5	9	19	18	26	20		
Запас деревьев, м ³	–	–	–	0,02	0,05	0,02	0,05	0,14	0,29	0,25	0,28	1,48	2,62	5,52	6,45		
Число всего, шт.	272	182	244	186	69	58	33	13	6	5	9	19	18	26	20		
Отпад 1989–2005 г., шт.	165	110	140	120	51	43	14	5	3	3	2	3	11	3	7		
2005 г.																	
Число подростка, шт.	97	91	138	109	45	33	14	4	1	–	–	–	–	–	–		
III полог	Диаметр, см, 8	–	–	–	–	5	2	4	4	1	2	1	2	4	–	–	
	12	–	–	–	–	–	2	–	1	2	3	–	2	–	6	2	
	16	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	4	–	
	20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	1	
	24	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	II полог	16	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
		20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	1	1
		24	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	3
		28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	6
		32	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
36		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
I полог	40	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	44	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	48	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	56	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	40	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	44	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	48	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	52	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	56	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
60	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
64	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
Число деревьев, шт.	–	–	–	–	5	4	4	5	3	6	1	5	7	16	15		
Запас деревьев, м ³	–	–	–	–	0,12	0,17	0,09	0,15	0,14	0,49	0,02	0,33	0,56	2,80	5,40		
Число всего, шт.	97	91	138	109	50	37	18	9	4	6	1	5	7	16	15		

СТРОЕНИЕ И ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА КЕДРОВО-ЕЛОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА 11

на пр. пл. 5–1948

Группа возраста, лет																			
160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	310	320	330	Итого	
1948 г.																			
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4728
2	6	8	11	9	7	6	2	10	8	5	3	2	–	–	–	–	–	–	385
1,27	2,71	4,19	6,82	5,79	5,97	5,79	2,26	10,03	9,68	7,95	3,71	3,65	–	–	–	–	–	–	95,89
2	6	8	11	9	7	6	2	10	8	5	3	2	–	–	–	–	–	–	5113
5	5	4	3	2	5	3	2	2	3	4	1	1	1	–	–	–	–	–	4747
1989 г.																			
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1046
22	3	11	7	1	4	4	6	7	2	4	1	4	6	3	3	2	–	–	204
12,28	2,40	10,03	5,84	1,54	5,92	4,46	9,02	10,06	3,86	7,42	1,93	9,02	14,23	10,02	8,48	6,13	–	–	139,81
22	3	11	7	1	4	4	6	7	2	4	1	4	6	3	3	2	–	–	1250
5	5	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	693
2005 г.																			
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	532
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	25
2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20
2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9
–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5
3	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9
1	2	2	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14
1	3	1	1	1	–	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12
2	4	1	1	3	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13
2	3	2	–	1	1	–	1	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13
–	2	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
–	1	1	–	2	1	–	–	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	8
–	–	1	–	–	–	–	–	1	1	3	–	1	–	–	1	–	–	–	8
–	–	–	1	–	–	1	–	–	1	–	–	2	2	–	1	1	–	–	7
–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	2	–	1	1	1	–	–	7
–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	1	1	1	–	5
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	1	3
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	3
14	20	7	4	10	4	2	5	3	10	2	5	2	1	4	4	5	2	–	175
7,04	16,25	6,43	5,43	11,21	5,59	4,28	7,94	6,79	15,60	6,01	12,25	4,70	2,81	10,41	12,37	18,96	7,21	–	171,54
14	20	7	4	10	4	2	5	3	10	2	5	2	1	4	4	5	2	–	707

Таблица 5. Схема возрастного развития кедрово-елово-широколиственного леса южной части его ареала в течение жизни одной основной группы поколений ели аянской

Показатель структуры древостоя	Наименование стадий и их характеристика				распада	результат
	приспелания 1	приспелания 2	спелости	перестойности		
Первый цикл возрастного развития древостоя						
Длительность периода, лет			1666–1685 гг.		1886–1700	306
Запас, м ³ га ⁻¹ *			442		392	
Отпад за период, м ³ га ⁻¹ **			135		133	
Прирост, м ³ га ⁻¹ **			85		47	Полный распад
Поколение 1***			251–320 лет, отпад 25%		Более 265 лет, распад 100%	Начало распада
Промежуточное поколение 1			221–250 лет, I–II полог		236–265, отпад 30%	
Поколение 2			151–220 лет, II полог		166–235, II–I полог	Замена поколения I
Промежуточное поколение 2			121–150 лет, III–II полог		136–165, II полог	Развитие
Поколение 3			21–120 лет, Подрост–III полог		36–135, Подрост–III полог	Развитие
Поколение 4			1–20 лет, Подрост		1–35, Подрост	Появление
Второй цикл возрастного развития древостоя						
Длительность периода, лет	1701–1715	1716–1740	1741–1775	1776–1805	1806–1830	1701–1830
Запас, м ³ га ⁻¹		306	318	438	418	313
Отпад за период, м ³ га ⁻¹		140	140	150	205	635
Прирост, м ³ га ⁻¹		162	250	130	100	642
Промежуточное поколение 1	Более 251, распад 60%	Распад 100%	–	Более 270, отпад 30%	–	Полный распад
Поколение 2	181–250, II–I полог	206–275, II–I полог	241–310, I полог	241–270, I полог	Полный распад	Полный распад
Промежуточное поколение 2	151–180, II полог	176–205, II полог	211–240, II–I полог	211–240, II–I полог	266–295, отпад 20%	Начало распада
Промежуточное поколение 3	–	–	181–210, II полог	211–240, II–I полог	236–265, I полог	Выход в I полог
Поколение 3	51–150, II–III полог	76–175, III–II полог	111–180, III–II полог	141–210, II–III полог	166–235, II–I полог	Выход в II полог
Поколение 4	1–50, Подрост	26–75, Подрост–III полог	61–110, III полог–II полог	91–140, III полог	116–165, III–II полог	Развитие

Поколение 5	1–25, Подрост	1–60, Подрост	11–90, Подрост	36–115, Подрост–III полог	Развитие	
Поколение 6	–	–	1–10, Подрост	1–35, Подрост	Появление	
Третий цикл возрастного развития древостоя						
Длительность периода, лет	1831–1840	1841–1854	1855–1885	1886–1908	1909–1926	1831–1926
Запас, м ³ га ⁻¹	313	340	340	430	406	290
Отпад за период, м ³ га ⁻¹	83	140	140	138	170	531
Прирост, м ³ га ⁻¹	110	230	230	114	54	508
Промежуточное поколение 2	276–305, распад 50%	Распад 100%	–	–	–	Полный распад
Промежуточное поколение 3	246–275, I полог	Распад 100%	–	–	–	Полный распад
Поколение 3	176–245, II–I полог	190–259, II–I полог	221–290, I–II полог	244–313, I–II полог	Более 262, распад 90%	Распад 90%
Поколение 4	126–175, III–II полог	140–189, II–III полог	171–220, II полог	194–243, II полог	212–261, II–I полог	Выход в I полог
Поколение 5	46–125, III полог–Подрост	60–139, III полог	91–170, III–II полог	114–193, II–III полог	132–211, II–III полог	Развитие
Поколение 6	1–45, Подрост	1–59, Подрост–III полог	1–90, Подрост–III полог	1–113, Подрост–III полог	1–131, Подрост–III полог	Развитие
Четвертый цикл возрастного развития древостоя						
Длительность периода, лет	1927–1940	1941–1947	1948–1993	1994–2010	2011–2030	1927–2030
Запас, м ³ га ⁻¹	290	330	313.97	453.55	452.81	323
Отпад за период, м ³ га ⁻¹	20	56	200.39	85.71	190	552.10
Прирост, м ³ га ⁻¹	60	40	339.97	84.97	60	584.94
Поколение 3	Более 276, распад	–	–	–	–	Полный распад
Поколение 4	226–275, II–I полог	233–282, II–I полог	279–328, I полог	Более 296, отпад части	Полный распад	Полный распад
Промежуточное поколение 5	146–225, II ед. III полог	153–232, II полог	249–278, I полог	266–295, I полог	Более 286, отпад 60%	Отпад 60%
Поколение 5	126–145, III–II полог	133–152, II–III полог	199–248, II–I полог	216–265, I–II полог	236–285, I полог	Выход в I полог
Промежуточное поколение 4	1–125, Подрост–III полог	1–132, Подрост–II полог	179–198, II полог	196–215, II–I полог	216–235, I–II полог	Выход в I полог
Поколение 6	–	–	99–178, III–II полог	116–195, III–I полог	136–215, III–I полог	Развитие
Поколение 7	–	–	1–98, Подрост–III полог	1–115, Подрост–III полог	1–135, Подрост–II полог	Развитие

Примечание. * – показатель запаса, данный на начало стадии; ** – показатель за весь период (стадию, цикл); *** – возрастной интервал, процент отпада, полог, в котором находится группа поколений или поколение. Порядок очередности указания полога показывает о преобладании в нем поколения (группы поколений).

возрастные группы особей. Старшая из них отмирала в середине стадии приспевания.

На основе этих данных рассмотрим схему возрастного развития коренного кедрово-елово-широколиственного леса в течение жизни одного поколения ели (табл. 5). В связи с присутствием в насаждении во время господства старшего поколения ели других ее поколений, в описании схемы в скобках указываются названия соподчиненной стадии, на которой находилось нынешнее четвертое поколение и его возраст. Поколения нумеруются в порядке очередности появления (табл. 5).

I. Первый цикл развития фитоценоза (появление четвертого поколения ели).

I.3. Стадия перестойности (начало формирования четвертого поколения ели – 0–20 годы), 1666–1685 гг. Отмирают старые особи из господствующего первого поколения ели. Улучшается рост других поколений. Из второго и третьего поколений выделяются, соответственно, первое и второе промежуточные поколения. Появляется четвертое поколение. Освещения для развития недревесной растительности недостаточно.

I.4. Стадия распада (формирование четвертого поколения ели – 21–35 годы), 1686–1700 гг. Отмирает первое поколение ели и онтогенетически старые особи первого промежуточного поколения. Отпад достигает максимума, а прирост древостоя и запас – минимума. Лиственные деревья господствуют, энергично развивается пихта белокорая. Второе промежуточное поколение переходит во II полог. Осветление способствует формированию четвертого поколения ели, развитию всех растительных горизонтов.

II. Второй цикл развития фитоценоза (развитие четвертого поколения ели в III–II пологах древостоя).

II. 1а. Первый этап стадии приспевания (полное формирование четвертого поколения ели – 36–50 годы), 1701–1715 гг. Отмирает первое промежуточное поколение ели и угнетенные, больные деревья. Разреженность древостоя способствует появлению новых генераций ели, развитию подчиненных пологов, особенно пихты белокорой. Растет запас, сомкнутость, число деревьев. Лиственные виды преобладают по запасу. Позиции недревесных растений слабеют.

II.2б. Второй этап стадии приспевания (выход четвертого поколения ели в III полог – 51–75 годы), 1716–1740 гг. Отмирают старые особи кедра, ясеня, липы и других пород. Второе поколение и второе промежуточное поколение ели частично выходят в I полог. Четвертое поколение выходит

из-под влияния подлеска в III полог. Появляются первые особи пятого поколения. Прирост и вращивание новых деревьев возрастают. Число и сомкнутость деревьев достигают максимума. Пихта белокорая достигает наибольшего развития и перестойного состояния. Позиции травянистых растений сохраняются, кустарниковых – ослабевают.

II.2. Стадия спелости (полное вращивание четвертого поколения ели в III полог – 76–110 годы), 1741–1775 гг. Хвойные господствуют. Выпадает старое поколение пихты, запас и доля ее участия минимальны. Сильное развитие ели за счет второго поколения и второго промежуточного поколения в I пологе. Из третьего поколения выделяется более развитое третье промежуточное поколение. Четвертое поколение вращивается в III полог. Рост деревьев подчиненных пологов задерживается. Позиции недревесной растительности сокращаются.

II.3. Стадия перестойности (развитие четвертого поколения ели в III пологе и частично во II пологе – 111–140 годы), 1776–1805 гг. Число стволов, запас и сомкнутость древостоя снижаются за счет отпада старых особей ели и, в меньшей степени, – за счет старых и больных стволов остальных пород. Замедляется общий прирост. Старшие и угнетенные особи пятого поколения ели отмирают больше, чем особи четвертого, между ними образуется граница. Часть четвертого поколения переходит во II полог. Улучшается переход самосева в подрост и рост деревьев всех возрастных групп. Развитие кустарников ограничено; несколько разрастаются травы.

II.4. Стадия распада (энергичное развитие четвертого поколения ели в III–II пологах – 141–165 годы), 1806–1830 гг. Отмирает второе поколение ели и часть второго промежуточного. Лиственные деревья преобладают по запасу. Показатели запаса, полноты, сомкнутости, фауны древостоя минимальны. Третье поколение и третье промежуточное поколение занимают главное положение в I–II пологах древостоя. Осветление способствует развитию других поколений, травянистого и кустарникового покрова.

III. Третий цикл развития фитоценоза (развитие четвертого поколения ели в III–I пологах древостоя).

III.1а. Первый этап стадии приспевания (интенсивное развитие четвертого поколения ели в III–II пологах – 166–175 годы), 1831–1840 гг. Распад древостоя прекращается. Максимально развиваются кедр, пихта, все лиственные деревья; последние преобладают по запасу. Четвертое по-

коление устойчиво развивается в III–II пологих, основная часть пятого поколения – в III. Шестое поколение испытывает угнетение от максимально развившейся недревесной растительности.

III.16. Второй этап стадии приспевания (интенсивное развитие четвертого поколения ели во II пологе – 176–189 годы), 1841–1854 гг. Полностью выпадают старые поколения липы, ясеня, кедра, пихты, второе и третье промежуточные поколения ели. Господствует третье поколение ели. Четвертое поколение находится в основном во II пологе. Снижается выживаемость особей шестой группы. Прирост и интенсивность востания деревьев усиливается. Число и сомкнутость деревьев достигают максимума.

III.2. Стадия спелости (развитие четвертого поколения ели во II пологе – 191–220 годы), 1855–1884 гг. Наиболее интенсивно развивается третье поколение. Хвойные деревья господствуют во всех пологих. Четвертое поколение развивается во II пологе. К концу стадии древостой приближается к максимальным показателям численности деревьев, сомкнутости, полноты, запаса. Деревья подчиненных пологих испытывают наибольшее угнетение; самые старые экземпляры в каждом поколении отмирают наиболее интенсивно. К концу стадии проективное покрытие кустарников, лиан, травянисто-папоротникового покрова уменьшается.

III.3. Стадия перестойности (развитие четвертого поколения ели во II пологе – 221–243 годы), 1886–1908 гг. Большинство деревьев третьего поколения ели, достигнув наибольшего развития, находится в I-м пологе. К концу стадии отпад усиливается за счет самых старых деревьев и преобладает над приростом. Позиции шестого поколения, при наименьших показателях развития недревесных растений, несколько улучшились.

III.4. Стадия распада (выход четвертого поколения ели частично в I полог, адаптация к освещению – 244–261 годы), 1909–1926 гг. Отмирание третьего поколения ели, меньше – старых особей других пород идет ступенчато. Отпад максимален. Наибольшее развитие пихты белокорой. Разрастаются травянистый (до 60%), кустарниковый (20%) покров, энергично развивается подрост и деревья III–II пологих.

IV. Четвертый цикл развития фитоценоза (максимальное развитие и распад четвертого поколения ели).

IV.1a. Первый этап стадии приспевания (четвертое поколение ели становится главным – 262–275 годы), 1927–1940 гг. Выпадают остатки тре-

тьего поколения, четвертое становится главным, усиливает прирост. Средний возраст ели 120 лет. Пятое поколение выходит во II полог, из шестого поколения отделяется во II полог – четвертое промежуточное поколение. Пихта максимально развивается. Лиственные породы преобладают по запасу. Травы и кустарники сдают позиции.

IV.1b. Второй этап стадии приспевания (беспрепятственное и интенсивное развитие четвертого поколения ели – 276–282 годы), 1941–1947 гг. Этап начинается с энергичного распада старых особей кедра (281–380 лет), ясеня (211–310 лет), липы (211–310 лет) и других пород. Пихта достигает наибольшего развития (более 70 м³ га⁻¹) и возраста; начинают выпадать старые ее особи (180 лет). К концу этапа число деревьев достигает 1300–1350 экз., сомкнутость деревьев – 90%, доля больных деревьев 17%; отпад преобладает над приростом. Кривая распределения деревьев по толщине непрерывна, имеет левую асимметрию и наименьшую длину. Четвертое поколение ели усиленно развивается, но не господствует. Увеличение затенения приводит к ослаблению кустарников до 15%, травянистого покрова – до 55%. Зеленые мхи в тени создают разреженный покров.

IV.2. Стадия спелости (максимальное развитие четвертого поколения ели – 283–328 годы), 1948–1993 гг. Стадия устойчивого развития фитоценоза, непрерывного увеличения запаса, возраста и сомкнутости. Прирост достигает максимума, в большей мере за счет старых поколений ели, пихты, лиственных пород первой величины, кедра, а отпад остается близким к минимуму. С начала стадии выпадает старое поколение пихты. Хвойные деревья господствуют. I полог занимают четвертое поколение ели и выделившееся из пятого поколения – пятое промежуточное. Замедлено развитие подчиненных пологих и подрост. Фауна невысокая и слабо растет. Число подрост всех категорий и деревьев уменьшается из-за увеличения отенения и снижения количества валежа. К концу стадии доля крупного подрост с преобладанием пихты увеличивается, проективное покрытие подлеска и лиан уменьшается до 13%, травянисто-папоротникового покрова до 50 %. Мхи пятнами покрывают около 10% площади.

IV.3. Стадия перестойности (неустойчивое состояние четвертого поколения ели, замедление ее роста, резкое увеличение фауны, начало отпада – 329–345 годы), 1994–2010 гг. Стадия идет в два этапа. **Первый этап** наиболее изменчивого состояния, структурной перестройки древостоя, который достигает среднего возраста 180 лет,

максимального запаса (более $470 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$), полноты (более 43.5 м^2), сомкнутости крон деревьев (93%). Резко уменьшаются темпы вставания новых деревьев, прирост. Динамика запаса приближается к нулю. Отпад усиливается к концу этапа до $7.0 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ за счет старых и угнетенных особей. Четвертое и пятое поколения ели достигают наибольшего развития. В I пологе накапливается более 60% запаса. Это препятствует развитию младших поколений III–II пологам и растений других ярусов. Доля больных деревьев превышает 30% и продолжает расти. Число молодых деревьев и всех категорий подроста минимально. В кривой распределения деревьев по толщине левая часть преобладает, но достигает минимума. Подлесок угасает. Проективное покрытие трав увеличивается до 60% на месте отмирающего покрова лиан.

Второй этап. Устанавливается равновесие процессов отмирания и вставания деревьев. Древоустой имеет более низкие показатели развития; из четвертого поколения ели постепенно, немассово выпадают старые деревья. На смену им приходят более молодые, наступает баланс прироста и отпада – устойчивое равновесие. Запас древоустой держится в пределах $340\text{--}410 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, а отпад и прирост у отметки $7.0 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Непрерывно образуется валеж, стабилизируется среда для возобновления ели. Световая обстановка способствует появлению всходов, развитию подроста ели и других пород, но недостаточна для развития недревесной растительности.

IV.4. Стадия распада (полный распад четвертого поколения ели – 346–365 годы), 2011–2030 г. Стадия начинается с сильного внешнего стрессового воздействия (тайфун, засуха, повышенная солнечная радиация и др.), выводящего древоустой из “погранично-хрупкого равновесия”. Горизонтальная и вертикальная сомкнутость деревьев, их сильная укорененность препятствуют массовым разрушениям в древоусте. Сильные очаговые поражения древоустой повышают здесь приток солнечной радиации, тепла, нарушают режим влажности воздуха, ослабляют старую и большую часть древоустой, дают толчок к их отпаду. Поэтому распад происходит постепенно. За этот период выпадает $133\text{--}237 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ древесины. Полностью распадаются четвертое, пятое промежуточное и часть пятого поколения; в I пологе отмирают онтогенетически старые деревья ели в возрасте 180–240 лет. Опускаются к минимуму запасы ($290\text{--}306 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$), площадь поперечного сечения (30 м^2), сомкнутость древоустой (до 70%). Максимально развиваются нижние растительные горизонты. Появившиеся окна зарастают лианами.

Заключение. Возрастное развитие коренного кедрово-елово-широколиственного леса идет циклически. Цикличность определяется формированием поколений ели, их возрастной сменой и вызывается сильным природным фактором (тайфун, засуха, повышенная солнечная радиация и др.).

По характеру изменений состава и строения древоустой в течение одного цикла его развития физиономически выделяются стадии: приспевания (21–40 лет); спелости (31–50 лет); перестойности (17–30 лет); распада (15–25 лет), в конце которого древоустой получает более молодое состояние. Соподчиненные стадии образования новых поколений идут вместе с основными, определяются ими и более продолжительны. Каждое поколение ели в процессе онтогенетического развития проходит 3.5–4 цикла.

В любом возрастном состоянии древоустой стремится достичь естественного – перестойности, в котором устанавливается равновесие между приростом и отпадом деревьев, оптимально высокое образование валежа и возобновление ели, стирание границы между поколениями. Наступает период естественного типа развития до момента воздействия сильного экзогенного фактора, приводящего к массовому отпаду онтогенетически старых деревьев ели, менее устойчивых к нему, чем ее создатели.

Чередувание периода осветления с периодом затенения приводит к образованию поколений ели после первых 100–120 лет жизни особей. Осветление на стадии распада усиливает сохранность и развитие каждого поколения, но более всего – развитого и календарно старшего, приводит к его отрыву по высоте и развитию от следующего, более молодого. Сильное и длительное затенение, происходящее при восстановлении древоустой, особенно негативно влияет на более молодые поколения, находящиеся в подчинении. Более старые и более угнетенные и ослабленные в этих поколениях особи выпадают. В ряду распределения особей по возрасту образуются участки с меньшим их числом, указывающие на образование поколений. Небольшая часть особей, более развитых в каждом поколении, лучше использует условия повышенной освещенности и занимает нишу старшего поколения. Основой образования поколений ели являются ее особи всех возрастов и связанная с осветлением ритмичность появления валежа.

Каждое старшее поколение ели с момента выхода его в господствующее положение до распада становится основным по запасу, устойчивости,

продолжительности жизни (после кедра), сомкнутости крон и корневых систем. Оно наиболее сильно влияет на все элементы фитоценоза и определяет направление и длительность цикла. К стадии распада оно ослабевает, достигая предельного возраста 260–330 лет. Его отмирание и части последующих поколений с разницей в возрасте 60–95 лет, тянется постепенно, после чего структура древостоя сохраняется в более молодом возрастном состоянии и восстановление естественного (перестойного) его состояния идет путем постепенной замены старых поколений новыми.

Поколения пихты белокорой (50–60-лет) усиливают свои позиции с конца стадии перестойности и, не достигая господства в целом, получают преобладание над елью по числу деревьев и в отдельных случаях по запасу в конце стадии приспевания.

Кедр, ясень, липа формируют группы деревьев с разницей в возрасте около 100 лет, старшая из них отмирает в середине стадии приспевания. Влияние этих групп деревьев на возрастную динамику и цикличность развития всего насаждения второстепенно после ели, а влияние деревьев третьей величины несущественно.

В одном цикле (96–130 лет) период (фаза) господства хвойных пород длится с конца стадии приспевания до стадии распада (70–90 лет) и чередуется с периодом преобладания лиственных пород (20–25 лет), который идет с конца стадии распада до середины стадии приспевания.

Большинство деревьев подчиненных пологів испытывают сильное угнетение, задержку роста, проходит стадии развития в более поздние сроки, чем в нарушенном древостое, поэтому дают самый высокий прирост на стадии спелости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильев Н.Г., Колесников Б.П. Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.
2. Васильев Я.Я. Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горнотаежной станции // Тр. Горнотаежной станции АН СССР. 1938. Т. 2. С. 5–136.
3. Дуплищев И.Т. Определение возраста ели аянской и пихты белокорой по внешним признакам в елово-пихтовых древостоях Нижнего Амура // Сб. тр. Дальневосточный НИИ лесн. хоз-ва. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1965. Вып. 7. С. 461–473.
4. Дылис Н.В., Винтер П.Б. Леса западного склона среднего Сихотэ-Алиня. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 355 с.
5. Захаров С.М. О факторах преимущественного возобновления ели на валеже // Мониторинг лесных и сельскохозяйственных земель Дальнего Востока. Матер-лы научно-практической конф. Владивосток: Дальневосточное отд. Докучаевского общества почвоведов при Российской Академии наук, 1997. С. 23–33.
6. Захаров С.М. Строение и возрастная динамика кедрово-елово-широколиственного леса // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Матер. междунар. конф., посвящ. 90-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Б.П. Колесникова. Владивосток: Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 1999. С. 30–31.
7. Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46.
8. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневосточного фил. СО АН СССР. Сер. ботан. 1956. Т. 2 (4). 262 с.
9. Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 2004. 369 с.
10. Манько Ю.И. Ель аянская. – Л.: Наука, 1987. – 280 с.
11. Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н. Грабовый широколиственно-елово-кедровый лес за период 1926–2003 гг. (Уссурийский заповедник, Южное Приморье) // Сибирский экологический журнал. 2009. № 6. С. 917–926.
12. Моисеенко С.Н. Отчет по теме: Изучение хода роста кедровых и еловых насаждений Дальнего Востока за 1948 г. Таксационная характеристика постоянной пробной площади № 5, заложенной в 1948 г. в Майхинском опытном лесхозе ДВНИИЛХЭ. Хабаровск: Дальневосточный НИИ лесн. хоз-ва и лесозащиты, 1948. 137 с.
13. Моисеенко С.Н. Отчет по теме: Изучение хода роста кедровых и еловых насаждений Дальнего Востока за 1958 г. К вопросу о ходе роста и строении смешанных ельников в Приморском крае. Хабаровск: Дальневосточный НИИ лесн. хоз-ва, 1958. 53 с.
14. Моисеенко С.Н. К вопросу о ходе роста и строении елово-широколиственных лесов в Приморском крае // Сб. тр. Дальневосточный НИИ лесн. хоз-ва. Хабаровск, 1962. Вып. 4. С. 179–189.
15. Моисеенко С.Н. К вопросу о возрастной структуре и строении древостоев кедра корейского // Сб. тр. Дальневосточный НИИ лесн. хоз-ва. Хабаровск, 1965. Вып. 7. С. 75–93.
16. Розенберг В.А. Некоторые вопросы развития пихтово-еловых лесов Южного Сихотэ-Алиня // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточный фил. СО АН СССР, 1961. Вып. 3. С. 195–215.

17. Розенберг В.А., Манько Ю.И., Васильев Н.Г. Особенности возрастного развития древостоев в основных лесных формациях Приморья и Приамурья // Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток: ДВ филиал АН СССР, 1967. С. 116–119.
18. Соловьев К.П. Строение и ход роста кедровников Дальнего Востока // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВ филиал СО АН СССР, 1961. С. 131–152.
19. Солодухин Е.Д. Лесоводственные основы хозяйства в кедровых лесах Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1965. 367 с.
20. Справочник для таксации лесов Дальнего Востока. Хабаровск: Дальневосточный НИИ лесн. хоз-ва, 1990. 526 с.
21. Справочник таксатора. Хабаровск: Всесоюзное объединение “Леспроект”, 1955. 133 с.
22. Фалалеев Э.Н. Леса Сибири. Красноярск: Изд-во Красноярск. ун-та, 1985. 136 с.
23. Шавнин А.Г. Возрастное развитие ельников Приморского края // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимирск. пед. ин-та им. ПИ. Лебедева-Полянского, 1968. С. 55–58.
24. Шавнин А.Г. Сравнительная оценка продуктивности одновозрастных и разновозрастных ельников. // Лесн. хоз-во. 1979. № 5. С. 54–55.

The Structure and Age Dynamics of Pine-Spruce-Broad-Leaved Forest in Southern Primorye

S. M. Zakharov

On the basis of the studies in a pine-spruce-broad-leaved forest during 57 years on permanent test plot 5–1948, it was revealed that this stand was stable native one, and processes of growth and death of all its components are mutually compensated. The structure and habit of the stand change every 96–130 years and are associated with the death of old generations and appearance of new ones (mainly of *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr.).

Pine-spruce-broad-leaved forest, age dynamics, native forest type, stability.