

ОСОБЕННОСТИ ГАР-ДИНАМИКИ В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

А.М. Омелько, О.Н. Ухваткина

Учреждение Российской академии наук Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, д. 159, e-mail: ibss@eastnet.febras.ru

Проведен анализ вертикальной и горизонтальной структур, а также истории нарушений древостоя (выявлены периоды промежуточных распадов). Обнаружена особая форма гар-динамики, которая может быть одной из причин сложной мозаичной структуры древостоев хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока.

Ключевые слова: смешанные, хвойно-широколиственные леса, структура, гар-динамика, дендрохронология, возобновление, подрост.

SPECIFIC GAP-DYNAMIC FORM IN CONIFEROUS-BROADLEAVED FOREST OF THE SOUTHERN SIKHOTE-ALIN

А.М. Omelko, O.N. Ukhvatkina

State Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Science,
690022, Vladivostok, Stoletiya str., 159, e-mail: ibss@eastnet.febras.ru

Analysis of vertical and horizontal stand structure and stand disturbance history (minor releases revealed) is performed. Based on the analyses results we found out special gap-dynamic form, which can be one of the main factors causing complex mosaic stand structure of coniferous-broadleaved stand of the Russian Far East.

Key words: mixed, coniferous-broadleaved forest, structure, gap-dynamic, dendrochronology, regeneration, pattern.

ВВЕДЕНИЕ

Смешанные кедровые леса занимают северо-восточную часть Китая, Корейский полуостров, часть островов Японии и юг российского Дальнего Востока. В составе этих лесов участвуют 6–8 основных видов, образующих древостой (хвойные – *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, лиственные – *Betula costata*, *Tilia taquetii*, *Fraxinus manchzurica* и др.), а также ряд видов, играющих важную роль, но не являющихся доминантами (например, виды рода *Acer*). Для таких лесов характерны сложная динамика, мозаичная структура и вертикальная сомкнутость древесного полога.

Неоднородность структуры древостоев смешанных хвойно-широколиственных лесов отмечается многими исследователями (Ивашкевич, 1933; Дылис, Виппер, 1953; Колесников, 1956; Кудинов, 2004). Мозаичность лесных сообществ изучалась И.Т. Ивановой (Иванова и др., 1963). На двух пробных площадях в Уссурийском заповеднике были выделены микрофитоценозы определенного типа, и сделан вывод о том, что разным типам микрофитоценозов свойствен особый характер возобновления древесных пород. Эта работа не получила развития, и в течение длительного периода подобные исследования практически не проводились.

Обобщенную схему развития кедровых лесов, включающую восемь стадий длительностью приблизительно по 40 лет, предложил Б.А. Ивашкевич (1927), рассматривая ее как рабочую гипотезу. Последующие исследования (Дылис, Виппер, 1953; Моисеенко, 1963) не подтверждали существование периодических “взрывов возобновления”, и справедливость схемы Б.А. Ивашкевича остается недоказанной, но и не опровергнутой, при этом альтернативных вариантов не было.

В настоящее время основной теорией, описывающей естественное развитие и формирование структуры ненарушенных лесов, является концепция гар-mosaic (гар-динамика) (Yamamoto, 1992, 1995; McCarthy, 2001; и др.). При этом существует лишь одна работа, где автор подошел к изучению процессов в кедровых лесах с позиции гар-динамики (Ishikava et al., 1999). Авторами этой статьи проанализирована неоднородность размещения подростка разных видов на двух пробных площадях, привязка подростка к существующим в настоящее время окнам, а также восстановлена история частичных распадов в древостое (образование световых окон). Опираясь на полученные результаты, ими был сделан вывод, что один из основных лесообразующих видов – *P. koraiensis* – во-

зобновляется периодически во время образования большого числа световых окон, в то время как большинство других видов возобновляются непрерывно, главным образом под пологом древостоя. Необходимо подчеркнуть, что в этой работе учитывались растения более 2 м высотой, а подростом считались растения до 10 см в диаметре. В то же время возраст хвойных видов из-за их способности выносить длительные угнетения (Козин, 1981) может достигать 70 лет и более (Комарова, и др., 2010; Ухваткина и др., 2010), а возраст окон не превышает 30–40 лет. Следовательно, сложно говорить о привязке такого подрост

та к ныне существующим окнам. Поэтому результаты, полученные Ишикавой с соавторами, нуждаются в дальнейшем уточнении.

Цель настоящей работы – изучить механизмы непрерывного существования сложной структуры ненарушенного хвойно-широколиственного леса. Для ее выполнения поставлены следующие задачи: анализ вертикальной и горизонтальной структур древостоя широколиственно-темнохвойно-кедрового леса, его истории, а также изучение взаимосвязи структуры древостоя и особенностей естественного возобновления.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного на западном макросклоне южной части Сихотэ-Алиня в бассейне притоков второго порядка р. Уссури. Постоянная пробная площадь № 1 размером 64 × 91 м (0.58 га) была заложена в 1976 г. в бассейне ключа Березовый в средней части западного склона (уклон 22°), на высоте 760–790 м над ур. м. Участок расположен в коренном спелом лесу и относится к южному типу кедровых лесов на верхней границе распространения кедра корейского, где он формирует смешанные формации кедрово-еловых и елово-широколиственных лесов (Колесников, 1956). Древостой образован деревьями следующих видов: *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *Tilia taquetii* C.K. Schneid и *Betula costata* (Trautv.) Regel. Подлесок и лианы: *Actinidia kolomikta* Maxim. et Rupr., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Ribes maximoviczianum* Kom., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Acer barbinerve* Maxim.

Ревизия пробной площади проведена в 2009 г. Для задач этого исследования использованы результаты картирования всех взрослых деревьев и подроста (2631 шт.), а также измерения высот. Положение деревьев и подроста определялось с точностью до 0.1 м, учитывался подрост высотой от 0.05 м, учет всходов не проводился. На схеме пробной площади отмечалось расположение пней (73 шт.) по возможности, с указанием вида дерева. Со 105 деревьев взяты керны, но они с большой гнилой частью были исключены из анализа. В дендрохронологический анализ включены керны с 87 деревьев пяти видов (*P. ajanensis*, *P. koraiensis*, *A. nephrolepis*, *T. taquetii*, *B. costata*). После предварительной подготовки, включающей сушку, обрезку, керны отсканировались на планшетном сканере с разрешением 1200 dpi. Измерение ширины годичных колец проводилось в программе Adobe® Photoshop® CS4 Extended (Measurement tools) с точностью 0.01 мм.

Анализ истории древостоя проведен с помощью методики “boundary-line release criterion” (Black,

Abrams, 2003). Подход основан на предположении о том, что резкое усиление радиального прироста (growth release, GR) деревьев происходит из-за улучшений условий, связанных с гибелью соседних деревьев (Lorimer, Frelich, 1989; Rubino, McCarthy, 2004). Согласно выбранной методике, для каждого вида находится функция, описывающая максимально возможное увеличение последующего прироста (boundary-line function, BLF) в зависимости от величины предыдущего прироста, найденного путем 10-летнего сглаживания полученных значений по формуле (Nowacki, Abrams, 1997): $GC = ((M_2 - M_1)/M_1) \times 100\%$, где GC – относительное изменение годичного прироста; M_1 – средний прирост за прошедшие 10 лет; M_2 – средний прирост за последующие 10 лет. Учитывая, что подобных работ для изучаемых нами видов не проводилось, мы построили локальные функции (BFL).

Анализ структуры древостоя. Выделение пологов в древесном ярусе смешанных лесов Южного Сихотэ-Алиня представляет собой нетривиальную задачу, пока что не имеющую обобщенного решения. Оригинальная методика была предложена Е.К. Козиным (2011), но она пока не получила статистического подтверждения. Выделение пологов проведено нами с помощью анализа распределения деревьев по высоте по методу к-средних.

Для анализа горизонтальной структуры древостоя мы использовали функцию парной корреляции (Wiegand, Moloney, 2004), которая предназначена для анализа эффектов второго порядка в точечных мозаиках. Например, для деревьев одного вида можно выявить тенденцию расти ближе друг к другу – “притягивание” или же, наоборот, образовывать регулярную структуру – “отталкивание”. Для тестирования эффектов существуют разнообразные нуль-модели. В процессе анализа строится график эмпирической функции $g(r)$, который затем дополняется доверительными интервалами, построенными с использованием метода Монте-Карло в соответствии с выбранной нуль-моделью. Если график функции выходит за пределы доверительного интервала, то эффект считается значимым на данном расстоянии r . Анализ, про-

водившийся с помощью ПО Programita (http://www.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html#ring), включал в себя следующие структурные элементы: пологи (включая полог подроста), пни и деревья, показавшие GR. Все варианты анализа подразделяются на две группы: 1) анализ однородности мозаики (пологи в

целом и отдельно по видам, пни, деревья, показавшие GR); 2) сравнение структуры, или независимость структуры мозаик (виды деревьев в пологих, пологи в целом, пни, а также по видам деревьев и деревья, показавшие GR, отношение пологов друг с другом в целом и по отдельным видам деревьев).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дендрохронологический анализ. Для анализа использованы 13 544 измерения. Длительность учетного временного промежутка – 243 года (табл. 1). Выявление вероятных частичных распадов (GR) проводилось с использованием построенных для вида BFL (см. табл. 1). Распределение числа деревьев, резко увеличивших радиальный прирост по десятилетиям, приведено для временного промежутка с 1770 по

1999 г. на рис. 1, где также показано изменение числа деревьев, учтенных в анализе (N) в каждой декаде (от 20 до 87 шт.). За этот временной промежуток увеличение радиального прироста отмечено в 1920–1929 гг. (41 % учтенных деревьев), 1960–1969 гг. (75 %) и 1980–1989 гг. (40 %). Наиболее массовая реакция деревьев отмечалась в 1960–1969 гг. (GR показали 64 дерева из 87). Во время вероятного частичного распада 1960–

Таблица 1

Количество измерений (N), длительность учетного временного промежутка (TP), максимальный возраст без гнили (Age), максимально зафиксированный процент изменения радиального прироста (GC) и уравнение BLF для каждого вида

Вид	N , шт.	TP, лет	Age, лет	GC, %	BLF
<i>P. ajanensis</i>	5130	230	213	1388	$y = -321.4 \times \ln(x) + 194.24, R^2 = 0.94$
<i>P. koraiensis</i>	3879	243	216	685	$y = -189.3 \times \ln(x) + 171.37, R^2 = 0.95$
<i>A. nephrolepis</i>	2444	163	112	575	$y = -216.7 \times \ln(x) + 167.29, R^2 = 0.84$
<i>T. taquetii</i>	1407	180	162	423	$y = -143.3 \times \ln(x) + 120.75, R^2 = 0.89$
<i>B. costata</i>	680	218	–	114	$y = -152.98 \times e^{-1.322 \times x}, R^2 = 0.79$

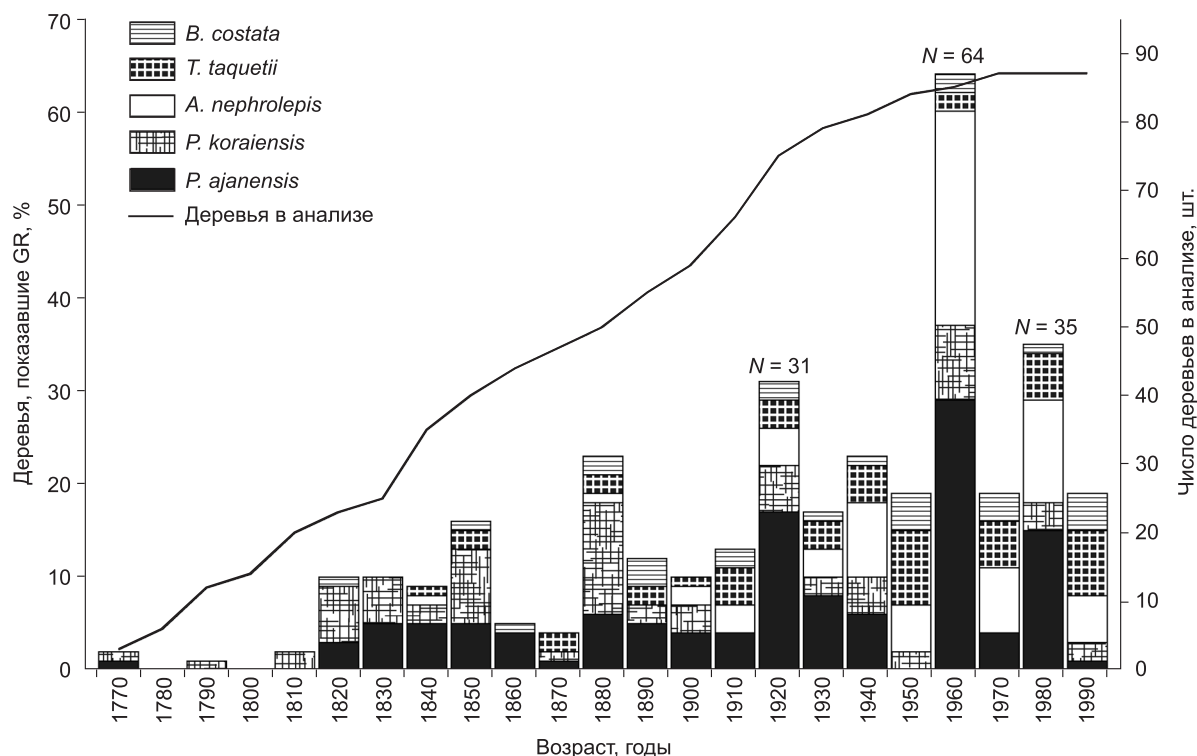


Рис. 1. Распределение числа деревьев (%), показавших GR:

N – число деревьев, показавших резкое увеличение радиального прироста за декаду. “Все деревья” – суммарное число деревьев, учтенных за декаду.

1969 гг. увеличение радиального прироста произошло у 29 деревьев *P. ajanensis*, 23 – *A. nephrolepis*, 8 – *P. koraiensis*, 2 – *T. taquetii* и 2 – *B. costata*.

Вертикальная и горизонтальная структуры.
В результате анализа распределения деревьев по высоте выделены три кластера – высотные пологи (табл. 2). Расположение деревьев разных видов по пологам показано на рис. 2. В первом пологе больше всего деревьев *P. ajanensis* (см. табл. 2) и *T. taquetii*; *P. koraiensis* и *A. nephrolepis* по числу занимают промежуточное положение, меньше всего деревьев *B. costata*. Второй полог образован виргинильными деревьями (Комарова и др., 2009; Комарова, Трофимова, 2010; Ухваткина и др., 2010) основных видов и взрослыми (генеративными) деревьями *A. ukurunduense* с преобладанием *A. nephrolepis*. Подрост на пробной площади

Число деревьев разных видов по пологам

Вид	Число деревьев в пологе, шт.		
	I	II	III (подрост)
<i>P. koraiensis</i>	34	16	617
<i>P. ajanensis</i>	76	72	442
<i>A. nephrolepis</i>	34	360	425
<i>B. costata</i>	17	7	16
<i>T. taquetii</i>	52	78	165
<i>A. ukurunduense</i>	–*	63	157
Всего	213	596	1822
Высотные границы полога, м	16.0–30.0	4.8–15.4	0.1–4.7
Средняя высота в пологе, м	22.6 ± 3.8	8.6 ± 2.9	0.9 ± 0.7

* Отсутствует в пологе.

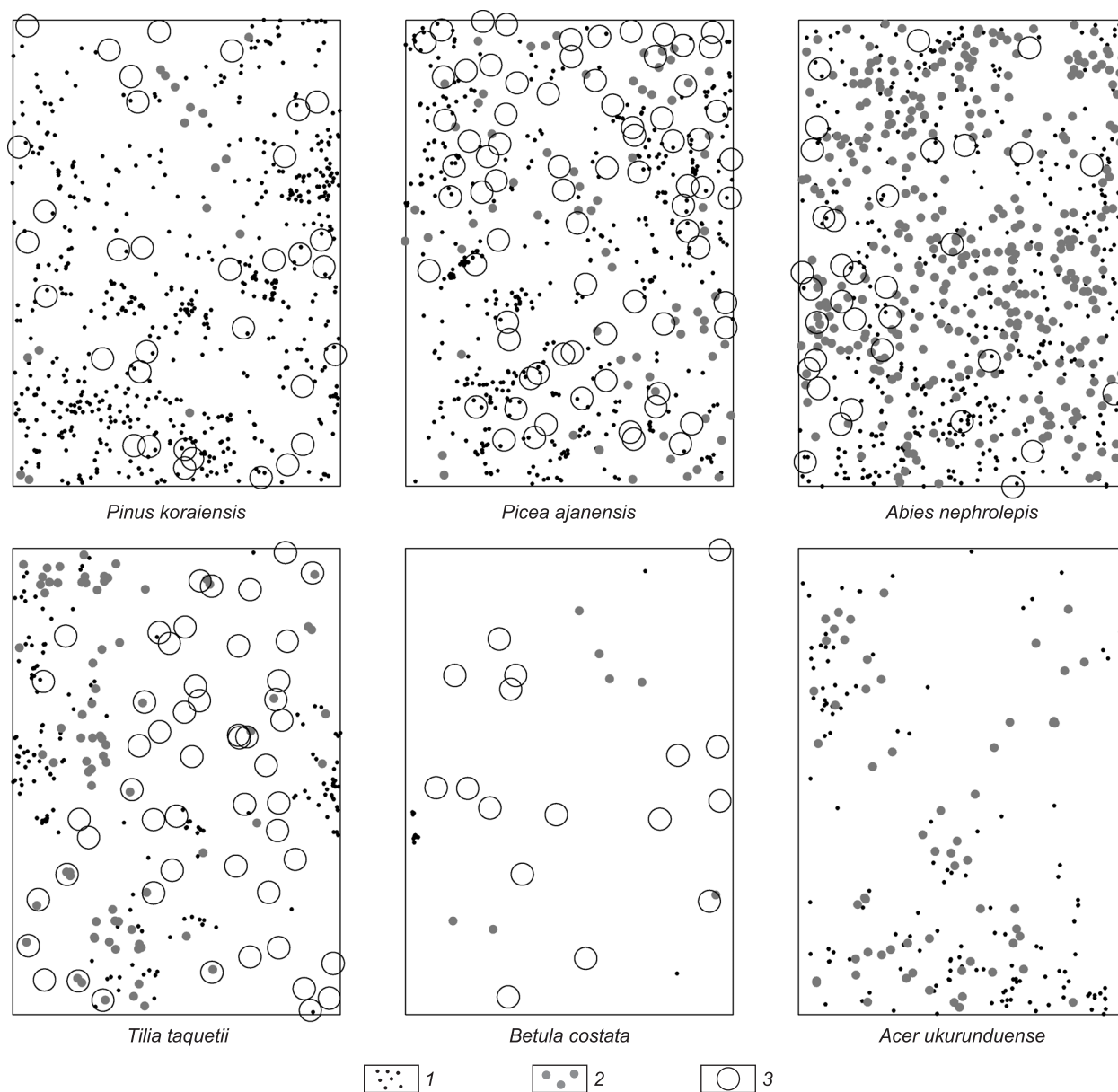


Рис. 2. Расположение деревьев разных видов на пробной площади по пологам: 1 – подрост; 2 – деревья второго полога; 3 – деревья первого полога.

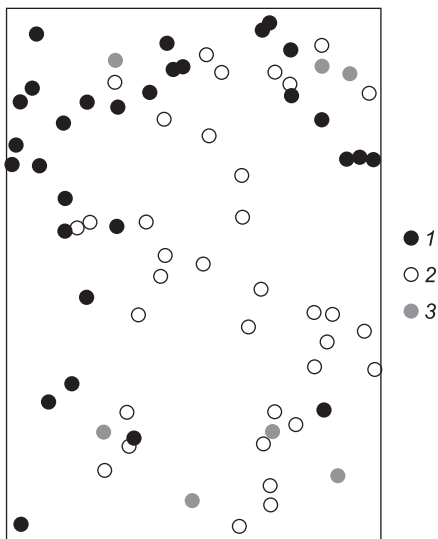


Рис. 3. Расположение пней на пробной площади:

1 – пни деревьев *T. taquetii*; 2 – пни *P. ajanensis*; 3 – пни других видов деревьев.

многочисленный, у большинства видов деревьев расположен неравномерно (см. рис. 2). Пни, отмеченные на пробной площади (рис. 3), образовались главным образом при усыхании деревьев *P. ajanensis* (36 шт.) и *T. taquetii* (30 шт.). Результаты анализа структуры пологов древостоя и отношения структурных элементов между собой представлены в форме таблицы. Исходные графики вынесены в приложение (<http://web.me.com/alexomelko/app/graph.html>).

Пни. Расположение пней однородно и положительно связано с расположением деревьев, показавших GR в 1960–1969 гг. (табл. 3). Вероятно, большинство пней остались от деревьев, выпавших в результате частичного распада древостоя в этот период времени.

Древостой, первый полог. Деревья первого полога расположены разреженно (отталкивание на расстояниях 1–4 м) (см. табл. 3). Анализ независимости расположения деревьев разных видов в первом пологе дал следующие результаты (см. табл. 3). *P. koraiensis* и *B. costata* расположены связанно и образуют смешанные группы, *T. taquetii* отделяется от деревьев других видов. *A. nephrolepis* и *P. ajanensis* отрицательно связаны друг с другом и *T. taquetii*, но могут находиться внутри березово-кедровых групп.

Древостой, второй полог. В целом деревья второго полога расположены однородно, но отдельные виды сильно сгруппированы (см. табл. 3); группы деревьев разных видов отделяются друг от друга. Деревья второго полога расположены независимо от деревьев первого полога (см. табл. 3). Наиболее детальный анализ (виды во втором пологе относительно видов в первом) показывает отрицательную связь в расположении *P. koraiensis* второго полога с *P. koraiensis* и *B. costata* первого полога и положительную связь с *T. taquetii* первого полога. В свою очередь, у *T. taquetii*

во втором пологе наблюдается положительная связь с *P. ajanensis* верхнего полога и отрицательная – *A. nephrolepis*. Расположение всех деревьев второго полога отчетливо связано с расположением пней (см. рис. 3).

Подрост. Подрост на пробной площади размещен очень неравномерно и сгруппирован на расстоянии 1–6 м (см. табл. 3). Отдельные виды деревьев в подросте также сгруппированы. Анализ показывает, что на расстояниях 1–3 м структура размещения подроста разных видов деревьев отличается. На расстояниях от 3 м сходную структуру подроста имеют *P. koraiensis*, *P. ajanensis* и в меньшей степени *A. nephrolepis* – подрост трех хвойных видов образует смешанные группы. Сходным образом расположен подрост *A. ukurunduense*. Структура расположения подроста *T. taquetii* отличается от других пород, ее подрост расположен тремя группами.

В целом размещение подроста не зависит от размещения деревьев первого полога (см. табл. 3). Более детальный анализ (весь подрост и виды деревьев) показывает наличие положительной связи (подрост группируется рядом с деревьями) подроста и *B. costata* (до 7 м) и *P. koraiensis* (от 4 м). Также видна явная отрицательная связь (подрост расположен в отдалении от деревьев) между подростом и *T. taquetii* в верхнем пологе.

Наиболее детальный анализ (отдельные виды в подросте и виды деревьев первого полога) позволил обнаружить следующие закономерности. *A. nephrolepis* отрицательно связана со своим подростом, есть слабая положительная связь с подростом *P. ajanensis* и *T. taquetii*. У *P. ajanensis* в первом пологе наиболее отчетливая (отрицательная) связь прослеживается с подростом *T. taquetii*; *P. koraiensis* положительно связан с подростом *A. nephrolepis*, *A. ukurunduense* и *P. ajanensis*, а также *T. taquetii* на расстояниях 1–3 м отрицательно связан со своим подростом. *B. costata* положительно связана с подростом *T. taquetii* (от 2 м), *P. ajanensis* (1 м и от 4 м) и *P. koraiensis* (1–2 м), а также наблюдается отрицательная связь с подростом *A. ukurunduense* (1–5 м). У *T. taquetii* обнаружена отрицательная связь с подростом *A. nephrolepis* (от 1 м). Мозаика взрослых деревьев *T. taquetii* четко разделена с мозаикой подроста, что можно заметить и на схеме (см. рис. 2).

Подрост отрицательно связан с деревьями второго полога. Более детальный анализ (подрост и виды деревьев второго полога) показывает отрицательную связь с хвойными деревьями – *P. ajanensis*, *P. koraiensis* и, в особенности, с *A. nephrolepis*, которая составляет основу полога. Положительная связь подроста наблюдается с лиственными деревьями – *A. ukurunduense* и *T. taquetii*. В целом можно отметить, что связь подроста (как положительная, так и отрицательная) с деревьями второго полога более сильная и отчетливая, чем с деревьями первого.

Результаты анализа горизонтальной структуры древостоя

Нуль-модель	Группа	n(i)	n(j)	Расстояние, м														
				01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15
<i>Пни</i>																		
TSH	Rel-Str	52	73	--	--	--	--	--	>	°>	°>	>	°>	°>	--	--	--	--
<i>Подрост</i>																		
CSR	L ₃	1822	-	>	>	>	>	>	>	--	--	--	--	--	--	--	--	--
RL	An ₃ -Au ₃	425	157	<	<	<	=	=	=	=	=	<	=	=	=	=	=	=
	An ₃ -Pa ₃	425	442	<	<	<	=	<	=	<	=	<	=	=	<	=	=	=
	An ₃ -Pk ₃	425	617	<	<	<	<	<	<	<	=	<	<	=	=	<	=	=
	An ₃ -Tt ₃	425	165	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
	Pa ₃ -Au ₃	442	157	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
	Pa ₃ -Tt ₃	442	165	<	<	<	<	<	<	=	=	=	=	=	<	<	<	<
	Pk ₃ -Au ₃	617	157	<	<	<	<	<	=	=	=	=	=	=	<	=	<	<
	Pk ₃ -Pa ₃	617	442	<	<	<	=	=	=	=	=	=	=	=	>	=	=	>
	Pk ₃ -Tt ₃	617	165	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	=	=	=
	Tt ₃ -Au ₃	165	157	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
AC	L ₃ -L ₁	1822	213	--	--	--	--	>	--	--	--	--	--	--	--	--	<	<
AC	L ₃ -L ₂	1822	596	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
AC	L ₃ -Str	1822	73	<	>	>	°>	°>	>	>	--	>	>	--	--	--	--	--
AC	L ₃ -Rel	1822	52	--	>	>	>	>	>	>	--	>	>	>	--	>	--	--
<i>Первый ярус</i>																		
CSR	L ₁	213	-	<	<	--	<	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
TSH	Bc ₁ -An ₁	17	34	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Bc ₁ -Pa ₁	17	76	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Bc ₁ -Pk ₁	17	34	--	--	--	°>	>	>	>	°>	°>	--	--	--	--	--	--
	Bc ₁ -Tt ₁	17	52	--	--	--	--	<°	<°	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Pa ₁ -An ₁	76	34	<	<°	--	--	<	<	<	<°	--	<	<	<°	<°	<°	<°
	Pk ₁ -An ₁	34	34	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Pk ₁ -Pa ₁	34	76	--	--	--	--	°>	°>	--	--	--	--	°>	°>	°>	°>	°>
	Tt ₁ -An ₁	52	34	<	<	<°	--	--	--	--	--	--	--	--	--	<	<°	--
	Tt ₁ -Pa ₁	52	76	<°	--	--	<°	<°	<°	<°	--	--	--	--	--	--	<°	--
	Tt ₁ -Pk ₁	52	34	--	--	--	<°	<	<	<	<°	<°	--	--	--	--	<°	--
<i>Второй ярус</i>																		
CSR	L ₂	596	-	--	--	--	>	>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
CSR	An ₂	360	-	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>	--	>	>	>
	Au ₂	63	-	>	>	>	>	>	>	>	--	>	>	>	>	--	--	--
	Pa ₂	72	-	--	>	>	>	>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Pk ₂	16	-	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Tt ₂	78	-	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>	--	--
AC	L ₂ -L ₁	596	213	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	<	--	--
RL	L ₂ -Str	596	73	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=

Примечание. Обозначения структурных элементов: L₁, L₂, L₃ – все деревья первого, второго полог и подрост; отдельные виды: An – *Abies nephrolepis*, Au – *Acer ukurunduense*, Pa – *Picea ajanensis*, Pk – *Pinus koraiensis*, Tt – *Tilia taquetii*, Bc – *Betula costata*, индексом обозначается принадлежность к полог; Str – пни; Rel – деревья, показавшие GR в 1960–1969 гг. Обозначения результатов анализа для нуль-моделей: random labeling (RL); = – структура совпадает, < и > – точки второй и, соответственно, первой мозаики сильно коррелируют друг с другом; complete spatial randomness (CSR), antecedent conditions (AC), toroidal shift (TSH): -- – независимое, случайное размещение, > и < – “притягивание” и “отталкивание” соответственно, °> и <° – выраженное, но статистически не значимое “притягивание” и “отталкивание” (значение $g(r)$ приближается к границе доверительного интервала на расстояние меньше 1/10 его ширины). Прочерк означает отсутствие деревьев второго типа мозаики.

У всего подроста обнаружена положительная связь с пнями (см. табл. 3), причем подрост группируется не непосредственно у пней, а на расстояниях от 2

до 10 м. Положительно подрост связан и с деревьями, показавшими GR в 1960–1969 гг., что прослеживается практически в процессе всего анализа.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показали, что структура всех трех пологов мозаична, однако характер этой мозаики различный. Деревья первого полога расположены разреженно, но образуют сложную мозаичную структуру: смешанные березово-кедровые группы, группы *T. taquetii*, отчетливо отделяющиеся от предыдущих, а также группы *A. nephrolepis* и *P. ajanensis*, которые отделяются друг от друга и *T. taquetii*, но расположены независимо от березово-кедровых. Группы не имеют четких границ и в значительной степени пересекаются друг с другом. Во втором пологе мозаика выглядит несколько иначе – деревья всех видов сгруппированы и при этом группы всех видов отделяются друг от друга. Подрост разных видов также сгруппирован, но структура ряда групп, в частности, подрост хвойных деревьев, в значительной мере совпадает.

При этом, если рассматривать пологи в целом, то анализ не выявляет четкой взаимосвязи их структуры. Деревья второго полога расположены независимо от деревьев первого. Структура подроста также не связана со структурой первого полога. Связь подроста со вторым пологом заключается в том, что подрост не растет под деревьями хвойных видов, в частности, под *A. nephrolepis*.

Мозаика расположения деревьев не постоянна. На это указывает то, что подрост *T. taquetii* группируется в отдалении от материнских деревьев, но не избегает полога хвойных и встречается в березово-кедровых группах. И наоборот, деревья *B. costata* и *P. koraiensis* во втором пологе растут под кронами *T. taquetii*. Механизм поддержания мозаики древостоя и ее движения можно объяснить с позиций особой формы гар-динамики. Согласно теории гар-динамики, процесс жизни древостоя ненарушенного леса можно подразделить на следующие этапы (Yamamoto, 1992): а) образование окна в пологе древостоя за счет усыхания или вывала взрослого дерева; б) появление в окне многочисленного подроста; в) быстрое развитие подроста, заканчивающееся тем, что одно или несколько молодых деревьев вырастают в полог, закрывая окно, и отмирание оставшегося подроста. В случае широколиственно-темнохвойно-кедрового леса естественное возобновление происходит за счет под-

роста, уже существовавшего под пологом до образования окна. Развитие подроста происходит поэтапно – от одного частичного распада древостоя к другому. Об этом свидетельствуют следующие аспекты структуры древостоя. С расположением пней (оставшихся главным образом от деревьев, выпавших в результате частичного распада 1960–1969 гг.) связано расположение подроста и деревьев второго полога. Структура размещения подроста сходна для большинства хвойных и лиственных видов, а различия ее зависят от меж- и внутривидовых взаимодействий и разных микроусловий, необходимых для прорастания семян, но в целом образуются смешанные группы, в которых присутствует подрост всех основных видов. Подрост может накапливаться в окнах и под пологом древостоя, но при этом не может находиться в уже занятых более старшими деревьями второго полога местах. С расположением пней связано и расположение деревьев первого полога, показавших GR в 1960–1969 гг. Большинство деревьев, показавших GR в 1960–1969 гг., имеют диаметр до 35 см; это указывает на то, что в верхний полог древостоя они вышли относительно недавно.

По всей видимости, после частичного распада древостоя, который произошел в 1960–1969 гг., несколько деревьев второго полога получили возможность выйти в первый полог древостоя, их мы и отмечаем как деревья, показавшие GR. Подрост, находившийся в то время под пологом древостоя, перешел во второй полог, а на освободившихся участках начал накапливаться новый подрост. В настоящий момент крупный подрост на пробной площади находится в угнетенном состоянии, развитие деревьев второго пологов замедленно. Следующий частичный распад приведет устоявшуюся мозаику в движение. Частичные распады лишь немного синхронизированы по времени и площади древостоя, поэтому второй полог древостоя достаточно разнородный – он состоит из групп преспевающих деревьев, имеющих разную высоту и жизненное состояние. Это может быть одной из причин формирования вертикальной сомкнутости, описанной для смешанных кедрово-широколиственных древостоев юга Дальнего Востока.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании широколиственно-темнохвойно-кедрового леса выявлен ряд важных аспектов формирования и развития пространственной структуры древостоя, его истории и естественного возобновления, что позволило описать процессы, происходящие в ненарушенных лесах. Описана особая форма гар-

динамики, обеспечивающая их сложную пространственную структуру и мозаичность.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 11-04-01386а.

ЛИТЕРАТУРА

- Дылис Н.В., Виппер П.Б.** Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М.; Л., 1953. 304 с.
- Иванова И.Т., Ярошенко П.Д., Берстюкова К.П.** Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья // Комаровские чтения. 1963. Вып. XI. С. 51–85.
- Ивашкевич Б.А.** Типы лесов Приморья и их экономическое значение. Производ. силы ДВ // Раст. мир. 1927. Т. III. С. 25–31.
- 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.
- Ивашкевич Б.А.** Дальневосточные леса и их промышленное будущее. Хабаровск: ДВ ОГИЗ, 1933. 168 с.
- Козин Е.К.** Схема развития девственного пихтово-елового леса // Лесн. хоз-во. 1981. № 10. С. 50–53.
- Козин Е.К.** Что считать подростом? // Лесоведение. 2011. № 1. С. 69–72.
- Колесников Б.П.** Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. ботан. 1956. Т. 2(4). 262 с.
- Комарова Т.А., Трофимова А.Д.** Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (*Pinaceae*) в Южном Сихотэ-Алине // Раст. ресурсы. 2010. № 4. С. 1–15.
- Кудинов А.И.** Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 2004. 183 с.
- Моисеенко С.Н.** Возобновление кедрового под пологом леса // Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск, 1963. Вып. 5. С. 214–223.
- Ухваткина О.Н., Комарова Т.А., Трофимова А.Д.** Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Лесн. вестн. 2010. № 3. С. 169–173.
- Black B.A., Abrams M.D.** Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria // Ecol. Appl. 2003. V. 13. P. 1733–1749.
- Black B.A., Abrams M.D., Rentch J.S., Gould P.J.** Properties of boundary-line release criteria in North American tree species // Ann. Forest Sci. 2009. V. 66:2. P. 205.
- McCarthy J.** Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests // Environ. Rev. 2001. V. 9. P. 1–59.
- Fajardo A., Gonzalez M.E.** Replacement patterns and species coexistence in an Andean Araucaria-Nothofagus forest // J. Vegetation Sci. 2009. V. 20. P. 1176–1190.
- Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K.** Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis* – hardwood forests in the Russian Far East // J. Vegetation Sci. 1999. V. 10. P. 439–448.
- Lorimer C.G., Frelich L.E.** A method for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests // Can. J. Forest Res. 1989. V. 19. P. 651–663.
- Nowacki G.J., Abrams M.D.** Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from pre-settlement-origin oaks // Ecol. Monogr. 1997. V. 67. P. 225–249.
- Rubino D.L., McCarthy B.C.** Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events // Dendrochronologia. 2004. V. 21. P. 97–115.
- Wiegand T., Moloney K.A.** Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos. 2004. V. 104. P. 209–229.
- Yamamoto S.-I.** The gap theory in forest Dynamics // Bot. Magaz. 1992. V. 105. P. 375–383.
- Yamamoto S.-I.** Gap characteristics and gap regeneration in subalpine old-growth coniferous forests, Central Japan // Ecol. Rec. 1995. V. 10. P. 31–39.
- Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P.** A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians // J. Vegetation Sci. 2009. V. 21. P. 31–42.