

УДК 574.42

doi: 10.17223/19988591/36/10

О.Н. Ухваткина, А.М. Омелько

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия*

**Особенности жизненной стратегии сосны корейской
(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном
хвойно-широколиственном лесу
на территории южного Сихотэ-Алиня**

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ
в рамках научного проекта 15-04-02185-а.

*Проведен анализ демографической и возрастной структуры ценопопуляции *Pinus koraiensis* в хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня. Описаны некоторые особенности жизненной стратегии вида. Полученные результаты показывают, что в исследуемом древостое вид имеет онтогенетический спектр, характерный для нормальной популяции в позднесукцессионном древостое. Развитие деревьев происходит длительное время и занимает до 600 лет, причем факторы, определяющие выживаемость деревьев, меняются на разных этапах возрастного развития. На ранних этапах онтогенеза определяющее значение имеют распространители семян, при переходе из имматурного в виргинильное состояние и далее в генеративное – условия освещенности, во взрослом состоянии – топографические, а вслед за ними жизнь дерева зависит от общей продолжительности жизни, характеристик древесины и корневой системы, особенностей строения крон. Вид, с одной стороны, имеет ярко выраженную С-стратегию, а с другой – устойчивое существование популяции обеспечивается за счет наличия разнообразных элементов экосистемы (животные и условия для их существования, другие виды для формирования разнообразного полога и т.д.).*

Ключевые слова: *коренной древостой; жизненная стратегия; кедрово-широколиственный лес; онтогенез; Дальний Восток.*

Введение

В лесных экосистемах процесс непрерывной смены элементов мозаичной структуры обеспечивается за счет прохождения этими элементами этапов индивидуального развития [1, 2]. Одним из путей к пониманию динамических процессов в лесах является изучение жизненных стратегий составляющих их видов. При таком подходе знание экологических особенностей видов, в частности их жизненной (популяционной) стратегии, играет основную роль: а) для определения режима естественных нарушений и восстановления истории древостоев (понимания того, как был сформиро-

ван тот или иной древостой или элемент его мозаики); б) прогнозирования направления сукцессионных процессов; в) решения вопросов, связанных с проблемой сохранения биоразнообразия и сосуществования видов [3, 4]. В настоящий момент при изучении видов все больше обращается внимание не на отнесение видов к той или иной жизненной стратегии, а на отдельные экологические свойства вида, связанные с формированием той или иной жизненной стратегии [5–7]. В то же время многие аспекты устойчивого существования умеренных лесов остаются малоизученными, отчасти из-за того, что не хватает знаний о биологии и экологии видов, их составляющих.

Кедрово-широколиственные леса юга российского Дальнего Востока являются одними из немногих сохранившихся малонарушенных лесных массивов и коренных древостоев в пределах умеренной широтной зоны [8]. В то же время специальных исследований по жизненным стратегиям дальневосточных древесных видов не проводилось, хотя отдельные сведения имеются в литературе. Так, наиболее полное описание особенностей древесных видов содержится в работе Н.В. Усенко [9]. Этапы возрастного развития впервые изучены Б.А. Ивашкевичем [10] и описаны Б.П. Колесниковым [11]. В работе Ишикавы и соавт. [12] описан характер возобновления преобладающих пяти видов (*P. koraiensis*, *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Betula costata* (Trautv.) Regel., *Tilia amurensis* Rupr.) на пробных площадях, расположенных в южной и средней частях Сихотэ-Алиня. Информация об особенностях семенения представлена в работе Т.П. Ореховой [13]. Некоторые сведения о начальных этапах онтогенеза, характере расселения и размножения древесных и кустарниковых видов содержатся в работе Т.А. Комаровой [14]. Однако практически полностью отсутствуют знания об особенностях прохождения растениями отдельных возрастных состояний. Пока не удастся ответить на следующие вопросы: а) как долго растения отдельных видов находятся в иматурном и виргинильном состояниях, б) каковы вариации возраста начала плодоношения, в) как долго растения древесных видов могут находиться в разных возрастных состояниях и г) как вариации возрастного развития влияют на структуру и динамику древостоя, а также многие другие вопросы.

Таким образом, изучение экологических особенностей видов, образующих древостой кедрово-широколиственных лесов, необходимо для формирования представлений о процессах, происходящих в лесных экосистемах, прогнозирования направления сукцессионных процессов, вопросов, связанных с биоразнообразием и устойчивым сосуществованием видов [4–6]. В связи с этой целью работы стало описание особенностей жизненной стратегии деревьев *P. koraiensis*, связанных с прохождением растениями возрастных состояний.

Материалы и методики исследования

Исследование проведено на западном макросклоне южной части Сихотэ-Алиня (юго-восток России) на территории Верхнеуссурийского исследо-

вательского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН (4 400 га, 44°01'35,3" с. ш., 134°12'59,8" в. д.). Для данной территории характерен муссонный климат с относительно длинной и холодной зимой и теплым, дождливым летом. Среднегодовое количество осадков составляет 832 мм [15]. Рельеф территории представлен горными склонами со средним уклоном около 20°. Почвы в районе исследования бурые горно-лесные и горные буротаежные иллювиально-гумусовые [16]. Основной тип растительности территории исследования – смешанные леса с сосной корейской, образующие высотный пояс до 800 м над ур. м. В образовании кедрово-широколиственных лесов участвуют до 30 древесных видов.

Сбор материала проводился на двух постоянных пробных площадях (ППП) размером 1,5 га (ППП 71-2010) и 10,5 га (ППП 72-2013). Пробные площади расположены в средней части склона западной и юго-западной экспозиции с уклоном до 22° на высоте от 750 до 900 м над ур. м. в поздне-сукцессионном древостое на расстоянии 200 м друг от друга. Древостой на пробных площадях образован следующими видами: *A. nephrolepis*, *B. costata*, *P. ajanensis*, *P. koraiensis*, *T. amurensis*, *Acer mono* Maxim., *Acer tegmentosum* Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom, *Sorbus amurensis* Koehne, *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr. Виды кустарникового яруса: *Acer barbinerve* Maxim., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. & Maxim.) Maxim., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Ribes maximoviczianum* Kom.; лианы: *Actinidia kolomikta* Maxim. et Rupr., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill.

Для анализа демографического состояния ценопопуляции у каждого растения *P. koraiensis* учитывалось возрастное и жизненное состояние. Определение возрастного и жизненного состояния проводилось с использованием работ, посвященных изучению онтогенеза данного вида [17, 18]. Всего учтено 2 810 растений в течение полевых сезонов 2010–2015 гг. На территории ППП 71-2010 проводился учет иматурных (первая, вторая, третья фазы), виргинильных (первая, вторая, третья фазы), молодых генеративных, средневозрастных генеративных, старовозрастных генеративных особей, на ППП 72-2013 – учет виргинильных (первая, вторая, третья фазы), молодых генеративных, средневозрастных генеративных, старовозрастных генеративных особей, иматурные растения не учитывались в связи с большими размерами пробной площади.

Для анализа радиального прироста и возраста растений с каждого живого дерева, начиная с виргинильного возрастного состояния, взяты керны, с валежа взяты спилы. Общая площадь, на которой отбирались образцы, составляет 6,5 га (1,5 га – ППП 71-2010, 5 га – ППП 72-2013). Бурение проводилось на высоте 1,3 м. Всего получено 648 образцов, 70% деревьев имели сердцевинную гниль ствола. Предварительная подготовка кернов включала сушку, обрезку и повышение контрастности. Измерение ширины годичных колец проводилось с использованием прибора Velmex® TA Measurement

System «Bloomfield» (США) с точностью до 0,01 мм. Кросс-датирование и проверка на наличие пропущенных колец выполнялись с использованием программ Cofecha [19] и TsapDos «Rinntech®» (Германия).

Для определения абсолютного возраста виргинильных и генеративных растений у основания ствола пробурены те же деревья, с которых мы брали керны на высоте 1,3 м. Если при бурении дерево оказывалось с гнилью, то для определения возраста оно не использовалось. Для определения возраста ювенильных и имматурных растений в 2013 г. в окрестностях пробных площадей выкапывали образцы растений, которые затем срезали на высоте основания. Внутри пробных площадей образцы не брали, поскольку нарушения растительности не допускаются. На срезах подсчитывалось число годовичных колец.

Для восстановления истории нарушений древостоя использован дендрологический подход «boundary line release criterion» [20, 21]. Подход основан на предположении о том, что резкое увеличение радиального прироста деревьев в древостое происходит вследствие улучшения условий, связанных с гибелью соседних деревьев [22, 23], т.е. дерево реагирует увеличением прироста на улучшение условий. Для выявления таких моментов, называемых «growth release», для хронологии, полученной с каждого керна, рассчитываются значения относительного изменения радиального прироста, выраженного в процентах (%GC), по следующей формуле [24]: $\%GC = ((M2 - M1) / M1) * 100$, где M1 – средний прирост за прошедшие 10 лет, включая текущий год (предварительный прирост), M2 – средний прирост за последующие 10 лет. Усреднение по десятилетиям сглаживает изменения прироста, обусловленные ежегодными вариациями климата [24]. Затем по данным, полученным на предыдущем этапе, строится график, где по оси абсцисс откладываются значения предварительного прироста (M1), а по оси ординат – относительное изменение прироста (%GC). Далее подбирается граничная функция (boundary line function, сокращенно BLF), описывающая изменение %GC в зависимости от M1. Важным моментом является то, что при подборе BLF используют только 10 максимальных значений %GC, найденных в каждом классе предварительного роста, разбитого на интервалы 0,5 мм. Если значение %GC превышает 20% от значения подобранной функции при данной величине предварительного прироста M1, то это свидетельствует о моменте ускорения прироста. Поскольку каждое значение %GC относится к определенному керну, полученному с маркированного дерева, то мы можем выяснить момент каждого ускорения прироста для каждого дерева [25–27].

Результаты исследования и обсуждение

Основные характеристики вида. Деревья *P. koraiensis* – это деревья первой величины, по нашим данным [25], достигающие в районе исследования 38 м в высоту и 150 см в диаметре на высоте 1,3 м. Максимальный

зафиксированный возраст 527 лет [25], плодоношение в условиях древостоя начинается с 79 лет, в то же время, по имеющимся в литературе данным, на открытых пространствах может плодоносить с 20–25 лет [9]. Периодичность максимального плодоношения составляет 4 и 10 лет [9, 13, 14, 28], семена распространяются птицами и мелкими грызунами [9, 14, 28]. При этом животные могут уносить семена на значительные расстояния (более 2 км) [28]. Масса 1 000 шт. составляет 0,5 кг и более [9, 13, 14], число шишек с одного дерева в урожайный год может достигать более 500 шт. [9]. Корневая система во взрослом состоянии сильно зависит от мощности почвы [9, 17, 18]. В условиях горных кедрово-широколиственных лесов, где мощность почвы около 20 см, имеет поверхностную корневую систему [17, 18].

Демографическая структура. Онтогенетический спектр *P. koraiensis* имеет два пика численности, приходящихся на растения в иматурном и средневозрастном генеративном возрастном состоянии (рис. 1). Анализ жизненного состояния иматурных растений показывает, что лишь 10% из них (67 шт./га) имеют нормальную жизненность, а остальные (693 шт./га) – пониженную или низкую. К концу виргинильного возрастного состояния от большого числа иматурных растений остается лишь 2%, что свидетельствует о постоянном интенсивном изреживании вплоть до перехода растений в генеративный период. Растения нормальной жизненности в первых двух фазах виргинильного состояния составляют половину от всех виргинильных особей (6–4 шт./га), в то время как к концу периода их число увеличивается (3 шт./га). Накопление генеративных растений начинается уже в начале генеративного периода (8 шт./га). Хорошо заметно, что в генеративном состоянии практически все растения имеют нормальную жизненность и лишь единичные – пониженную. Растений с низкой жизненностью в генеративном состоянии не отмечено. Среди генеративных растений преобладают средневозрастные (26 шт./га). Поскольку они не испытывают притенения со стороны соседних растений и в целом находятся в наиболее благоприятных условиях, то все они имеют нормальную жизненность. До старовозрастного генеративного состояния доживают лишь единичные растения (3 шт./га). Такие растения имеют максимальные размеры (более 1 м в диаметре и до 38 м в высоту) и максимальный возраст (до 600 лет) [25], возвышаясь над пологом древостоя.

Возрастная структура и история нарушений. На рис. 2 показана возрастная структура древостоя по данным с двух пробных площадей. Заметно, что в древостое отмечены деревья возрастом более 500 лет. Абсолютный возраст растений в каждом возрастном состоянии варьирует в широких пределах. Даже в иматурном возрастном состоянии вариации возраста достигают 100 и более лет. Однако большая часть иматурных растений имеет возраст до 40 лет. В виргинильном и генеративном возрастном состоянии вариации абсолютного возраста могут достигать 250 и более лет.

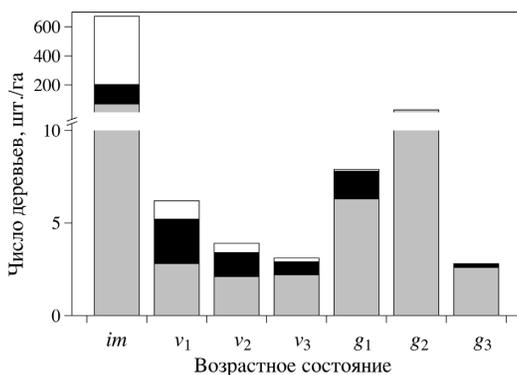


Рис. 1. Онтогенетический спектр *Pinus koraiensis* в исследуемом древостое:

im – имматурное возрастное состояние; v_1 , v_2 , v_3 – виргинильное возрастное состояния первой, второй третьей фазы соответственно; g_1 – молодое генеративное состояние; g_2 – средневозрастное генеративное состояние; g_3 – старовозрастное генеративное состояние; цвет внутри столбцов означает жизненное состояние: белый – низкое, черный – пониженное, серый – нормальное

[Fig. 1. Ontogenetic spectrum of *Pinus koraiensis* in the analyzed stand:

im - immature age stage, v_1 , v_2 , v_3 - virginal age stage of the beginning, middle and ending phases respectively, g_1 - young generative stage, g_2 - middle-aged generative stage, g_3 - old generative stage; the fill color of columns corresponds to the vital condition: white fill - low, black fill - subnormal, gray fill - normal. On the X-axis - Age stage; on the Y-axis - Number of trees, pcs/ha]

Виргинильные растения в разных фазах имеют приблизительно одинаковую вариацию по возрасту. В то же время основная часть растений в первой фазе виргинильного возрастного состояния ближе к имматурным, в то время как вторая и третья фазы виргинильного возрастного состояния фактически находятся в одинаковом диапазоне по возрасту с молодыми генеративными растениями. Распределение по возрасту числа виргинильных и генеративных растений колоколообразное, за исключением старовозрастных генеративных растений. Их разница в возрасте может достигать 400 лет. Отмечаются единичные растения в старовозрастном состоянии, имеющие возраст, сходный с возрастом виргинильных растений. Максимальный возраст деревьев сильно варьирует. По сведениям из литературы [9, 13, 14], максимальный возраст деревьев *P. koraeinsis* достигает 500 лет, в нашем исследовании отмечены два экземпляра в возрасте более 500 лет. Один из них является уже умершим деревом (вывал 1987 г.) и имеет возраст 527 лет на спиле на высоте 1,3 м. Второй экземпляр – это живое дерево в возрасте 513 лет на высоте 1,3 м, керн у основания ствола получить не удалось в связи с наличием сердцевинной гнили. Учитывая, что высоту 1,3 м достигают имматурные растения [25], можно предположить, что действительный возраст этих деревьев составляет от 560 до 600 лет.

В истории древостоя, восстановленного по кернам с деревьев *P. koraiensis*, не выявляется сильных нарушений, когда реакцию на изменение условий показывала бы большая часть деревьев.

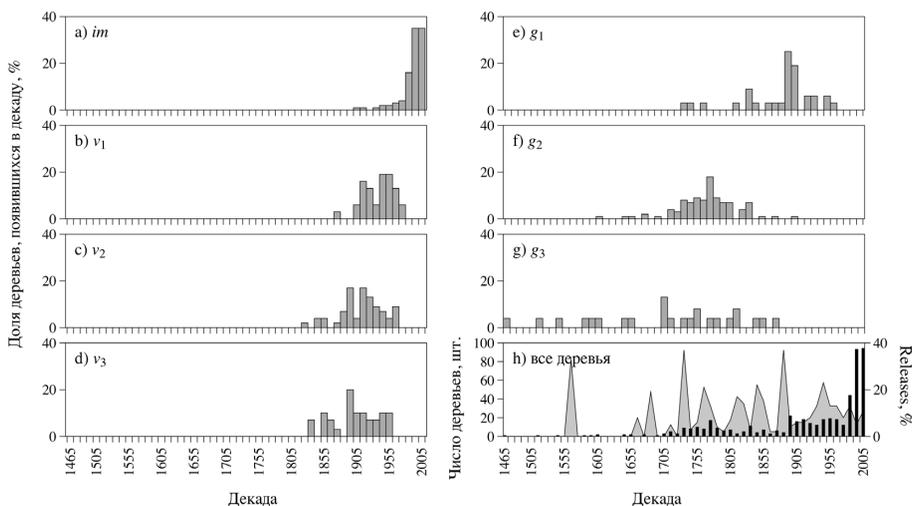


Рис. 2. Возрастная структура и распределение числа моментов резкого увеличения прироста *Pinus koraiensis*: a, b, c, d, e, f, g – возрастная структура иматурных (a), виргинильных (b, c, d), молодых (e), средневозрастных (f) и старовозрастных (g) генеративных растений; h – начало жизни всех деревьев независимо от возрастного состояния (столбцы) на фоне распределения моментов резкого увеличения прироста (Releases, %), выраженного в процентах, относительного общего числа образцов в декаду (серая заливка)

[Fig. 2. Age structure and distribution of *Pinus koraiensis* release events: a, b, c, d, e, f, g – age structure of immature (a), virginal (b, c, d), young (e), middle-aged (f) and old (g) generative trees; h – beginning of all trees' life (columns) on the background of release events distribution (Releases, %), expressed as a percentage relative to the total number of samples per decade (gray fill)]

Однако выделяется несколько пиков, когда число деревьев, показавших резкое увеличение прироста, увеличивалось (рис. 2, h), что свидетельствует о нарушениях средней интенсивности. В частности, около 40% деревьев увеличивали прирост в декады 1561–1570, 1731–1740 и 1881–1890 гг., около 15–20% деревьев увеличивали прирост в декады 1681–1690, 1761–1770, 1811–1820, 1841–1850, 1941–1950, 1981–1990 гг. Временной интервал между соседними пиками варьирует от 30 до 60 лет, поэтому сложно говорить о четкой периодизации таких событий.

Жизненная стратегия *Pinus koraiensis*. Прежде чем приступить к описанию жизненной стратегии вида, необходимо отметить, что его ценопопуляция в исследуемом сообществе находится в устойчивом состоянии [29]. Как указывалось ранее [25, 28], исследуемый древостой обладает всеми признаками позднесукцессионного (близкого к климаксовому состоянию) древостоя: имеет максимально возможное в данных условиях число сложных мозаик ключевых видов и связанных с ними подчиненных видов [2], абсолютную разновозрастность, а также следы прошлых поколений всех доминантных видов в древостое [25, 28]. Бимодальность спектра, выражающаяся в наличии двух пиков численности (иматурные и средневозраст-

ные генеративные растения), объясняется тем, что требования к условиям освещенности у растений по мере их возрастного развития изменяются, и тем, что растения разное время находятся в определенном возрастном состоянии. Иматурные растения обладают высокой теневыносливостью [9] и поэтому накапливаются под пологом древостоя. Виргинильные растения могут развиваться только непосредственно в пределах окон [25], поэтому их число значительно уменьшается, особенно к третьей фазе виргинильного состояния. В средневозрастном генеративном состоянии растения находятся длительное время и вновь накапливаются. Таким образом, несмотря на то, что число виргинильных растений в онтогенетическом спектре невелико, сам спектр соответствует нормальному состоянию [29], и популяция *Pinus koraiensis* может считаться устойчивой.

На основе полученных данных и имеющихся в литературе сведений можно охарактеризовать черты жизненной стратегии вида, проявляющиеся при возрастном развитии растений. Нерегулярность плодоношения, распространение семян животными и большой радиус расселения, большая урожайность деревьев в годы максимального плодоношения – все это приводит к тому, что для прорастания *P. koraiensis* нет необходимости в каком-либо определенном субстрате [28], животные создают запасы орешков в удобных для них местах. Доживают растения до иматурного состояния в большом количестве. При этом возраст иматурных растений может достигать 100 и более лет [25], это говорит о том, что растения могут длительно выживать в условиях угнетения (лишь 10% растений имеет нормальную жизненность). В то же время большая часть растений в этом состоянии имеет возраст 30–40 лет, это говорит о том, что они появились после образования большого числа окон в древостое. Происходящие в древостое нарушения средней интенсивности способствуют увеличению числа растений. Если рассматривать период времени с декады 1651–1660 гг., когда число образцов, включенных в анализ, составляет 10 и более шт., то можно отметить, что пики возобновления растений не всегда связаны с массовым образованием окон в древостое. Однако сравнение декад с пиками возобновления показывает, что большинство растений, находящихся в настоящее время в средневозрастном генеративном состоянии (рис. 2, *f*), появились после декады 1761–1770 гг., молодые генеративные виргинильные растения (деревья) – после декады 1881–1890 гг., иматурные – после нескольких пиковых декад – 1941–1950 и 1981–1990 гг.

Согласно опубликованным ранее данным [25–27], иматурные растения имеют групповое размещение. В связи с этим можно предположить, что образование групп иматурных растений связано с наличием благоприятных условий в виде доступного света под пологом древостоя, а их накопление ограничено по времени лишь тем, как долго растения могут выдерживать угнетение.

Для дальнейшего развития растениям нужно значительно больше света [9, 25–27], который появляется при образовании новых окон. К концу вир-

гинильного возрастного состояния от многочисленных иматурных растений остается лишь 2%, что свидетельствует об интенсивном изреживании в виргинильном периоде. Выживают только отдельные растения, а разница в их возрасте может достигать 150 лет, увеличиваясь с развитием растений. Более половины растений находятся в угнетенном состоянии, что свидетельствует о необходимости образования окон для выхода в полог. Продолжительность такого ожидания, по всей видимости, сильно зависит от того, деревья каких видов окружают виргинильные растения, в каком они находятся возрастном состоянии, насколько сильно они подвержены гниению и т.д. [25]. Как показывают исследования [12, 25–27], для обеспечения своевременного выхода деревьев в полог важно наличие деревьев различных видов для образования разнообразных по форме, размеру, времени зарастания окон в пологе древостоя.

Возраст виргинильных растений во второй и третьей фазах практически полностью совпадает с возрастом молодых генеративных растений, что свидетельствует о том, что основным фактором, ограничивающим развитие, является наличие или отсутствие окон в пологе древостоя. Хотя значительное сокращение числа деревьев к концу виргинильного периода свидетельствует об активном процессе изреживания вплоть до начала генеративного периода, уже в молодом генеративном состоянии деревья начинают накапливаться. Растений нормальной жизнестойкости в молодом генеративном состоянии большинство, и их мозаика становится еще более однородной [25].

После прохождения очень узкого для этого вида «бутылочного горлышка» виргинильного и молодого генеративного состояния растения переходят в средневозрастное генеративное состояние, в котором они находятся значительное время (300 и более лет). Начинается длительное накопление растений, поэтому расстояния между соседними деревьями и размеры пустых пространств значительно сокращаются, причем настолько, что часть деревьев может соприкасаться кронами [25–27]. Выживание и расположение деревьев, с одной стороны, зависит от истории нарушений древостоя (гар-динамика), с другой стороны, деревья накапливаются в наиболее оптимальных условиях местопроизрастания. Последнее связано с тем, что пробная площадь расположена в зоне перехода от кедрово-широколиственного к темнохвойному лесу. Поэтому здесь выражена приуроченность деревьев *P. koraiensis* к более теплым (южным и юго-западным) склонам [9, 17, 18] и нижней части пробной площади.

До старовозрастного генеративного состояния доживают лишь единичные деревья. Наличие столь небольшого числа деревьев в этом возрастном состоянии объясняется следующим. Около 70% деревьев *P. koraiensis* к средневозрастному генеративному состоянию имеют сердцевинную гниль, составляющую более половины диаметра ствола [15], поэтому при наличии сильных ветров в весенний и осенний периоды [25] часть деревьев обламывается и выпадает. При таком значительном поражении деревьев гнилью глубина залегания корневой системы, даже в условиях маломощных горных

почв, не имеет большого значения для выживания растений. Способствует этому и то, что крона деревьев *P. koraiensis* из-за крупных размеров и особенностей строения обладает высокой парусностью [17]. Поэтому большая часть растений *P. koraiensis* заканчивает жизненный цикл именно в средне-возрастном генеративном состоянии. Остаются лишь те немногие деревья, которые в меньшей степени повреждены гнилью. Такие растения имеют максимальные размеры (более 1 м в диаметре и до 38 м в высоту) и максимальный возраст (около 600 лет), возвышаясь над основным пологом.

Таким образом, можно отметить, что *P. koraiensis* имеет ярко выраженную С-стратегию, отличаясь длительным жизненным циклом и во многом формируя среду кедрово-широколиственных лесов. В то же время факторы, обуславливающие выживание растений, разнятся на каждом этапе возрастного развития. Для распространения семян – это наличие животных – распространителей семян и условий для них. Причем дальность разноса семян в малонарушенном лесу не имеет определяющего значения. Судя по всему, этот фактор оказывается важным либо для малочисленных видов, генеративные растения которых расположены далеко друг от друга, либо в условиях сильно нарушенных древостоев. В малонарушенном лесу, где мозаика деревьев доминантных видов практически однородна [25, 26], радиус разноса семян и интенсивность плодоношения материнских деревьев значительно превышают среднее расстояние между соседними деревьями, что обеспечивает большой запас семян в почве для их прорастания [14].

В виргинильном периоде (имматурное и виргинильное возрастные состояния) главным фактором становится свет. Но при этом вид не стремится быстро захватить освободившееся пространство, как это делают растения-пионеры кедрово-широколиственных лесов (*B. costata*, *T. amurensis*, *A. nephrolepis*), а способен достигать полога древостоя за несколько периодов ускорения роста в течение длительного времени [25–27]. В генеративном периоде становятся важны факторы, связанные с топографическими особенностями участка (в частности, температурный режим и режим увлажнения), а вслед за ними жизнь дерева зависит от общей продолжительности жизни, характеристик древесины и корневой системы, особенностей строения крон.

Важно отметить, что устойчивое существование ценопопуляции обеспечивается за счет множества элементов лесного сообщества (животные, распространяющие семена, достаточное число материнских деревьев, обеспечивающих запас и приток семенного материала, наличие растений других видов, образующих разнообразные окна в пологе, и т.д.). Формирование устойчивого поздне-сукцессионного сообщества происходит длительное время – не менее двух поколений наиболее долгоживущего вида [29] и, таким образом, достигает в условиях кедрово-широколиственного леса 1 000–1 200 лет [27].

Заключение

Растения *Pinus koraiensis* имеют ярко выраженную С-стратегию, отличаясь длительным жизненным циклом и во многом формируя среду кедрово-широколиственных лесов. Основные факторы, обуславливающие выживание и развитие растений, различаются на каждом этапе их возрастного развития. Для распространения семян необходимо наличие животных и условий для них; в виргинильном периоде (имматурное и виргинильное возрастные состояния) главным фактором становится свет, при этом растения способны достигать полога древостоя за несколько периодов ускорения роста и развиваться в течение длительного времени; в генеративном периоде становятся важны факторы, связанные с топографией участка (в частности, температурный режим и режим увлажнения), а вместе с ними развитие дерева зависит от общей продолжительности жизни, особенностей древесины, корневой системы, строения крон. Устойчивое существование ценопопуляции *Pinus koraiensis* обеспечивается за счет множества элементов лесного сообщества, причем время, необходимое для формирования устойчивой ценопопуляции, достигает в условиях кедрово-широколиственного леса 1 000–1 200 лет.

Литература

1. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
2. Смирнова О.В. Методические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.
3. Brzeziecki B., Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model // Forest Ecology and Management. 1994. Vol. 69. PP. 167–187.
4. Смирнова О.В. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 1 / отв. ред. О.В. Смирнова. М. : Наука, 2004. С. 16–23.
5. McLaren K.P., Levesque M., Sharma C., Wilson B., McDonald M.A. From seedlings to trees: using ontogenetic models of growth and survivorship to assess long-term (>100 years) dynamics of a neotropical dry forest // Forest Ecology and Management. 2011. Vol. 269. PP. 919–930.
6. Silveira A.P., Martins F.R., Araujo F.S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga // Acta Oecologica. 2012. Vol. 43. PP. 126–133.
7. Angulo O., De la Parra R.B., Lopez-Marcos J.C., Zavala M.A. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment // Journal of Theoretical Biology. 2013. Vol. 333. PP. 91–101.
8. Krestov P.V. Forest vegetation for Easternmost Russia (Russian Far East) // Kolbek J., Stutek M., Box E.E.O. Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2003. PP. 93–180.
9. Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск : Хабаровское книжное издательство, 1969. 416 с.

10. Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство. 1929. № 10. С. 36–44.
11. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ СО АН СССР. Серия : Ботаническая. 1956. Т. 2, вып. 4. 262 с.
12. Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East // Journal of Vegetation Science. 1999. Vol. 10. PP. 439–448.
13. Орехова Т.П. Семена дальневосточных деревянистых растений. Владивосток : Дальневосточное книжное издательство, 2005. 161 с.
14. Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
15. Кожевникова Н.К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна // Сибирский экологический журнал. 2009. № 5. С. 693–703.
16. Иванов Г.И. Почвы Приморского края. Владивосток : Книжное издательство, 1964. 107 с.
17. Комарова Т.А., Трофимова А.Д. Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (Pinaceae) в южном Сихотэ-Алине // Растительные ресурсы. 2010. № 4. С. 1–15.
18. Комарова Т.А., Ухваткина О.Н., Трофимова А.Д. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. № 5. С. 81–92.
19. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Bull. 1983. Vol. 43. PP. 69–78.
20. Black B.A., Abrams M.D. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria // Ecological Applications. 2003. Vol. 13. PP. 1733–1749.
21. Black B.A., Abrams M.D., Rentch J.S., Gould P.J. Properties of boundary-line release criteria in North American tree species // Annals of Forest Science. 2009. Vol. 66, № 2. PP. 205.
22. Frelich L.E., Lorimer C.G. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region // Ecological Monographs. 1991. Vol. 61. PP. 145–164.
23. Rubino D.L., McCarthy B.C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events // Dendrochronologia. 2004. Vol. 21. PP. 97–115.
24. Nowacki G.J., Abrams M.D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67. PP. 225–249.
25. Omelko A., Ukhvatkina O., Zmerenetsky A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth korean pine-broadleaved forest in the Sikhotealin mountain range, Southeastern Russia // Forest Ecology and management. 2016. Vol. 360. PP. 221–234.
26. Омелько М.М., Омелько А.М., Омелько М.М. Роль маньчжурской белки в возобновлении кедра корейского во вторичных лесах Приморья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 68–72.
27. Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Крестов П.В., Жмеренецкий А.А. Влияние частичных распадов древостоев кедрово-широколиственных лесов на процесс естественного возобновления // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2011. Т. 4, № 4. С. 416–431.
28. Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Гусев В.С. Режим естественных нарушений как фактор, определяющий формирование древостоя кедрово-широколиственного леса юга российского Дальнего Востока // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2015. Т. 8, № 4. С. 441–458.
29. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2001. Т. 106, вып. 5. С. 25–33.
30. Grime J.P. Plant strategies and vegetational processes. New York: Wiley, 1979. 222 p.

Поступила в редакцию 30.07.2016 г.; повторно 08.11.2016 г.;
принята 18.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Авторский коллектив:

Ухваткина Ольга Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанический сад-институт ДВО РАН (690024, г. Владивосток, Россия, ул. Маковского, д. 142); с.н.с. сектора лесных экосистем Биолого-почвенного института ДВО РАН (690022, г. Владивосток, Россия, пр-т 100 лет Владивостоку, д. 159).

E-mail: ukhvatkina@gmail.com

Омелько Александр Михайлович – канд. биол. наук, зав. сектором лесных экосистем Биолого-почвенного института ДВО РАН (690022, г. Владивосток, Россия, пр-т 100 лет Владивостоку, д. 159); с.н.с. лаборатории экологии растительного покрова Дальнего Востока Ботанический сад-институт ДВО РАН (690024, г. Владивосток, Россия, ул. Маковского, д. 142).

E-mail: omelko@biosoil.ru

Ukhvatkina ON, Omelko AM. Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):164-179. doi: 10.17223/19988591/36/10 In Russian, English summary

Olga N. Ukhvatkina, Alexander M. Omelko

Botanical Garden-Institute, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

**Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)
in the old-growth Korean pine-broadleaved forest,
Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range**

To study life strategies of tree species is necessary for formation of knowledge about processes occurring in forest ecosystems, prediction of succession changes, as well as for addressing issues related to biodiversity and sustainable species coexistence. In this regard, the aim of this work was to describe the features of *Pinus koraiensis* life strategy associated with the passage of trees through different age stages. The research was conducted on the territory of the Sikhote-Alin mountain range (44°01'35,3"N, 134°12'59,8"E) on two permanent sample plots (1.5 ha and 10.5 ha). We measured the diameter at breast height, tree height, age stage and vitality for each *Pinus koraiensis* tree. In total, 2810 plants were recorded during the growing seasons 2010-2015. We also took increment cores (648 samples) from most trees. Using the data, we defined the absolute age of trees and described the ontogenetic structure of population. Using the “boundary-line release criterion method”, we reconstructed the stand disturbance history beginning from 1460.

Comparing the obtained results, we found that *P. koraiensis* has a C-strategy. Trees of the species reach the height of 38 m, the diameter up to 150 cm and the absolute age up to 527 years. The periodicity of mast seed production is 4 and 10 years. Root system of trees in mountain forests is shallow. We revealed no severe stand-replacing disturbances are not revealed. Decades with a maximum number of trees showed releases: 1561-1570, 1681-1690, 1731-1740, 1761-1770, 1811-1820, 1841-1850, 1881-1890, 1941-1950, and 1981-1990. The beginning of life of most trees is associated with the decades of maximum releases. The study also found that factors affecting survival and development of plants change with passing age stages. The number and placement of immature and virginal plants is determined by lighting conditions, i.e., the presence or absence of canopy gaps. For immature plants, not so much light is required for development, so they accumulate under the stand canopy, and their number is relatively large; the maximum age reaches 110 years. We showed that for virginal plants, much

more light is needed for development, so they are considerably rare in comparison with immature plants. The maximum age of virginal plants is 260 years. In general, plants reach the stand canopy in several periods of rapid growth after release, thus only single individuals survive to the final phase of the virginal period. We established that further survival and placement of generative plants depends on the disturbance history of the stand (how gaps were located in the canopy of the stand), the presence of rot and other stem damages, and conditions which are determined by the topography (moisture and temperature regimes). Accumulation of plants occurs in the middle-aged generative period. We demonstrated that *P. koraiensis* population in the old-growth forest is stable and its existence depends on the combination of many elements of the forest community. Taking into account the duration of life of trees, formation of a stable population requires a very long time (1000-1200 years). Since plant species have a long life span and reach a considerable size, they play an important role in shaping the environment of Korean pine-broadleaved forests.

Acknowledgments: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-04-02185-a).

The article contains 2 Figures, 30 References.

Key words: old-growth forest; life strategy; Korean pine-broadleaved forest; ontogenesis; Russian Far East.

References

1. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsozozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika – Works BIN AN SSSR. Series III Geobotany*. 1950;6:7-204. In Russian
2. Smirnova OV. Metodological approaches and methods of assessing climax and succession state of forest ecosystems (from the example of East European forests). *Lesovedenie – Russian Journal of Forest Science*. 2004;3:15-27. In Russian
3. Brzezicki B, Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management*. 1994;69:167-187. doi: [10.1016/0378-1127\(94\)90227-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90227-5)
4. Smirnova OV. Theoreticheskie predstavleniya biogeotcenologii i populacionnoy biologii [Theoretical conceptions of biogeocenology and population biology]. In: *Vostochnoevropeyskiye lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: Holocene history and the current state]. Vol. 1. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp.16-23. In Russian
5. McLaren KP, Levesque M, Sharma C, Wilson B, McDonald MA. From seedlings to trees: using ontogenetic models of growth and survivorship to assess long-term (>100 years) dynamics of a neotropical dry forest. *Forest Ecology and Management*. 2011;269:919-930. doi: [10.1016/j.foreco.2011.05.022](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.022)
6. Silveira AP, Martins FR, Araujo FS Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga. *Acta Oecologica*. 2012;43:126-133. doi: [10.1016/j.actao.2012.06.005](https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.06.005)
7. Angulo O, De la Parra RB, Lopez-Marcos JC, Zavala MA. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment. *Journal of Theoretical Biology*. 2013;333:91-101. doi: [10.1016/j.jtbi.2013.05.012](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.05.012)
8. Krestov PV. Forest vegetation for Easternmost Russia (Russian Far East). In: *Forest vegetation of Northeast Asia*. Kolbek J, Stutek M, Box EEO, editors. Dordrecht: Kluwer Academic Publ.; 2003. pp. 93-180.
9. Usenko NV. Derev'ya, kustarniki i liany Dal'nego Vostoka [Trees, shrubs and lianas of the Russian Far East]. Khabarovsk: Khabarovskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1969. 416 p. In Russian

10. Ivashkevich BA. Devstvennyy les, osobennosti ego stroeniya i razvitiya [Virgin forest, its structure and development]. *Lesnoe hozyaystvo*. 1929;10:36-44. In Russian
11. Kolesnikov BP. Kedrovye lesa Dalnego Vostoka [Korean pine forests of the Far East]. *Trudy DVF SO AN SSSR. Seriya Botanicheskaya*. 1956;2(4):262. In Russian
12. Ishikawa Y, Krestov PV, Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East. *Journal of Vegetation Science*. 1999;10:439-448. doi: [10.2307/3237178](https://doi.org/10.2307/3237178)
13. Orehova TP. Semena dalnevostochnykh derevyanistykh rasteniy [Seeds of tree plants in the Far East (Russia)]. Vladivostok: Dalnevostochnoe knizhnoe izdatelstvo Publ.; 2005. 161 p. In Russian
14. Komarova TA. Semennoe vozobnovlenie rasteniy na svezhih garyah (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya) [Seed regeneration in fresh bums (forests of the Southern Sikhote-Alin)]. Vladivostok: Dalnevostochnoe knizhnoe izdatelstvo Publ.; 1986. 224 p. In Russian
15. Kozhevnikova NK. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin. *Sibirskiy ekologicheskyy zhurnal – Siberian Ecological Journal*. 2009;16(5):693-703. In Russian
16. Ivanov GI. Pochvy Primorskogo kraya [Soils of Primorsky Krai]. Vladivostok: Dalnevostochnoe knizhnoe izdatelstvo Publ.; 1964. 107 p. In Russian
17. Komarova TA, Trofimova AD. Stages of *Pinus koraiensis* (Pinaceae) ontogenesis in Southern Sikhote-Aline mountains. *Rastitelnye resursy*. 2010;46(4):1-15. In Russian
18. Komarova TA, Ukhvatkina ON, Trofimova AD. Ontomorfogenez sosny koreyskoy (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) v usloviyah srednegornogo poyasa yuzhnogo Sikhote-Alinya [Ontogenesis of Korean Pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the middle mountains of the Southern Sikhote-Alin]. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*. 2010;5:81-92. In Russian
19. Holmes RL. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*. 1983;43:69-78.
20. Black BA, Abrams MD. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications*. 2003;13:1733-1749. doi: [10.1890/02-5122](https://doi.org/10.1890/02-5122)
21. Black BA, Abrams MD, Rentch JS, Gould PJ. Properties of boundary-line release criteria in North American tree species. *Annals of Forest Science*. 2009;66(2):205–213. doi: [10.1051/forest/2008087](https://doi.org/10.1051/forest/2008087)
22. Frelich LE, Lorimer CG. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monographs*. 1991;61:145-164. doi: [10.2307/1943005](https://doi.org/10.2307/1943005)
23. Rubino DL, McCarthy BC. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia*. 2004;21(3):97-115. doi: [10.1078/1125.7865.00047](https://doi.org/10.1078/1125.7865.00047)
24. Nowacki GJ, Abrams MD. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs*. 1997;67:225-249. doi: [10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0225:RGACFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0225:RGACFR]2.0.CO;2)
25. Omelko A, Ukhvatkina O, Zmerenetsky A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *Forest Ecology and management*. 2016;360:221-234. doi: [10.1016/j.foreco.2015.10.036](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036)
26. Omelko MM, Omelko AM, Omelko MM. Rol' man'chzhurskoy belki v vozobnovlenii kedra koreyskogo vo vtorichnykh lesah Primor'ya [The role of manchurian squirrel in the regeneration of Korean Pine in secondary broadleaved forests of Primorye]. *Lesovedenie – Russian Journal of Forest Science*. 2007;4:68-72. In Russian
27. Ukhvatkina ON, Omelko AM, Krestov PV, Zmerenetsky AA. Impact of partial releases in mixed Korean pine-broadleaved stands on the natural regeneration processes. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya – Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2011;4(4):416-436. In Russian

28. Ukhvatkina ON, Omelko AM, Zhmerenetskiy AA, Gusev VS. Natural disturbances regime as a factor of Korean pine-broadleaved forest stand shaping in the south of the Russian Far East. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya – Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2015;8(4):441-458. In Russian. doi: [10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458](https://doi.org/10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458)
29. Smirnova OV, Bobrovskiy MV, Khanina LG. Otsenka i prognoz suksessionnykh protsessov v lesnykh tsenozakh na osnove demograficheskikh metodov [Assessment and prediction of successional processes in forest cenoses on the basis of demographic methods]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2001;106(5):25-33. In Russian
30. Grime JP. Plant strategies and vegetational processes. New York: John Wiley & Sons; 1979. 222 p.

*Received 30 June 2016; Revised 08 November 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Ukhvatkina Olga N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Far Eastern Flora, Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 142 Makovskogo Str., Vladivostok 690024, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of Forest Ecosystems, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoku Pr., Vladivostok 690022, Russian Federation.

E-mail: ukhvatkina@gmail.com

Omelko Alexander M, Cand. Sci. (Biol.), Head of Laboratory of Forest Ecosystems, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoku Pr., Vladivostok 690022, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of Vegetation Cover Ecology, Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 142 Makovskogo Str., Vladivostok 690024, Russian Federation.

E-mail: omelko@biosoil.ru