УДК 630.182.2 (571.621)

ВЛИЯНИЕ СИНУЗИЙ ТРАВЯНО-КУСТАРНИКОВОГО ЯРУСА НА ПАРАМЕТРЫ ПОДРОСТА В СЕВЕРНЫХ И ЮЖНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Возмищева А.С.[1], Перепелкина П.А.[1]

[1] *Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Россия 690022, Владивосток,пр. 100-летия Владивостока, 159, e-mail: botanka86@mail.ru*

Широколиственно-кедровые леса – тип лесных экосистем Дальнего Востока, характеризующиеся наибольшим видовым и структурным разнообразием. В работе представлены данные о влиянии травяно-кустарниковых синузий на параметры подроста ключевых видов широколиственно-кедровых лесов. Исследование охватывает северную и южную часть ареала. Впервые приведена количественная оценка зависимости параметров подроста от синузиального строения травяно-кустарникового яруса. В сообществах ненарушенных широколиственно-кедровых лесов как северного, так и южного варианта выявлено снижение относительной встречаемости и доли подроста ключевых видов по мере роста. Обнаружено, что неравномерное распределение подроста зависит от элементов горизонтальной структуры подпологовой растительности. Показано, что возобновление ключевых видов деревьев южных и северных широколиственно-кедровых лесов может происходить только в условиях высокой гетерогенности травяно-кустарникового яруса.

Ключевые слова: подрост, синузия, ключевые виды, кедр корейский, широколиственно-кедровый лес, Дальний Восток

INFLUENCE OF SHRUB AND HERB SINUSIA ON SAPLING PARAMETERS OF THE BROAD-LEAVED KOREAN PINE FOREST FROM RUSSIAN FAR EAST

Vozmishcheva A.S., Perepelkina P.A.

Institute of Biology and Soil Science FEB RAS Russia, 690022, Vladivostok, Stoletiya Vladivostoka av., 159 e-mail: botanka86@mail.ru

The old-growth Broad-Leaved Korean Pine Forest is the type of forest ecosystems of the Far East, characterized by the greatest species and structural diversity. In this paper, the data about shrub and herb sinusia influence on a key species sapling was presented for Broad-Leaved Korean Pine Forest. This investigation includes the south and north parts of forest area. For the first time, dependence of sapling parameters from an understory horizontal structure was quantitatively estimated. The decrease of relative occurrence and the proportion of key species sapling was detected for both the north and south communities of investigated forest. We obtained that irregular sapling distribution depends on horizontal understory structure. The key species of the north and south Broad-Leaved Korean Pine Forest reproduce only in high heterogeneity understory.

Keywords: sapling, sinusia, key species, Korean Pine, Broad-Leaved Korean Pine Forest, Far East.

Интенсификация исследований по динамике лесных сообществ, наблюдаемое в последние десятилетия, свидетельствуют о том, что существенное значение в процессах развития леса играет их мозаичное сложение. Одной из основных причин, формирующих неоднородность строения экосистем, является формирование «окон» в древесном ярусе, вызванное старением и отмиранием доминантов. Закономерно повторяющиеся пятна (мозаики) в фитоценозе, различающиеся видовым составом или их количественным соотношением, называются микрогруппировками [11], а сформировавшийся таким образом фитоценоз — мозаичным. Синузия рассматривается как пространственно обособленная, однородная, одноярусная, сомкнутая в надземных или подземных частях группировка растений. При этом в состав микрогруппировки может входить от одной до нескольких

синузий травяно-кустарникового яруса.

Широколиственно-кедровые леса характеризуется богатым видовым составом, сложным многоярусным строением и разновозрастностью; они, как правило, сформированы видами с различными экологическими характеристиками и с разной продолжительностью жизненного цикла [15]. Даже под сомкнутым пологом леса всегда хорошо развиты подлесок и травяной покров, что свидетельствует о широком спектре адаптаций растений к разнообразным экологическим режимам [15], что инициируется процессами развития данного древостоя.

Ключом для понимания механизмов поддержания полидоминантного состава данных лесов является детальное изучение отношения видов деревьев к освещенности, влагообеспеченности и оптимальному питанию. Первое свойство определяет характер размещения и развития подроста в «окнах» и пологе лесного сообщества, а второе и третье – особенности его приживаемости на разных элементах почвенного покрова, сформированного различными типами растительных синузий [2, 3]. Исследования многих авторов показывают, что не только древесный полог, но и кустарниковый с травяным оказывают существенное влияние на формирование среды фитоценоза. Благодаря мозаичности травяного покрова образуются различные комбинации параметров микроместообитаний для возобновления подроста деревьев. Таким образом строение травяно-кустарникового яруса оказывает влияние на успешность возобновления ключевых пород – потенциальных строителей полога.

Несмотря на обширный материал о пространственной организации дальневосточных лесных сообществ [5, 14] сведения о количественных взаимоотношениях подроста и кустарниково-травяных синузий носят фрагментарный характер [1, 8], однако наименее изученными в данном отношении являются коренные широколиственно-кедровые леса Дальнего Востока, в частности южной и северной климатических фаций [4]. Целью данной работы является количественная оценка влияния элементов горизонтальной структуры подпологовой растительности на развитие и распределение подроста доминантов широколиственно-кедровых лесов Дальнего Востока.

Материалы и методы

Исследования проводились в разных частях ареала - северной и южной фации широколиственно-кедровых лесов [4]. Материалом для изучения послужили пробные площади, заложенные в заповеднике «Кедровая падь» и на территории заповедника «Бастак» (размер каждой пробной площади 1 га). При закладке постоянных пробных площадей были использованы общепринятые биогеоценологические и геоботанические методики [9]. На пробных площадях проводилось детальное картирование древостоя и

подроста, устанавливался видовой состав растений всех ярусов, определялось количественное соотношение видов в травянисто-кустарниковом ярусе. Синузии были выявлены путем расчета Евклидовых дистанций и кластеризации методом Варда [7, 16]. Кластерный анализ проводился для каждого из 100 квадратов, на которые были разбиты выделенные пробные площади. Наиболее близкие по видовому составу и проективному покрытию квадраты были отнесены к одному из выделенных типов синузий. Таким образом, были проанализированы древесный и травяно-кустарниковый яруса. При определении успешности возобновления подрост был разделен на 3 категории: низкий (высота до 0,5 м), средний (0,51-1,5м) и высокий (1,51-6м). Для анализа распределения подроста относительно типов синузий были использованы показатели относительного обилия и относительной встречаемости. Поскольку общая площадь различных типов синузий в значительной степени варьировала по размеру (от 100 м^2 до 5100 м^2), нами дополнительно было рассчитано относительное обилие на единицу площади. Распространение и обилие подроста в разных типах синузий травяно-кустарникового яруса, выраженное через встречаемость и численность, позволяет проверить, существует ли закономерности в распределении подроста по синузиям, а также выявить синузии, в которых возобновление ключевых видов происходит наиболее успешно. Эти показатели в значительной степени характеризуют строение и структуру древостоя [6]. Статистический анализ проведен с использованием программного обеспечения MS Office Excel 2007 (Microsoft).

Результаты исследований

Согласно классификации Б.П. Колесникова [4], исследуемые сообщества относятся к аналогичным типам леса северного и южного варианта: холодно-влажные лещинные кедровники с пихтой, липой и желтой березой в заповеднике «Бастак» и тепло-сырые лианово-папоротниковые кедровники с ясенем и пихтой цельнолистной в заповеднике «Кедровая падь». Варианты типа леса отличаются друг от друга особенностями условий местопроизрастания; процессами, обуславливающими изменение состава и показателей обилия компонентов всех ярусов, особенно нижних. В то же время размер этой изменчивости не отражается на общем характере стадий возрастных и восстановительных смен, на производительности в стадии спелости главной породы и направлении вековых смен [4].

Заповедник «Бастак»

Доминантами древостоя для данной пробной площади в первом ярусе являются *Pinus koraiensis, Tilia amurensis, Fraxinus mandshurica, Betula costata.* В подчиненных ярусах древостоя обычны *Abies nephrolepis, Acer mono, A. tegmentosum, Ulmus laciniata*, а также молодые и угнетенные деревья, перечисленные при характеристике верхнего яруса. Всего на

данной пробной площади нами было обнаружено 17 видов деревьев. Кустарниковый ярус состоит из небольших и сомкнутых куртин *Corylus mandshurica* (площадь до 20 м^2) и больших, но разреженных синузий *Philadelphus tenuifolius* и *Euonymus pauciflora*, *Sorbaria sorbifolia*. В травяном покрове преобладают *Carex campylorhina*, *Pseudocystopteris spinulosa*, *Thalictrum filamentosum*, *Dryopteris crassirisoma*, *Athyrium sinense*. Внеярусная растительность: *Actinidia kolomikta*. Моховой покров фрагментарный, представлен видами *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Картирование растительного покрова позволило выявить неравномерное распределение растений всех ярусов (рис. 1). Анализ горизонтальной структуры растительного сообщества позволил выявить пять типов древесных синузий (по преобладающей породе) и шестой – световое окно (рис. 1А).

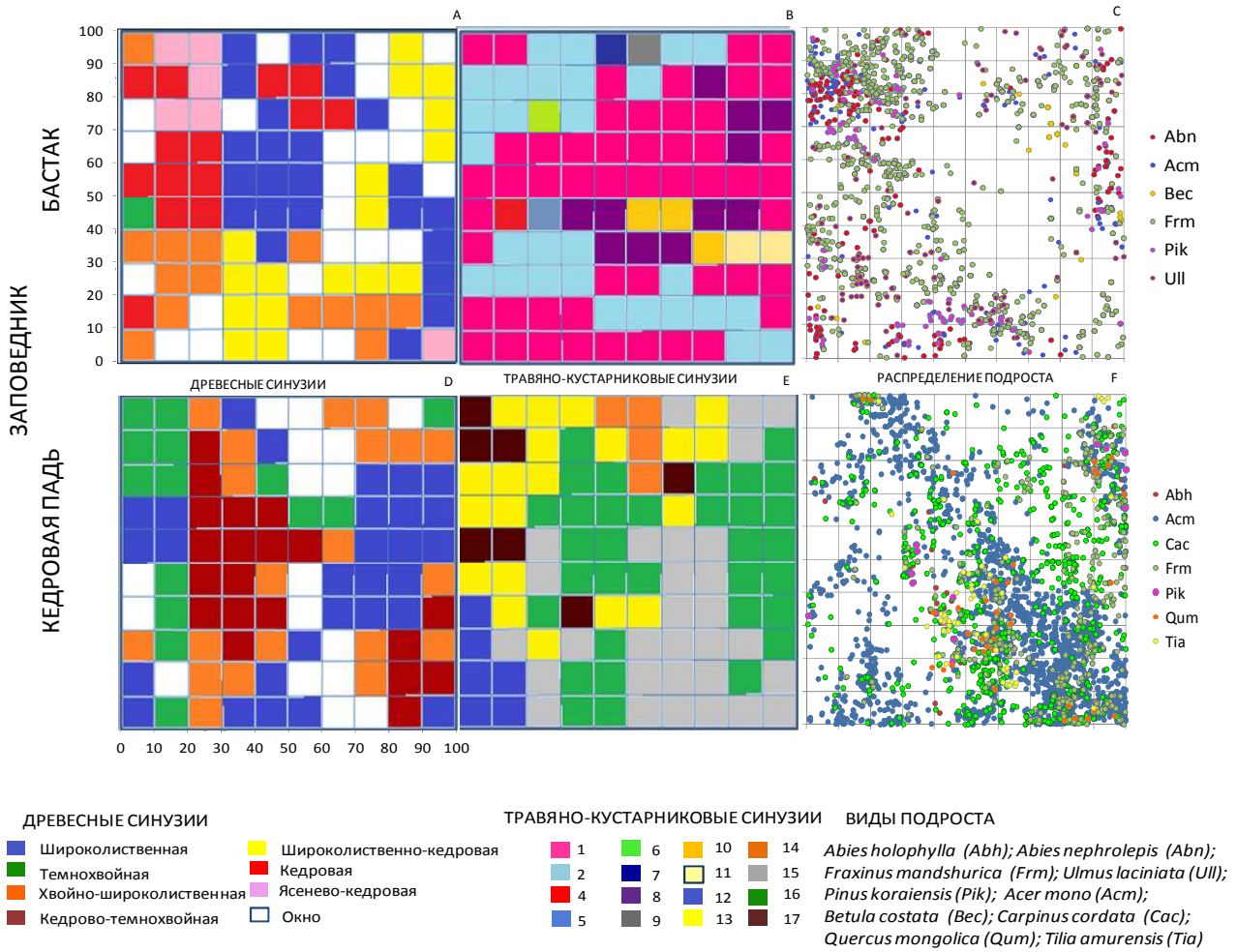

Рис. 1 Горизонтальная структура исследованных фитоценозов

Результаты кластерного анализа видового состава показали наличие 10 типов синузий травяно-кустарникового яруса (рис. 1В). Кустарниково-актинидиевая синузия (1) оказалась преобладающими (более 80% от всей площади). Сформирована в зоне полога с участием широколиственных пород. На влажных местообитаниях возрастает число гигрофитных видов трав и папоротников. В более засушливых условиях увеличивается доля

мелкотравья. На участках с повышенной влажностью возрастает доля гигромезофитных трав и папоротников (синузия 4). Кустарниково-мелкотравно-редкотравную (2) синузию слагают ксеромезафитные травы и кустарники. Общее проективное покрытие этих видов не превышает 15-20%. Участки с сезонным избыточным увлажнением представлены папоротниково-мелкотравными синузиями (5 и 6). Небольшие площади занимают синузии со специфическим травяным покровом (7 – кустарниково-осоковая и 9 – кустарниково-папоротниково-мелкотравная). Они представлены комплексом мезофитных трав и кустарников. Рябинолистно-разнотравные синузии (8) распростнанены на сырых участках. Эти участки включают в себя комплекс мезофитных и гигромезофитных трав и кустарников. Болотные синузии (10 и 11) встречены на очень сырых участках с избыточным увлажнением и соответствующим гигромезофитным травяным покровом.

Заповедник «Кедровая падь»

Всего на пробной площади произрастают деревья 24 видов. Доминантами, помимо *Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*, являются *Tilia amurensis, Quercus mongolica* и *Acer mono*. Кустарниковый ярус редкий. В его пологе встречаются *Syringa amurensis*, различные виды кленов и *Carpinus cordata*. Травяной покров средней густоты, представлен разнотравьем: *Thalictrum filamentosum, Chloranthus japonicus*, осоками: *C. campylorhina, Carex siderosticta*, и папоротниками: *Dryopteris crassirhizoma Nakai, Athyrium sinense Rupr*. В данном фитоценозе для всех ярусов также характерно их неравномерное распределение (рис. 1). Анализ горизонтальной структуры позволил выявить 4 типа древесных синузий и к пятому элементу мы отнесли световое окно (Рис. 1D). Все эти группы образовались в результате естественной динамики лесного сообщества, а окна, которые их разделяют, при вывале деревьев из верхних ярусов. Результаты кластерного анализа видового состава показали наличие 6 типов синузий травяно-кустарникового яруса. Наиболее широко представлены разнотравные синузии умеренно увлажненных участков, которые покрывают более 50% всей пробной площади (рис. 1E).

К мелкотравной синузии (12) относятся участки, в травяном покрове которых преобладают ксеромезофильные узколистные травы и мезофильное мелкотравье, а также требовательные к плодородию почв аэроксильные кустарники. Разнотравно-кустарниковые синузии (15) характеризуются преобладанием ксеромезофильных видов. На них часто встречаются аэроксильные виды кустарников. К папоротниковым синузиям (13) относятся участки с избыточным увлажнением и соответствующим гигромезофитным травяным покровом. На сырых местообитаниях в условиях еще большего увлажнения был выделен папоротниково-болотный тип синузии с гигрофитным травяным покровом. К 14 типу синузий относятся квадраты со специфическим травяным покровом очень сырых участков.

Здесь доминирует *Matteuccia struthiopteris*. К 16 типу синузий так же относятся квадраты с разнотравной растительностью, но предпочитающей более сухие местообитания. К 17 типу синузий относятся квадраты, на которых преобладает *Cornopteris crenullatoserrulata*. Для них существенна примесь высокотравья и разнотравья. Возобновление деревьев в данных синузиях отсутствует.

Подрост характеризуется неравномерным пространственным распределением (рис. 1F). Анализ относительной встречаемости и относительного обилия подроста в различных типах синузий показал, что из 4041 особей подроста 7 видов оказались наиболее массовыми в заповеднике «Кедровая падь» и из 2148 особей 6 видов в заповеднике «Бастак» (Табл. 1).

Таблица 1

Встречаемость и относительное обилие подроста ключевых видов в различных типах синузий травяно-кустарникового яруса

Кедровая падь			тип синузии					a
группа высот	вид	*n*	12	13	14	15	16	17
1	*Abk*	0	0	0	0	0	0	0
1	*Acm*	47	33	5	25	33	6,1	0
1	*Cac*	58	100	20	50	27	33	0
1	*Frm*	1	0	0	0	3,3	0	0
1	*Pik*	0	0	0	0	0	0	0
1	*Qum*	0	0	0	0	0	0	0
1	*Tia*	0	0	0	0	0	0	0
2	*Abk*	2	0	5	0	0	3	0
2	*Acm*	858	83	60	25	83	45	29
2	*Cac*	124	17	45	25	57	42	29
2	*Frm*	64	17	10	0	33	15	0
2	*Pik*	0	0	0	0	0	0	0
2	*Qum*	0	0	0	0	0	0	0
2	*Tia*	1	0	0	0	3,3	0	0
3	*Abk*	54	0	15	0	13	33	14
3	*Acm*	1756	100	95	100	97	97	71
3	*Cac*	568	50	70	50	83	97	43
3	*Frm*	362	17	40	25	60	73	29
3	*Pik*	23	17	5	0	0	21	0
3	*Qum*	46	0	15	0	23	27	14
3	*Tia*	70	0	20	0	23	30	0

Бастак			тип синузии								b	
группа высот	вид	*n*	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11
1	*Abn*	36	18	25	0	0	0	100	9	0	0	0
1	*Acm*	34	24	7	0	0	0	0	18	0	33	50
1	*Bec*	9	6	11	0	0	0	0	9	0	0	0
1	*Frm*	104	27	18	100	0	0	0	18	0	0	50
1	*Pik*	7	8	11	0	0	0	0	0	0	0	0
1	*Ull*	17	14	18	100	0	0	0	0	0	33	0
2	*Abn*	106	22	32	0	0	0	0	18	0	0	50
2	*Acm*	70	33	25	100	0	0	0	27	0	0	0
2	*Bec*	18	6	7	0	0	0	0	0	0	33	0
2	*Frm*	556	61	50	100	100	100	100	64	0	67	50
2	*Pik*	40	20	11	100	0	0	0	18	0	0	0
2	*Ull*	57	24	36	100	0	100	100	18	0	0	0
3	*Abn*	113	43	39	100	0	0	0	27	0	0	50
3	*Acm*	45	31	39	0	0	0	0	18	0	0	0
3	*Bec*	30	8	14	0	0	0	0	9	0	0	0
3	*Frm*	792	82	71	100	100	100	100	82	0	33	50
3	*Pik*	58	27	25	100	0	0	0	27	0	0	0
3	*Ull*	51	14	32	100	0	100	100	18	0	0	100

Кедровая падь			тип синузии					c
группа высот	вид	*n*	12	13	14	15	16	17
1	*Abk*	0	0	0	0	0	0	0
1	*Acm*	47	2	0	0	1	0	0
1	*Cac*	58	6	1	2	2	2	0
1	*Frm*	1	0	0	0	0	0	0
1	*Pik*	0	0	0	0	0	0	0
1	*Qum*	0	0	0	0	0	0	0
1	*Tia*	0	0	0	0	0	0	0
2	*Abk*	2	0	2	0	0	2	0
2	*Acm*	858	6	3	0	19	2	1
2	*Cac*	124	2	3	1	6	4	1
2	*Frm*	64	1	3	0	9	2	0
2	*Pik*	0	0	0	0	0	0	0
2	*Qum*	0	0	0	0	0	0	0
2	*Tia*	1	0	0	0	1	0	0
3	*Abk*	54	0	21	0	7	62	5
3	*Acm*	1756	9	11	4	27	13	3
3	*Cac*	568	2	11	5	22	25	6
3	*Frm*	362	2	6	3	32	33	9
3	*Pik*	23	19	11	0	0	70	0
3	*Qum*	46	0	20	0	47	25	8
3	*Tia*	70	0	36	0	34	28	0
всего, шт.		**4041**	**6**	**20**	**4**	**30**	**33**	**7**

Бастак			тип синузии								d	
группа высот	вид	*n*	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11
1	*Abn*	36	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0
1	*Acm*	34	10	1	0	0	0	0	0	0	13	10
1	*Bec*	9	4	8	0	0	0	0	0	0	0	0
1	*Frm*	104	1	1	5	0	0	0	0	0	0	1
1	*Pik*	7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	*Ull*	17	1	2	8	0	0	0	0	0	3	0
2	*Abn*	106	19	10	0	0	0	0	0	0	0	7
2	*Acm*	70	19	8	19	0	0	0	0	0	0	0
2	*Bec*	18	16	4	0	0	0	0	0	0	18	0
2	*Frm*	556	5	2	39	5	1	0	0	0	2	4
2	*Pik*	40	8	2	12	0	0	0	0	0	0	0
2	*Ull*	57	3	9	23	0	8	0	0	0	0	0
3	*Abn*	113	19	13	13	0	0	0	0	0	0	7
3	*Acm*	45	9	11	0	0	0	0	0	0	0	0
3	*Bec*	30	9	41	0	0	0	0	0	0	0	0
3	*Frm*	792	6	6	2	1	13	0	0	0	2	4
3	*Pik*	58	8	5	62	0	0	0	0	0	0	0
3	*Ull*	51	2	7	15	0	8	0	0	0	0	12
всего, шт.		**2148**	**51**	**28**	**1**	**1**	**1**	**1**	**11**	**1**	**3**	**2**

Acer mono – наиболее массовый вид в сообществе заповедника «Кедровая падь», доля подроста которого составляет 66% от общего их количества. (Табл. 1С). Клен произрастает повсеместно, но тяготеет к разнотравным синузиям с преобладанием ксеромезофильных видов (15). Основными конкурентами данному виду за условия местообитания здесь признаны *Carpinus cordata* и *Fraxinus mandshurica*. В ходе естественной динамики

происходит не только снижение численности, но и встречаемости видов; таким образом, распределение становится менее равномерным, в том числе и по синузиям одного типа. Высокотравные синузии на сырых участках с примесью высоких папоротников и гигрофитных трав оказывают неблагоприятное влияние на произрастание *Acer mono.*

На пробной площади в заповеднике «Бастак» выявлено снижение участия *Acer mono* в ярусе подроста (низкая доля мелкого подроста по отношению к среднему и крупному); средний подрост приурочен к папоротниково-актинидиевой синузии со специфическим видовым составом (Табл. 1B, 1D). Однако данные синузии в настоящее время не способствуют успешному возобновлению вида (отсутствие мелкого подроста). Также *Acer mono* приурочен к кустарниково-актинидиевой и кустарниково-мелкотравно-разнотравной синузиям, хотя встречаемость вида (до 33%) указывает на неравномерное распределение в данном типе.

Carpinus cordata и *Fraxinus mandshurica* в заповеднике «Кедровая падь» характеризуются аналогичными требованиями к условиям местопроизрастания: разнотравные синузии с преобладанием ксеромезофильных видов тяготеют к более сухим участкам, однако ясень предпочитает более увлажненные почвы по сравнению с грабом (Табл. 1A, 1C). На приуроченность *Fraxinus mandsh…urica* к участкам с избыточным увлажнением указывает также его максимальная доля среди изученных видов в 17 типе синузий. Для данного сообщества характерно практически полное отсутствие жизнеспособного ясеня (на стадии крупного подроста) – всего одна особь, что указывает на снижение участия данного вида в ярусе подроста в течении некоторого времени в прошлом независимо от степени благоприятствования синузиального строения травяно-кустарникового яруса.

Мелкий подрост *Fraxinus mandshurica* и *Ulmus laciniata* в заповеднике «Бастак» приурочен к папоротниково-мелкотравным синузиям, при этом ясень – наиболее массовый вид (доля – 68% от всего подроста), в то время как возобновление других видов деревьев на данных участках – отсутствует (Табл. 1B, 1D). *Fraxinus mandshurica* и *Ulmus laciniata* также произрастают в синузиях 1 и 2 типа, однако, показатели встречаемости указывают на большую экологическую пластичность первого. Относительные показатели втречаемости и обилия, в том числе и жизнеспособного подроста, позволяют предположить усиление фитоценотических позиций ясеня и ильма на участках кустарниково-актинидиевых и кустарниково-мелкотравно-разнотравных синузий.

Quercus mongolica и *Tilia amurensis* – основные конкуренты среди лиственных пород для *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla* в сложении полога. Дуб и липа характеризуются близкими показателями встречаемости и обилия (Табл. 1A, 1C). Основное отличие дуба и

липы от предыдущей пары видов (*Carpinus cordata* и *Fraxinus mandshurica)* заключается в меньшей численности низкого подроста, а также в отсутствии среднего и крупного в фитоценозе заповедника «Кедровая падь», что вероятно связано с высокой сомкнутостью полога.

Несмотря на значительное участие *Betula costata* в составе древостоя в фитоценозе заповедника «Бастак», синузиальное строение травяно-кустарникового яруса не способствует успешному возобновлению данного вида. Подрост березы приурочен к световым окнам в пологе и наиболее распространенным здесь кустарниково-актинидиевым, кустарниково-мелкотравно-разнотравным и злаково-болотным синузиям. (Табл. 1B, 1D).

Pinus koraiensis – основной эдификатор широколиственно-кедровых лесов. Особенности видового состава и синузиального строения травяно-кустарникового яруса и древесного полога в целом оказывает негативное влияние на возобновление *Pinus koraiensis* в фитоценозе заповедника «Кедровая падь», признанное неудовлетворительным – всего 23 дерева на стадии мелкого подроста (Табл. 1A, 1C). Показатели относительного обилия подроста и его встречаемости указывают на то, что кедр тяготеет к произрастанию в разнотравных синузиях.

Возобновление *Pinus koraiensis* в заповеднике «Бастак» протекает более успешно по сравнению с заповедником «Кедровая падь»; численность подроста в 5 раз выше при одинаковой площади изученных участков (Табл. 1B, 1D). Значительная доля подроста этого вида предпочитает участки, где доминируют гигромезофитные травы и папоротники специфического видового состава (табл. 1). Основными конкурентами *Pinus koraiensis,* помимо видов травяно-кустарникового яруса, в данном случае являются быстрорастущие широколиственные породы первой величины *Fraxinus mandshurica* и *Ulmus laciniata.* Меньшая доля подроста кедра произрастает также в синузиях с доминированием мезофитных и ксеромезафитных видов, а также на более влажных участках с примесью гигромезофитных трав и папоротников (1 и 2 тип). Основные конкуренты для подроста *Pinus koraiensis* здесь – виды второй величины *Abies nephrolepis* и *Acer mono*, не способные занять всю толщу полога.

Abies holophylla – единственный вид по своему средопреобразующему влиянию, морфологическим характеристикам, продолжительности жизни и эдификаторной роли, сравнимый с *Pinus koraiensis*. Результаты анализа встречаемости и обилия этого вида в фитоценозе заповедника «Кедровая падь» позволили выявить приуроченность большей части его подроста (как и кедра) к периодически засушливым участкам с мезофильно-ксерофильной разнотравной растительностью (Табл. 1A, 1C).

Подрост всех высотных групп *Abies nephrolepis* в заповеднике «Бастак» приурочен к наиболее широко представленным синузиям 1 и 2 типа и в меньшей степени к синузиям 4 и 11 типа на более влажных участках (Табл. 1B, 1D).

Обсуждение полученных результатов

Для старовозрастных широколиственно-кедровых лесах Дальнего Востока характерно мозаичное строение горизонтальной структуры; размер элементов мозаики и их видовой состав определяется масштабами нарушений верхнего полога в результате усыхания субсенильных деревьев, а также длительностью восстановительных процессов в окнах. За счет процессов опада, отпада и выпадения, как следствие изменения условий эдафотопа, деревья полога могут влиять на структуру и развитие подпологовой растительности [12]. В то же время травяно-кустарниковый ярус может оказывать влияние на деревья полога на начальных этапах их роста и развития – на стадии подроста. Результаты наших исследований показали, что в широколиственно-кедровых лесах умеренной зоны травяно-кустарниковый ярус характеризуется наибольшим разнообразием – около 80% от всех видов, что также согласуется с исследованиями других авторов [15] и хотя характеризуется низкой биомассой – принимает значительное участие в круговороте веществ [13]. Листья трав характеризуются большей доступностью питательных веществ и скоростью разложения по сравнению с листвой деревьев [13]. В то же время сильно развитая подстилка может препятствовать прорастанию семян деревьев. Также на рост и развитие древесных пород отрицательное влияние оказывает конкуренция со стороны быстрорастущих трав и кустарников [8]. Таким образом, травяно-кустарниковый ярус может оказывать как положительное, так и отрицательное влияние подрост. Результаты наших исследований показывают, что ключевые виды деревьев широколиственно-кедровых лесов по-разному относятся к одним и тем же типам синузий, способствующим успешному возобновлению одних пород и оказывающих отрицательное влияние на другие. В тоже время отсутствует подрост в синузиях на сырых и влажных сильнозадерненных участках с высокой сомкнутостью травяно-кустарникового яруса.

По мнению К. П. Соловьева [8], среди всех прочих факторов густота подлеска оказывает наибольшее угнетающее воздействие на подрост главного эдификатора широколиственно-кедровых лесов – *Pinus koraiensis.* На втором месте по влиянию на возобновление кедра – видовой состав подлеска и травянистого покрова. Благоприятными условиями для возобновления кедра создают редкий подлесок и редкий травяной покров, рыхлая подстилка, имеющая близкую к нейтральной кислотность, наличие гумусированного и хорошо дренированного верхнего горизонта почвы. Результаты наших исследований показывают, что горизонтальная структура кедра в исследованных сообществах

характеризуется неравномерным распределением подроста. Даже в близких по структуре растительного покрова условиях (один тип синузий полога и травяно-кустарникового яруса), максимальная встречаемость видов – 30%. Вероятно, это связано с процессами естественной динамики. *Pinus koraiensis* в сообществах широколиственно-кедровых лесов в большей степени тяготеет к одному типу синузий: на умеренно увлажненных местообитаниях с участием гигромезофитных видов в северных, и более сухих участках в южных широколиственно-кедровых лесах. В других умеренно-влажных синузиях, имеющих разреженный характер слагающих их растений, подрост характеризуется меньшими показателями возобновления, что согласуется с исследованиями других авторов частично [8, 10]. По мнению К. П. Соловьева [8], возобновление *Pinus koraiensis* в аналогичных типах широколиственно-кедровых лесов происходит более успешно в сообществах южного варианта, по сравнению с северными, однако результаты наших исследований несколько иные: численность подроста в заповеднике «Бастак» на момент исследования выше в 5 раз по сравнению с заповедником «Кедровая падь». Вероятно, различия полученных данных объясняются стадийностью в развитии сообществ.

Встречаемость и обилие подроста большинства широколиственных пород – потенциальных строителей полога характеризуется умеренными показателями. В аналогичных типах леса северного и южного варианта выделяется один наиболее массовый вид, для которого условия возобновления в данных сообществах наиболее благоприятны: 66 % от всего подроста приходится на *Acer mono* в заповеднике «Кедровая падь» и 68% на *Fraxinus mandshurica* в заповеднике «Бастак».

Заключение

В сообществах ненарушенных широколиственно-кедровых лесов как северного, так и южного варианта выявлено снижение относительной встречаемости и доли подроста ключевых видов по мере роста. Это свидетельствует об их возросшей избирательности к условиям местопроизрастания и как следствие – изреживание на менее благоприятных для их роста и развития участках. Нами обнаружено, что исследуемые виды зачастую произрастают в одних и тех же типах синузий, что указывает на идентичность их требований к условиям местопроизрастания. Очевидно, виды с большей встречаемостью свидетельствуют об их большей экологической пластичности. В то же время большая площадь некоторых типов синузий и обилие в них ряда ключевых пород указывает на благоприятные условия возобновления подроста данных видов, независимо от показателей относительной встречаемости. Аналогичный характер возобновления подроста ключевых видов наблюдается и в более увлажненных типах синузий северных широколиственно-кедровых лесов.

Результаты наших исследований показывают, что гетерогенность травяно-кустарникового яруса в значительной степени определяет условия местопроизрастания под пологом и тем самым оказывает значительное влияние на рост и развитие ключевых видов деревьев широколиственно-кедровых лесов Дальнего Востока. Возобновление ключевых видов, характеризующихся различной требовательностью к условиям влажности и элементному питанию почв, может происходить только в условиях высокой гетерогенности травяно-кустарникового яруса, формирующейся в результате процессов оконной динамики ненарушенных сообществ и определяющейся, прежде всего, гетерогенностью древесного полога.

Список литературы

1. Возмищева А. С., Лонкина, Е. С. Крестов П. В. Размещение подроста в микрогруппировках и окнах северных широколиственно-кедровых лесов // Вестник Крас ГАУ. 2012. Вып. 3. С. 135-140.
2. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 2004. 386 с.
3. Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса // Лесоведение. 1996. № 6. С. 26-35.
4. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2 (4). Сер. ботаническая. 264 с.
5. Комарова Т.А. О некоторых закономерностях вторичных сукцессий (на примере послепожарного лесовосстановительного процесса) // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 397-405.
6. Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
7. Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Изд-во Академия, 2004. 410 с.
8. Соловьев К.П. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них/К.П. Соловьев; Ред. А.А. Соловьев . 1958. 366с.
9. Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов леса. М.; Л.: Гос. изд-во сельхоз. и колх.-кооп. мет., 1931. 328 с.
10. Фишер А.М. Естественное возобновление кедра корейского (Pinus koraiensis S. Et Z)// Материалы по растительности и почвам Дальнего Востока. 1939. Вып. 1. С. 58-166.
11. Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.–Л.: Изд-во АНС-ССР, 1961. 474 с.

12. Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 254(1). P. 1–15.
13. Gilliam FS. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems // BioScience. 2007. Vol. 57(10). P. 845–858.
14. 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. P. 439-448.
15. Krestov P.V. Forest vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East) // Forest vegetation of Northeast Asia / Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 93–180.
16. Ward J.H. Hierarchical grouping to optimize an objective function // Journal of the American Statistical Association. 1963. P. 60-65.

Рецензенты:
Богачева А.В., д.б.н., с.н.с. лаборатории низших растений БПИ ДВО РАН, г. Владивосток;
Голов В.И., д.б.н., г.н.с. сектора биогеохимии БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.