



УДК 574.42

Развитие виргинильных растений *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex carr. в древостое девственного кедрово-широколиственного леса на территории южного Сихотэ-Алиня

Т. Я. Петренко¹, О. Н. Ухваткина², А. М. Омелько²,
А. А. Жмеренецкий²

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

²Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток

E-mail: tanya232@mail.ru

Аннотация. Описано развитие растений одного из основных средообразующих видов кедрово-широколиственных лесов юга российского Дальнего Востока ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex carr. в виргинильном возрастном состоянии. Исследование проведено на восточном макросклоне южной части хребта Сихотэ-Алинь. С применением дендроэкологического подхода восстановлена история развития виргинильных растений *P. ajanensis*. Показано, что в процессе развития выделяются периоды, когда происходит согласованное (вследствие интенсивных нарушений полога древостоя) ускорение радиального прироста большинства растений, в частности, происходившее в декады 1880–1889, 1920–1929 и 1960–1969 гг. Наиболее интенсивные нарушения способствуют формированию поколений растений, которые имеют одинаковое возрастное состояние, но отличаются по абсолютному возрасту. Определены моменты перехода растений из одной фазы возрастного состояния в другую. Показано, что, несмотря на наличие периодов ускорения и замедления прироста, рост растений в высоту и по диаметру ствола происходит относительно равномерно. Процесс изреживания не прекращается с переходом растений в генеративный период.

Ключевые слова: кедрово-широколиственный лес, дендрохронология, дендроэкология, *Picea ajanensis*, онтогенетические стадии, Сихотэ-Алинь.

Введение

На юге Дальнего Востока России произрастают малонарушенные кедрово-широколиственные леса, являющиеся остатками некогда единой для всей Евразии тургайской флоры [15]. В этих лесах сохранилась сложная многообразная структура с относительно богатым составом деревьев и наличием большого числа редких видов, благодаря чему они обеспечивают поддержание высокого разнообразия растений и животных. Уникальное устройство этих лесов обусловлено неоднородным рельефом, муссонным климатом, а также способностью множества различных видов деревьев обитать на одной территории за счёт различных экологических потребностей и

формирования сложной возрастной, вертикальной и горизонтальной структуры древостоя [6; 9; 10].

Одним из основных образующих видов кедрово-широколиственных лесов юга Дальнего Востока является *Picea ajanensis* наряду с *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Betula costata* (Trautv.) Regel, *Pinus koraiensis* Siebold. et Zucc., *Tilia amurensis* Rupr. и др. Несмотря на большое число работ, посвящённых изучению роста и развития растений этого вида [1; 2; 5; 7; 8, 11–13; 16], остаются не до конца ясными многие вопросы роста и развития деревьев. Так, в ряде исследований [10; 14; 17; 22] показано существование поколений вида и говорится о том, что рост и выпадение деревьев вида происходит массово, поколениями. В то же время механизмы формирования этих поколений в многовидовом кедрово-широколиственном лесу до сих пор не изучены, неизвестен абсолютный возраст растений в разных возрастных состояниях, нет описания жизненной стратегии вида. Так, исследователи, обращая внимание на изучение особенностей плодоношения растений и прорастания семян [1; 7; 12; 13], развития в стадии подроста [2; 14; 17; 22], влияния на структуру древостоя взрослых деревьев [2; 14; 17; 22], часто упускают важный период достижения растениями уровня основного полога древостоя. Учитывая, что изучение всего жизненного цикла растений *P. ajanensis* представляет собой сложную задачу, в данной работе рассматриваются рост и развитие растений в течение наименее изученного периода развития – виргинильного возрастного состояния.

Целью настоящей работы является описание развития растений *P. ajanensis* в виргинильном возрастном состоянии, произрастающих в кедрово-широколиственном лесу на территории южной части Сихотэ-Алиня.

Материалы и методы

Исследование проведено на постоянной пробной площади (ППП) 71–2012 (3 га), расположенной на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН (44°01'35,3" с. ш., 134°12'59,8" в. д.) на восточном макросклоне южной части Сихотэ-Алинского хребта. Пробная площадь заложена в девственном древостое кедрово-широколиственного леса на высоте 754–900 м над у. м. на склоне западной и юго-западной экспозиции с уклоном 15–25°.

Для территории характерен муссонный климат. Среднегодовая температура составляет 0,9 °С, самый холодный месяц – январь (средняя температура –32 °С, самый жаркий месяц – июль (средняя температура 27 °С). Средний уровень осадков в год составляет 832 мм [4].

Древостой образован одиннадцатью видами деревьев, наиболее многочисленными из которых являются *A. nephrolepis*, *B. costata*, *P. ajanensis*, *P. koraiensis* и *T. amurensis*. Также в образовании древостоя участвуют *Acer ukurunduense* Trautv. et С.А. Mey, *Taxus cuspidata* Siebold & Zucc., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Sorbus pochuanensis* (Hance) Hedl., *Acer mono* Maxim. и *Padus maximowiczii* (Rupr.) Sokolov. Подлесок и лианы: *Actinidia kolomikta*

Maxim. et Rupr., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Ribes maximoviczianum* Kom., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Acer barbinerve* Maxim.

Сбор материала проводился в полевые сезоны 2010–2015 гг. путём сплошного бурения всех виргинильных и генеративных растений *P. ajanensis*. Керны с генеративных растений были получены для более точного описания реакции на изменение условий. Бурение проводилось на высоте 1,3 м. Всего на пробной площади находилось 362 дерева *P. ajanensis*, но поскольку около половины из них имели значительную сердцевинную гниль (более 70 % радиуса ствола), в исследование был включён 171 образец (кern). Из них для анализа развития особей в виргинильном возрастном состоянии было отобрано 35 экз., керны с которых включали сердцевину и не имели признаков гнили ствола, среди них 20 экз. – растения в виргинильном возрастном состоянии и 15 экз. – растения в молодом генеративном состоянии. Использование последних обусловлено тем, что задачей исследования было изучение развития растений от начала виргинильного возрастного состояния до его окончания, что возможно лишь с включением в анализ деревьев, уже перешедших в молодое генеративное состояние.

Для каждого дерева известны следующие данные: номер, возрастное и жизненное состояние, диаметр на высоте 1,3 м. Определение возрастного состояния деревьев проводилось на основе ранее разработанных признаков [16]. Поскольку длительность пребывания особи в той или иной стадии онтогенеза напрямую зависит от условий обитания, для каждой из них определялось жизненное состояние: нормальное, пониженное или низкое [22]. У 143 деревьев была также измерена высота.

Предварительная подготовка кернов заключалась в сушке, подрезке и повышении контрастности. Затем у каждого керна была измерена ширина годичных колец с точностью до 0,01 мм с использованием прибора TA Tree-ring Measuring System (Velmex Inc., США). Перекрёстное датирование, выявление «выпавших» колец и обработка результатов выполнены с помощью компьютерных программ Cofecha v.6.06p [21] и Tsap-Dos v. 4.67b.

На первом этапе обработки данных было проведено выявление периодов ускоренного и замедленного развития виргинильных и молодых генеративных растений. Выявление периодов выполнялось с помощью дендрохронологического метода «boundary-line release criterion» [19; 20]. Метод основан на определении периодов резкого увеличения радиального прироста в результате улучшения условий окружающей среды, связанных с выпадением из древостоя соседних деревьев. Для выявления таких периодов для каждого ряда данных, полученных по кернам, подсчитывается относительное изменение прироста (%GC) по формуле:

$$\%GC = (M1 - M2)/M1 \times 100,$$

где M1 – средний прирост за последние 10 лет, включая текущий год; M2 – средний прирост в последующие 10 лет. Далее строится общий по всем рядам данных график, где по оси абсцисс откладываются значения M1, а по оси ординат – значения %GC. Затем подбирается так называемая граничная

функция (boundary-line function, BLF), описывающая изменение %GC от M1. Для построения этой функции выбираются по 10 максимальных значений %CG из каждого класса M1, разделённого на 0,5-мм интервалы. На последнем этапе значения %CG, полученные для каждого отдельного ряда данных, сравниваются со значениями BLF при тех же значениях M1. Если значение %CG превышает некоторый установленный порог от значения BLF, это расценивается как резкое увеличение прироста, свидетельствующее об улучшении роста дерева вследствие нарушения целостности полога (образования окна). Таким образом, на основе данных об изменении радиального прироста дерева в каждый год его жизни можно выявить периоды, когда радиальный прирост резко возрастал. Преимуществом описанного метода является то, что он исключает влияние климатических условий, а также биологических особенностей роста деревьев.

В настоящем исследовании как резкое увеличение радиального прироста (release) расценивались моменты, когда изменение прироста (%GC) превышало 20 % от значений BLF [19; 20]. Для определения граничной функции был использован весь полученный набор кернов (171 шт.), дальнейшее выявление моментов резкого увеличения прироста выполнялось только для 35 отобранных ранее виргинильных и молодых генеративных растений.

На втором этапе обработки данных проведено восстановление моментов перехода деревьев из одной фазы виргинильного возрастного состояния в следующую и длительности прохождения возрастного состояния. С приемлемой погрешностью момент перехода растения в определённое возрастное состояние может быть установлен по достижению им характерных значений диаметра на высоте 1,3 м и общей высоты [16]. Радиальный прирост (и, соответственно, диаметр) определялся по полученным кернам. Для оценки изменения высоты вначале был построен график связи диаметра ствола и высоты дерева по полученным измерениям на пробной площади (143 дерева). Эта связь использовалась для расчёта высоты дерева при достижении определённого диаметра ствола. Для данного анализа было отобрано 5 деревьев, находящихся в настоящий момент в молодом генеративном состоянии, не имевших сердцевинной гнили (что необходимо для точного расчёта прироста по диаметру), с известными высотой и диаметром на высоте 1,3 м.

Результаты

Восстановление истории развития виргинильных растений. Керны стволов деревьев были получены на высоте 1,3 м, точно установить их возраст не представляется возможным, поскольку время достижения такой высоты может варьировать в пределах нескольких десятилетий [22]. Однако мы можем говорить о времени, когда деревья достигли высоты 1,3 м, т. е. об их возрасте на тот момент (рис. 1).

Большая часть из 35 изученных деревьев достигли высоты 1,3 м в период с 1820 по 1890 г. Возраст наиболее «старого» дерева, ранее остальных достигшего высоты 1,3 м, составляет более 260 лет, при этом оно находится в виргинильном состоянии. Возраст наиболее «молодых» деревьев состав-

ляет более 100 лет (виргинильное и генеративное состояние нормальной жизненности). Как показывает график (см. рис. 1), связь между абсолютным возрастом растения и его текущим возрастным состоянием отсутствует, поскольку размах возраста виргинильных растений практически совпадает с размахом возраста молодых генеративных растений. Также отсутствует связь и между возрастом деревьев и их жизненностью в настоящий момент.

Кривая BLF для растений *P. ajanensis*, полученная на основе полного набора кернов, представлена на рис. 2. Минимальный радиальный прирост составляет 0,04 мм, максимальный – 5,75 мм. При минимальных значениях радиального прироста его максимальное изменение достигает 917 %. В абсолютном выражении это означает, что, например, прирост с 0,1 мм может увеличиться приблизительно до 0,9 мм. Значения BLF быстро уменьшаются с увеличением предварительного прироста: до 200 % при $M1 = 0,7$ мм и до 100 % при $M1 = 1,5$ мм.

История развития растений *P. ajanensis* на основе использования BLF описана начиная с 1840 г., когда число образцов в анализе было 10 и более, и до 2005 г., так как последние 10 лет не учитываются при использовании формулы нахождения %GC. В большинстве декад резкое увеличение прироста показывают от 6 до 20 % деревьев (рис. 3). Выявлены три периода, когда происходило массовое (не менее трети деревьев) увеличение радиального прироста: 1880–1889, 1920–1929 и 1960–1969 гг. За декаду 1880–1889 гг. увеличение радиального прироста наблюдается у 12 из 27 растений (44,4 %), декаду 1920–1929 гг. – у 13 из 35 растений (37,1 %). Наиболее массовое увеличение прироста (27 из 35 растений, 77,1 %) выявлено в декаду 1960–1969 гг.

Влияние периодов массового увеличения радиального прироста на ход развития виргинильных растений и молодых генеративных отражено на графике усреднённого предварительного роста по всем растениям (рис. 4).

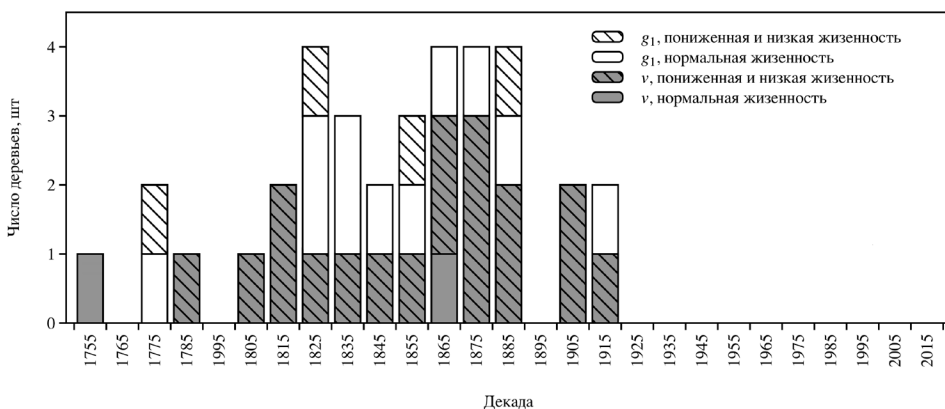


Рис. 1. Время достижения растениями *Picea ajanensis* высоты 1,3 м и их возрастное и жизненное состояние на момент исследования. v – виргинильное возрастное состояние; g₁ – молодое генеративное возрастное состояние

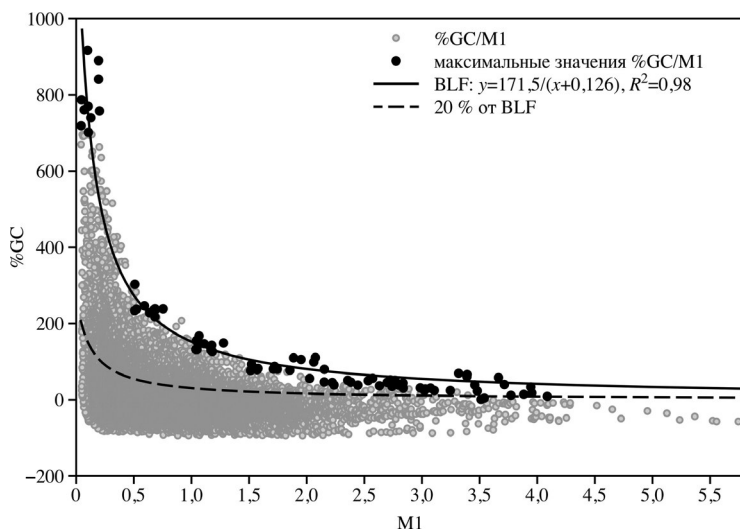


Рис. 2. Граничная функция (BLF) для *P. ajanensis*. M1 – предварительный рост, %GC – изменение прироста

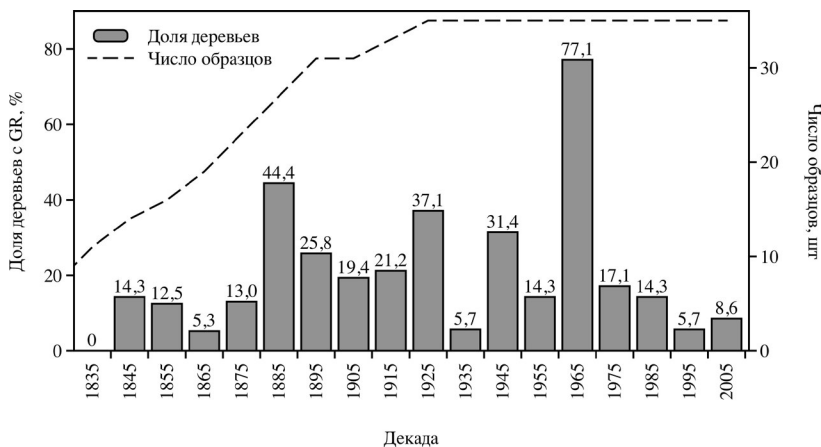


Рис. 3. Распределение по декадам доли деревьев *P. ajanensis*, для которых выявлено резкое увеличение радиального прироста (GR). Значение над столбцом – доля деревьев, показавших GR в декаду

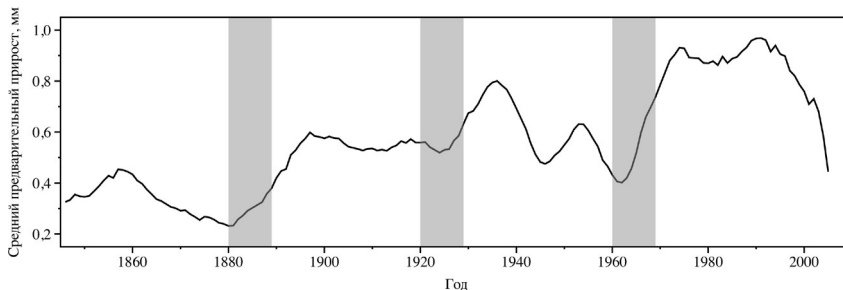


Рис. 4. Усреднённый предварительный рост виргинильных и молодых генеративных растений *P. ajanensis*. Серым цветом выделены периоды массового увеличения радиального прироста: 1880–1889, 1920–1929, 1960–1969 гг.

Отчётливо выделяются три периода ускорения среднего прироста деревьев. До декады 1880–1889 гг. прирост деревьев составляет приблизительно 0,25–0,45 мм. После ускорения прироста в декаду 1880–1889 гг. средний прирост увеличился до 0,5–0,6 мм и не снижался до начального уровня. Нарушения 1920–1929 гг. привели к ещё большему увеличению радиального прироста (до 0,8 мм), но затем он быстро пошёл на спад. Значительные нарушения 1960–1969 гг. отражаются на графике резким увеличением прироста растений (около 0,9 мм), сохранявшемся вплоть до последних двух декад. Затем последовало значительное снижение радиального прироста, что говорит о замедлении роста всех растений.

Восстановление моментов смены фаз в виргинильном возрастном состоянии. С использованием данных о приросте деревьев по диаметру ствола на высоте 1,3 м, а также связи между диаметром и высотой дерева (рис. 5) у каждого из пяти анализируемых растений выявлены переходы из одного виргинильного состояния в другое (начальное, промежуточное и завершающее) и в конечном итоге окончание прегенеративного периода и начало генеративного (рис. 6).

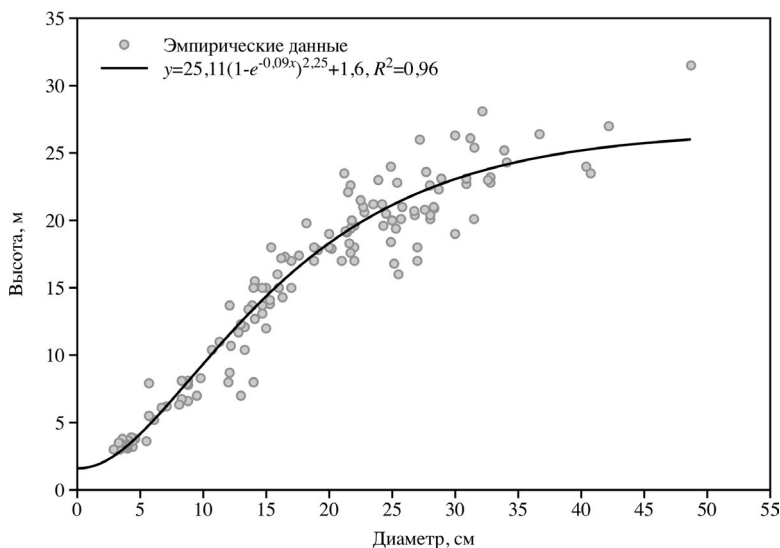


Рис. 5. Соотношение диаметра стволов на высоте 1,3 м и высоты деревьев *P. ajanensis*

Результаты показывают, что длительность нахождения растений в начальной фазе виргинильного возрастного состояния составляет от 10 (см. рис. 6, в) до 75 лет (см. рис. 6, а). Длительность средней фазы варьирует от 28 лет (см. рис. 6, а) до 106 лет (см. рис. 6, б). Завершающая фаза виргинильного состояния продлилась у образцов от 10 лет (см. рис. 6, д) до 40 лет (см. рис. 6, б). При этом весь период виргинильного возрастного состояния занял у растений от 73 до 176 лет.

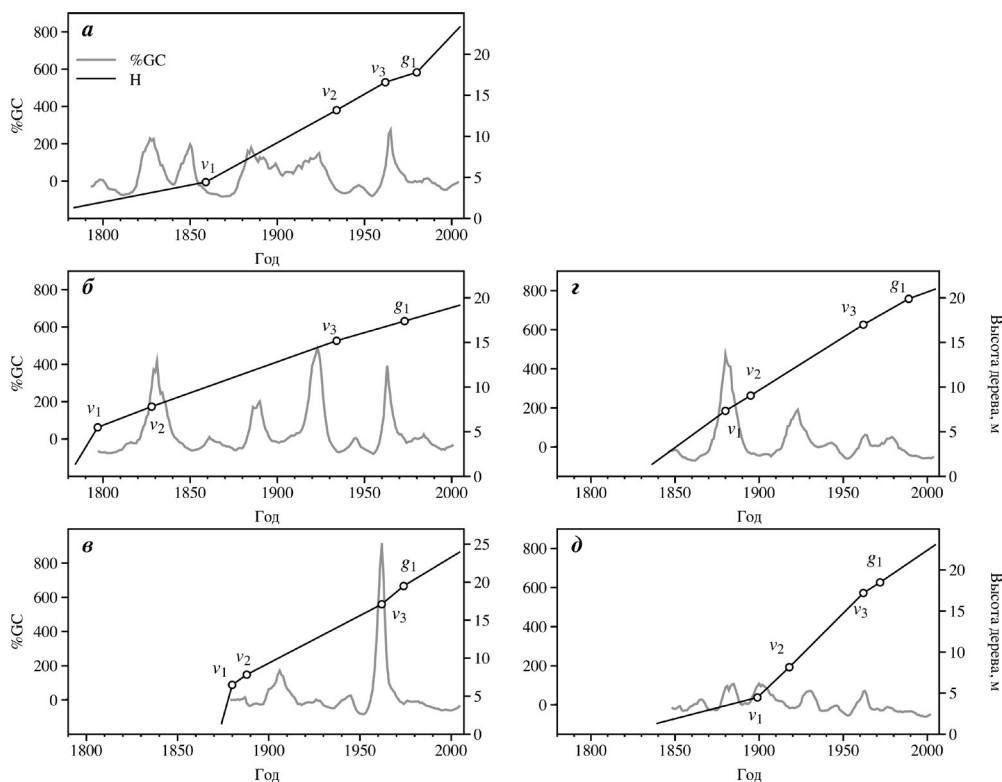


Рис. 6. Изменение высоты дерева *P. ajanensis* в течение виргинильного возрастного состояния. %GC – относительное изменение прироста, H – высота дерева. Точками обозначены моменты перехода в следующее возрастное состояние

Переход из одной фазы в другую до завершающей фазы виргинильного состояния происходил у растений в разное время, но в состоянии v_3 четыре из пяти растений перешли в момент массового увеличения прироста в декаду 1960–1969 гг. Растение с наибольшим возрастом на высоте 1,3 м (см. рис. 6, б) перешло в завершающую фазу виргинильного состояния в декаду 1930–1939 гг. Виргинильный период закончился у растений в момент периода увеличения прироста после декады 1960–1969 гг.

У всех растений выделяются многочисленные пики ускорения прироста, которые чередуются с периодами уменьшения прироста. Большая часть этих пиков находится в пределах 200 % изменения, только у одного дерева присутствует единичный пик более 800 % (см. рис. 6, в). Как было показано выше (см. рис. 4), при таких изменениях прирост в абсолютных значениях меняется в довольно узких пределах – от 0,25–0,45 мм до 0,9 мм. Поэтому рост деревьев по диаметру ствола и соответственно высоте в общем относительно равномерен и в большинстве случаев лишь незначительно отличается в разных возрастных состояниях.

Обсуждение

Значение минимального прироста (0,04 мм) свидетельствует о том, что растения *P. ajanensis* могут выживать в неблагоприятных условиях (в затенении). При этом высокое максимальное значение увеличения радиального прироста (до 917 %) указывает на то, что при улучшении условий (образовании окна в пологе древостоя) растения *P. ajanensis* могут резко реагировать на изменения, значительно увеличивая свой годовой прирост.

Первый период, когда многие деревья показали увеличение радиального прироста, приходится на декаду 1880–1889 гг. (см. рис. 3), причём их радиальный прирост уже не снижался до уровня, на котором он находился до этой декады (см. рис. 4). Такое массовое увеличение радиального прироста свидетельствует о значительных нарушениях полога древостоя и образовании большого числа окон, например, вследствие ветровалов [14; 18]. Следующие значительные нарушения (1910–1919 гг.) вновь привели к массовому увеличению радиального прироста деревьев (см. рис. 3), но в этом периоде он заметно снизился уже через две декады (см. рис. 4). Наиболее интенсивные нарушения на территории пробной площади произошли в декаду 1960–1969 гг. В этот период практически все деревья показали резкое изменение прироста (см. рис. 3, 4, 6). Радиальный прирост деревьев значительно увеличивался и оставался таким долгое время, вплоть до последних нескольких декад (см. рис. 4). Снижение прироста в последние декады, вероятно, свидетельствует о том, что растения достигли максимальных при данных условиях размеров и для дальнейшего развития им требуется образование новых окон. Если же улучшения условий не произойдет, то начнётся выпадение наиболее старых (по абсолютному возрасту) деревьев или тех, которые оказались в наиболее угнетённых условиях. Примером этого стали три дерева из исследованных нами, которые усохли в последние два года. Два из них на момент исследования находились в третьей фазе виргинильного возрастного состояния (251 и 273 года), третье – в молодом генеративном возрастном состоянии (246 лет). Соотношение числа особей в разных возрастных состояниях в древостое [22] демонстрирует, что деревьев в молодом генеративном состоянии значительно меньше по сравнению с виргинильными и средневозрастными генеративными. Средний прирост за последние десятилетия также показывает тенденцию к стабильному снижению (см. рис. 4). Всё это свидетельствует о длительности процесса выхода деревьев *P. ajanensis* в полог древостоя (для большинства из них с начала перехода в виргинильное возрастное состояние до его окончания прошло более 100 лет (см. рис. 6)), а отпад деревьев продолжается вплоть до конца виргинильного периода и далее в молодом генеративном возрастном состоянии.

Периоды увеличения радиального прироста чередуются с периодами замедления, поэтому отсутствует связь между текущим абсолютным возрастом дерева и его возрастным и жизненным состоянием. В частности, деревья, характеризующиеся в настоящее время нормальной и низкой жизненностью, могут иметь одинаковый абсолютный возраст (см. рис. 1). Анализ изменения высоты деревьев при прохождении ими разных онтогенетических

состояний (см. рис. 6), выявил, что, несмотря на наблюдаемые периоды ускорения прироста, рост в высоту относительно равномерен, а потому выделить периоды ускорения прироста по динамике высоты дерева оказывается весьма затруднительно.

В то же время существует заметная связь между происходящими нарушениями полога древостоя и переходом растений из одной фазы возрастного состояния в другую. На рис. 6 видно, что ко времени нарушений 1880–1889 гг. четыре дерева из пяти уже находились в первой фазе виргинильного возрастного состояния (см. рис. 6, *a–г*). Для них нарушения упомянутого периода способствовали переходу во вторую фазу виргинильного возрастного состояния. Нарушения 1920–1929 гг. способствовали переходу наиболее старого (по возрасту на высоте 1,3 м) дерева в завершающую фазу возрастного состояния (см. рис. 6, *б*), на другие же деревья они не оказали значительного влияния – создались условия для продолжения роста деревьев, но не для их перехода из одной фазы в другую. С другой стороны, наличие этих нарушений способствовало тому, что к декаде 1960–1969 гг. основная часть деревьев уже доросла до завершающей фазы возрастного состояния и нарушения 1960–1969 гг. привели к тому, что большая часть деревьев перешла в заключительную фазу виргинильного состояния, а затем – в молодое генеративное состояние.

Именно влияние таких интенсивных нарушений, которые происходили в 1960–1969 гг. (когда около 77 % деревьев показали резкое увеличение радиального прироста) способно формировать новые поколения *P. ajanensis*. Важным отличием таких поколений будет являться то, что деревья могут иметь существенно разный абсолютный возраст, но одинаковое возрастное состояние и выполнять сходные функции в древостое [3].

Согласно общепринятым представлениям, способность растений длительно переносить угнетение необходима для того, чтобы в дальнейшем значительно увеличить прирост и в течение относительно небольшого времени занять место в пологе древостоя. Исходя из полученных нами результатов, в случае *P. ajanensis* этот процесс выглядит несколько иначе. Несмотря на выявляющиеся увеличения прироста и длительные периоды угнетения (которые могут растягиваться на десятилетия), в целом рост деревьев в высоту и по диаметру ствола в виргинильном возрасте происходит непрерывно. При этом, если у *P. koraiensis* достижение молодого генеративного состояния означает благополучный исход ожидания и выход в полог, когда дерево уже практически гарантированно достигнет средневозрастного генеративного состояния [8], то у *P. ajanensis* деревья, перешедшие в молодое генеративное состояние, зачастую усыхают в течение нескольких лет, имея абсолютный возраст, превышающий возраст средне- и старовозрастных генеративных растений. Отсюда следует, что процесс изреживания у особей вида заканчивается не в виргинильном, а в молодом генеративном состоянии.

Заключение

В ходе исследований развития растений *P. ajanensis* в виргинильном возрастном состоянии установлено, что, несмотря на отчётливо выделяющиеся периоды ускорения и замедления, в целом рост деревьев по высоте и диаметру ствола относительно медленный и равномерный. Поскольку относительное ускорение и замедление прироста происходит неоднократно, корреляция между возрастным, жизненным состоянием и абсолютным возрастом особей отсутствует, т. е. деревья нормальной жизненности в настоящий момент могут иметь большой абсолютный возраст, а молодые растения могут временно иметь низкую жизненность. Происходящие интенсивные нарушения древостоя способствуют формированию поколений, которые имеют одинаковое возрастное состояние, но при этом значительно (более чем на 150 лет) отличаются по абсолютному возрасту. При этом деревья могут длительное время произрастать в условиях угнетения до наступления благоприятных условий, а процесс изреживания заканчивается не в виргинильном, а в молодом генеративном возрастном состоянии

Список литературы

1. Алексеев В. И. Возобновление ели на вырубках / В. И. Алексеев. – М. : Наука, 1978. – 130 с.
2. Влияние частичных распадов древостоев кедрово-широколиственных лесов на процесс естественного возобновления / О. Н. Ухваткина [и др.] // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. – 2011. – № 4(4). – С. 416–431.
3. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. – М. : Наука, 2004. – 479 с.
4. Кожевникова Н. К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна / Н. К. Кожевникова // Сиб. экол. журн. – 2009. – № 5. – С. 693–703.
5. Козин Е. К. Схема развития девственного пихтово-елового леса / Е. К. Козин // Лесное хоз-во. – 1981. – № 10. – С. 50–53.
6. Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего востока / Б. П. Колесников. – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 262 с.
7. Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня) / Т. А. Комарова. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – 224 с.
8. Комарова Т. А. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zuss.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня / Т. А. Комарова, О. Н. Ухваткина, А. Д. Трофимова // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. – 2010. – № 5. – С. 81–92.
9. Корякин Н. В. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России / Н. В. Корякин. – Хабаровск : ДальНИИЛХ, 2007. – 359 с.
10. Кудинов А. И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика / А. И. Кудинов. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – 369 с.
11. Манько Ю. И. Схема классификации лесов из ели аянской (методические рекомендации) / Ю. И. Манько. – Владивосток : Дальнаука, 1986. – 47 с.
12. Манько Ю. И. Ель аянская / Ю. И. Манько. – Л. : Наука, 1987. – 280 с.

13. Орехова Т. П. Семена дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение) / Т. П. Орехова. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – 161 с.
14. Режим естественных нарушений как фактор, определяющий формирование древостоя кедрово-широколиственного леса юга Российского Дальнего Востока / О. Н. Ухваткина [и др.] // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. – 2015. – № 4(8). – С. 441–458.
15. Смирнова О. В. Теоретические основы и система методов исследования гемибореальных лесов Приморья / О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2009. – 28 с.
16. Ухваткина О. Н. Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня / О. Н. Ухваткина, Т. А. Комарова, А. Д. Трофимова // Вестн. Моск. гос. ун-та леса. – 2010. – № 3. – С. 169–173.
17. Ухваткина О. Н. Структура подроста и естественное возобновление в смешанном хвойно-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня / О. Н. Ухваткина, А. М. Омелько // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. – 2011. – № 4(3). – С. 266–280.
18. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians / T. Zielonka [et al.] // J. of Vegetation Science. – 2010. – Vol. 21. – P. 31–42.
19. Black B. A. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria / B. A. Black, M. D. Abrams // Ecological Applications. – 2003. – Vol. 13. – P. 1733–1749.
20. Black B. A. Development and application of boundary-line release criteria / B. A. Black, M. D. Abrams // Dendrochronologia. – 2004. – Vol. 22. – P. 31–42.
21. Holmse R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement / R. L. Holmse // Tree-Ring Bull. – 1983. – Vol. 43. – P. 69–78.
22. Omelko A. M. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russian / A. M. Omelko, O. N. Ukhvatkina, A. A. Zhmerenetsky // Forest Ecology and Management. – 2016. – Vol. 360. – P. 221–234.

Virginal Plants Development of *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex carr. in Old-growth Korean Pine-broadleaf Forest in the Territory of the Southern Sikhote-Alin

T. Ya. Petrenko¹, O. N. Ukhvatkina², A. M. Omel'ko²,
A. A. Zhmerenetsky²

Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, Vladivostok
Far Eastern Federal University, Vladivostok

Abstract. In this paper, we describe development of *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex carr. plants during virginal stage, as one of the main edificators of Korean pine-broadleaf forests of the southern part of the Russian Far East. The study was conducted on the territory of the Verhneussurijsky Research Station of the Institute of Biology & Soil Science FEB RAS. The Station is located on the eastern macroslope of the southern part of the Sikhote-Alin mountain range. Using dendroecological approach, we have restored history of development of virginal *P. ajanensis* plants. We found the periods when there is an agreed (because of severe disturbances of the stand canopy) increase of the radial growth of most plants, in particular, taken place in decades of 1880–1889, 1920–1929 and

1960–1969. Such severe disturbances contribute to the formation of new generations in which plants have the same age stage, but differ in absolute age. We have identified the moments of transition from one phase in age stage to another. It is found that despite of the presence of acceleration and deceleration periods of growth, height and diameter growth rates are relatively evenly. Also thinning process does not stops with the transition of trees from virginal age stage and continue in the generative stage.

Keywords: Korean pine-broadleaved forests, *Picea ajanensis*, dendrochronology, dendroecology, ontogenetic stages, Sikhote-Alin.

Петренко Татьяна Яковлевна
студент

Дальневосточный федеральный
университет

690091, г. Владивосток, ул. Суханова, д. 8
тел.: 8(984)145–50–60

e-mail: ukhvatkina@gmail.com

Petrenko Tatiana Yakovlevna
Student

Far Eastern Federal University

8, Sukhanov st., Vladivostok, 690090

tel.: 8(984)145–50–60

e-mail: ukhvatkina@gmail.com

Ухваткина Ольга Николаевна
кандидат биологических наук,

старший научный сотрудник
Федеральный научный центр

биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН

690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет
Владивостоку, д. 159

тел.: 8(423)231–21–21

e-mail: ukhvatkina@gmail.com

Ukhvatkina Ol'ga Nikolaevna

Candidate of Sciences (Biology),

Senior Research Scientist

Federal Scientific Center of the East Asia

Terrestrial Biodiversity FEB RAS

159, 100 let Vladivostoku av., Vladivostok
690022

tel.: 8(423) 231–21–21

e-mail: ukhvatkina@gmail.com

Омелько Александр Михайлович

кандидат биологических наук,

заведующий сектором

Федеральный научный центр биоразно-
образия наземной биоты Восточной

Азии ДВО РАН

690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет

Владивостоку, д. 159

тел.: 8(423)231–21–21

e-mail : alexomelko@me.com

Omel'ko Aleksandr Mikhailovich

Candidate of Sciences (Biology),

Head of the Sector

Federal Scientific Center of the East Asia

Terrestrial Biodiversity FEB RAS

159, 100 let Vladivostoku Av., Vladivostok
690022

tel.: 8(423) 231–21–21

e-mail : alexomelko@me.com

Жмеренецкий Александр Александрович
ведущий инженер

Федеральный научный центр

биоразнообразия наземной биоты

Восточной Азии ДВО РАН

690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет

Владивостоку, д. 159

тел.: 8(423)231–21–21

e-mail: zmerenetsky@mail.ru

Zhmerenetsky Aleksandr Aleksandrovich
Leading Engineer

Federal Scientific Center of the East Asia

Terrestrial Biodiversity FEB RAS

159, 100 let Vladivostoku av., Vladivostok
690022

tel.: 8(423) 231–21–21

e-mail: zmerenetsky@mail.ru