

УДК 634.0.18

ДИНАМИКА СТРОЕНИЯ ДРЕВОСТОЕВ СМЕШАННЫХ ЛЕСОВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

© Н.А. Василенко

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Статья посвящена вопросу формирования и развития в процессе динамики различных ценоотических групп деревьев, отличающихся по диаметру. В ее основу положены материалы исследований на постоянных пробных площадях, заложенных в Сихотэ-Алинском заповеднике. Полученные данные показывают, что общей закономерностью процесса дифференциации деревьев по толщине можно считать тенденцию к самоусложнению ценоотической структуры во времени. В различных древесных ценозах разделение ценопопуляций доминантов и эдификаторов на дискретные группы по эколого-ценоотической мощности можно рассматривать как процесс самоорганизации фитоценоза в целом.

Ключевые слова: самоорганизация древостоев, ценоотическая организация лесной растительности.

Структура древостоя в основном определяет всю ценоотическую структуру лесного фитоценоза. Строение древостоев влияет на интенсивность биогеоценоотических процессов, эффективность продуцирования и депонирования органического вещества, устойчивость и биосферные функции древесных ценозов (Лебков, 1989). Под строением древостоев понимается совокупное сочетание характера изменчивости таксационных показателей (параметров), распределение деревьев по значениям этих показателей (параметров) и соотношение этих показателей между собой в процессе динамики лесного сообщества. Наиболее часто этот термин отождествляется с распределением особей древесных видов по диаметру. Ряды распределения деревьев по диаметру многосторонне характеризуют процессы их роста, дифференциации и отпада (Дыренков, 1974). Как известно, первые исследования по распределению деревьев в лесу по толщине осуществленные в 1890-1901 гг., послужили основой теории строения древостоев (Шустов, 1909, 1911; Веселовский, 1921; Тарашкевич, 1923а, б, 1924; Тюрин, 1923а, б, 1924, 1927, 1931, 1945, 1971). Исследования по данному вопросу, начатые еще в 19 в., не теряют значения и в настоящее время. Накоплен большой фонд отечественной и зарубежной литературы, отражающей теоретические и методические аспекты изучения строения древостоев и содержащей частные и обобщенные мо-

дели строения отдельных древостоев и их совокупностей по породам (с учетом происхождения, возрастных особенностей и т.п.) и природным регионам (Фалалеев, Данилин, 1962; Макаренко, 1982; Дыренков, 1984; Лебков, 1989; Рыжков, 2000 и др.).

Дифференциация древостоев по диаметру деревьев - вопрос сложный из-за наличия целого комплекса факторов, влияющих на распределение числа деревьев в зависимости от толщины ствола. Среди этих факторов - условия местопрорастания, возраст, высота, породный состав, густота (полнота), хозяйственная деятельность человека в лесу, загрязнение окружающей среды, стихийные бедствия и др. (Розенберг, Манько, 1959; Никитин, 1966; Лебков, 1967; Мошкалев, Книзе и др., 1973; Макаренко, 1975; Калинин, 1978, и др.). Смешанные насаждения, также имеют свои особые закономерности роста, а, следовательно, и развития (Высоцкий, 1962).

Основное внимание исследователей было направлено на изучение факторов влияющих на процесс дифференциации древостоев, а также поиск математического описания распределения деревьев по диаметру. В итоге, математический анализ кривых распределения деревьев по размерам показал, что объективно в древостое в пределах фитоценоза формируются разные ценоотические классы: угнетенные, индетерминантные и господствующие деревья (Ипатов, 1967, 1968, 1969, 1970). Наличие в ценопопуляции разных дискретных ценоотических классов деревьев говорит о том, что процесс дифференциации древостоя также отражает общественные отношения деревьев (Кищенко, 1926; Третьяков, 1927; Ипатов 1967, 1968, 1969, 1971). Н.В. Третьяков (1927) пришел к выводу о том, что вся внутренняя гармоничная структура древостоя характеризуется рангами деревьев по толщине ствола.

Несмотря на разнообразие факторов, влияющих на образование ценоотических групп деревьев по толщине, а также на разнообразие строения древостоев по этому признаку, при анализе рядов распределения деревьев по толщине можно об-

наружить общие закономерности в формировании и существовании данных функциональных образований во внутренней структуре древостоев. Эти сходные тенденции обусловлены взаимовлиянием в конкретный промежуток времени таких структуроформирующих процессов леса, как физический рост деревьев, их отпад и интенсивность внедрения в полог молодых особей из подроста (Рыжков, 2000).

Цель данной работы: выявить закономерности формирования и развития различных ценологических групп деревьев, отличающихся по морфологическим показателям в процессе динамики, на примере кедрово-широколиственных и елово-пихтовых лесов Сихотэ-Алинского биосферного заповедника.

Объекты исследований

В качестве моделей для анализа динамики древостоев смешанных лесов взяты три постоянных пробных площади, расположенные на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника.

Постоянная пробная площадь з-2 (34–1968) размером 100х60м поделена на 60 постоянных квадратов 10х10м. Это мелкотравный-мертвопокровный кедрово-дубовый лес с липой и березой ребристой (лещинный и чубушниково-актинидиевый) (*Pinus koraiensis* + *Quercus mongolica*). Площадь расположена в средней части крутого склона невысокого гребня, разделяющего долины двух небольших ручьев правых притоков р. Серебрянки. Гребень тянется от реки до горы Поднебесная. Экспозиция юго-восточная, крутизна 30–35°, высота 350м н.у.м. Тип почв бурый иллювиально-гумусовый, часто оподзоленный. Древостой на ПП з-2 двухъярусный: 1-й ярус высотой 21–24 м состоит из кедра и дуба и имеет сомкнутость крон 40–50%, 2-й ярус высотой 10–17м состоит из кедра с примесью дуба и имеет сомкнутость полога около 30–40%. Преобладающий возраст дуба около 200 лет, а кедра около 150 лет. В местах вывала деревьев наблюдается весьма обильное возобновление кедра и менее обильное – ели аянской (*Picea ajanensis*) и дуба. Кустарниковый ярус не развит, но в незначительном количестве здесь присутствуют многие виды кустарников, характерных для хвойно-широколиственных лесов данного региона: *Berberis amurensis*, *Corylus mandshurica*, *Euonimus pauciflora*, *Lespedeza bicolor*, *Ribes pallidiflora*, *Rubus sachalinensis*, *Sambucus racemosa*, *Schisandra chinensis*, *Philadelphus tenuifolius*. Травяной покров

очень разреженный с общим проективным покрытием около 10–15%, но местами травяной покров развит значительно лучше, здесь его проективное покрытие может достигать 30–35%. Здесь встречаются: *Angelica maximowiczii*, *Carex callitrica*, *Carex reventa*, *Chelidonium asiaticum*, *Circaea alpine*, *Convallaria keiskei*, *Corydalis pallada*, *Iris uniflora*, *Majanthemum dilatatum*, *Pseudostellaria sylvatica*, *Pyrola renifolia*, *Thalictrum tuberiferum*, *Trientalis europaea*. Довольно постоянными компонентами данного сообщества являются папоротники: *Athyrium sinense*, *Diplasium sibiricum*, *Pseudocystopteris spinulosa*, *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris crassirhizoma*, хотя обилие и проективное покрытие их незначительно. Мхи и лишайники растут только на стволах деревьев и на валежинах. На почве они практически отсутствуют.

Мощный слой подстилки из хвои кедра и листьев дуба весьма равномерно покрывает всю площадь. В подстилке по массе хвоя преобладает над листьями. В лесу довольно много валежа. Субстрат каменисто-щебнистый, почвенный слой маломощный.

Пробная площадь з-4 (2а–1953) размером 50х50м. расположена в нижней части склона северо-западной экспозиции, крутизна склона 20–25°, абсолютная высота 350м н.у.м. Почва подзолистая, на элювии липаритов. Растительность данной площади можно охарактеризовать как кедрово-пихтовый с елью и дубом мелкотравный лес. По всей видимости, это коренной тип леса, давно не проходившийся пожарами. Древостой трехъярусный. Первый ярус высотой 18–25м имеет сомкнутость крон 0,6 и состав 7К 2Е 1Д, второй ярус высотой 10–17м и сомкнутостью крон около 0,3 имеет состав 5К 2Е 3П + Бр, третий ярус высотой 4–9м имеет сомкнутость 0,2–0,3 и состоит из пихты белокорой (*Abies nephrolepis*), ели и кедра.

В отличие от пп з-2 на пп з-4 роль дуба в древостое значительно меньше, чем роль кедра. Кроме того, на этой площади очень активны пихта белокорая и ель аянская, которые здесь интенсивно возобновляются и образуют хорошо развитый нижний ярус древостоя. Кустарниковый ярус и напочвенный покров, как и на пп з-2, здесь развиты плохо. Набор видов кустарников, лиан, папоротников и травянистых здесь практически такой же, как на пп з-2. Мхи и лишайники растут только на стволах и старых валежинах.

Постоянная пробная площадь Ф-1 (1–1984) расположена в средней части склона северо-восточной экспозиции хр. Дальнего, крутизна склона 35–40°, высота над ур. моря

около 650 м. Пихтово-кедровый с примесью березы ребристой (*Betula costata*) и шерстистой (*Betula lanata*) мохово-мертвопокровный мелкотравно-папоротниковый лес. Почва - хорошо дренированный слабо оподзоленный бурозем иллювиально-гумусовый, подстилаемый суглинисто-щебнистым элюводелювием темно-серых элювролитов. Первый ярус не выражен, образован отдельными стволами кедра корейского и березы каменной с общей сомкнутостью около 0,1. Второй ярус имеет сомкнутость 0,7–0,8 состоит из пихты белокорой, березы каменной и липы Таке (*Tilia taquetii*). Самый нижний ярус сложен пихтой с примесью клена желтого (*Acer ukurunduense*), тиса остроконечного (*Taxus cuspidata*) и рододендрона Фори (*Rhododendron fauriei*). Кустарниковый ярус с общей сомкнутостью 0–0,3 в основном состоит из рододендрона Фори с примесью рододендрона остроконечного и лещины маньчжурской. Из внеярусной растительности встречается актинидия коломикта. Травяной покров развит слабо, общее проективное покрытие менее 10%. В него входят: гимнокарпиум древовидный (*Gymnocarpium dryopteris*), ложнопузырник игольчатый, майник двулистный, клинтонаия удская (*Clintonia udensis*) и др. На данной площади рододендрон Фори имеет высоту до 5 м и входит в третий ярус древостоя. Расположение особей по площади неравномерное обилие увеличивается в нижней части площади. Максимальный диаметр особей достигает 11–13 см.

Методика исследований

Исследования на постоянных пробных площадях являются одним из методов мониторинга изменений растительных сообществ в связи с их возрастом, влиянием природных и антропогенных факторов. Используемые в работе постоянные пробные площади были заложены в разные годы Ю.И. Манько, В.А. Розенбергом и И.А. Флягиной. При закладке, а также при ревизии постоянных пробных площадей были использованы геоботанические и общепринятые лесоводственные методики (Сукачев, 1931; Раменский, 1938; Ваганов, Плешиков, 1998; Галанин, Беликович, 1988; Галанин, Василенко, Кузьмин, 1999). На этих площадях неоднократно производился пересчет древостоя, выявлялось видовое разнообразие, на некоторых картировались микрогруппировки напочвенного покрова и подрост.

Как правило, при изучении дифференциации древостоя обращают внимание либо на жизненное состояние дерева, которое определяется

по комплексу признаков (Бебия, 2000), либо на диаметр, отражающий степень адекватности внешних условий требованиям растения. Нижний предел диаметра определяется самим исследователем в зависимости от поставленных задач, в нашей работе мы учитывали деревья с диаметром ствола более 5 см (в том числе и сухостоя).

Для каждой пробной площади составляется матрица - пересчетная ведомость древостоя, где каждому дереву присваивается определенный номер, и в отдельных столбцах, соответствующих годам переописания, указывается диаметр ствола на высоте 1,3 м. В специальных столбцах в этой матрице указываются видовая принадлежность дерева и жизненное состояние. Такая пересчетная ведомость вместе с планом распределения деревьев по площади позволяет в процессе мониторинга отслеживать ход прироста в толщину каждой особи, всей ценопопуляции вида, а также каждой ступени толщины каждого вида. Благодаря наличию таких первичных данных, можно проследить образование и развитие во времени ценологических групп деревьев по толщине в течение нескольких десятилетий, в отдельных случаях начиная с 1953 г.

Результаты были оформлены в виде традиционных частотных распределений деревьев разных видов в зависимости от их толщины, принятые в лесоведении (Загреев, Вагин, 1975). Кривые частотных распределений деревьев по диаметру показывают степень ценологической неоднородности данного древостоя. Для изучения процесса дифференциации деревьев по диаметру применяют еще метод исследования кривых распределения при постоянном числе классов (Макаренко, 1970; Макаренко, 1982; Рыжков, 2000). Но в нашем случае необходимо проследить процесс образования дискретных групп деревьев, а также закономерности перехода деревьев из одной группы в другую, для этого больше подходит разделение древостоя на традиционные 4-х сантиметровые ступени толщины. Достоверность деформаций кривых (их отклонение от модельной кривой, рассчитанной как полином шестой степени) проверялась с помощью доверительного интервала (рис. 1). Если такие деформации частотных кривых статистически достоверны, то это говорит о том, что пополнение древостоя из подроста и возобновление древостоя в данном сообществе происходит порциями, т.е. дискретно. Вторая причина достоверных деформаций частотных кривых бывает связана с очень жесткой конкуренцией между деревьями разных ярусов (Галанин, 1989).

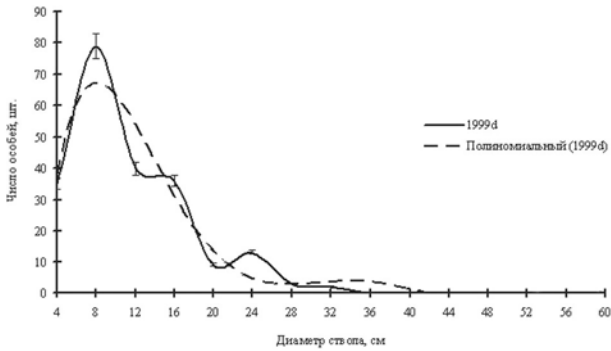


Рис. 1. Проверка достоверности деформаций кривых распределения деревьев по диаметру с помощью доверительных интервалов, при сравнении наблюдаемой кривой распределения с теоретической полиномиальной кривой.

Результаты и обсуждение

Структурная организация древостоя, безусловно, является одним из элементов устойчивого состояния экосистемы. На данном этапе развития лесоведения, геоботаники и биогеоценологии учитывают принцип биологического разнообразия, в том числе и структурного или ценотического (Работнов, 1992; Галанин и др., 2000; Вайс, 2006; Василенко, 2008 и др.). Самыми оптимальными с точки зрения устойчивости являются многовидовые сообщества. Будучи выведены из состояния равновесия, они быстрее перестраивают свою биогеохимическую работу и возвращаются в состояние, близкое к исходному, либо полностью меняют свою структуру для достижения нового равновесного состояния. Такие многокомпонентные системы отличаются не только таксономическим, но и ценотическим разнообразием, что выражается в наличие большого числа структурных элементов. Например, многокомпонентность лесных сообществ проявляется не только в совместном произрастании нескольких видов, но и в наличие целого комплекса ценоэлементов, одним из которых можно считать образование различных ценотических групп деревьев по толщине. Чем ярче выражены такие структурные элементы, тем в более равновесном состоянии находится система. Если принять во внимание тот факт, что каждый из этих элементов выполняет свою роль в биогеохимической работе сообщества, можно говорить о более высокой ее организованности и эффективности за счет выполнения каждой группой деревьев своей функции в общей работе системы (Барнацкий, 1968; Плотников, 1974; Костенчук, 1985; Галанин и др., 2000). В этом случае увеличивается биораз-

нообразии сообщества, а каждая группа деревьев «уходит» в свою экологическую нишу (Галанин и др., 2002; Галанин, 2003; Галанин, Беликович, 2004). Существование различных элементов во внутренней структуре и определенного набора состояний, является мерой упорядоченности в растительном покрове и носит сложный многоуровневый характер.

Любые нарушения, вызванные внешними факторами или изменениями внутренней среды, приводят к закономерной динамике структуры сообщества. Именно в процессе динамики идет выработка упорядоченности в структуре сообществ, и выявляются закономерности его самоорганизации. При изучении динамики лесных сообществ, важным вопросом является выяснение закономерностей образования разных ценотических групп деревьев. В литературе можно встретить некоторые сведения о закономерностях динамики рядов распределения деревьев в различных древостоях (Макаренко, 1967, 1975; Моисеев, 1971; Дыренков, 1973а; Свалов Н., Свалов С., 1973; Лебков, 1973; Мошкалева, 1974; Ястребов, 1989). А.Б. Ястребовым (1989) предложена схема хода дифференциации древостоя, она носит обобщенный характер и может быть использована при моделировании этого процесса, именно она была принята нами за основу.

В данной работе приводятся результаты анализа динамики процесса дифференциации деревьев по толщине для трех участков смешанных лесных фитоценозов. Может показаться недостаточным такой набор данных, однако, многие исследования этого вопроса показывают, что основные закономерности процесса дифференциации деревьев по ценотическим классам носят общий характер (Ипатов, 1968; 1969; Ястребов, 1989; Галанин и др., 2000; Галанин, Беликович, 2004; Василенко, 2008 и др.). Этот процесс характерен для лесных систем в целом.

Общей закономерностью процесса дифференциации деревьев по толщине можно считать тенденцию к самоусложнению ценотической структуры во времени. Усложнением будет являться образование в изначально однородном древостое нескольких групп деревьев, различающихся по толщине. Формирование разных ценотических совокупностей в древостое нельзя объяснить только разновозрастностью, например, в работах В.С. Ипатова и А.Б. Ястребова использованы данные одновозрастных древостоев (Ипатов, 1968; Ястребов, 1989). Этот процесс может проходить по разному, например, по пути

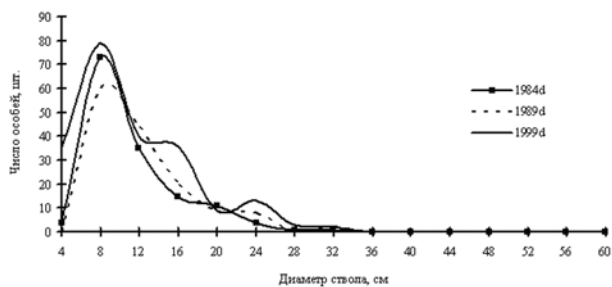


Рис. 2. Кривые распределения пихты белокорой по диаметру в пихтово-кедровом мохово-мертвопокровном мелкотравно-папоротниковом лесу (пп Ф-1).

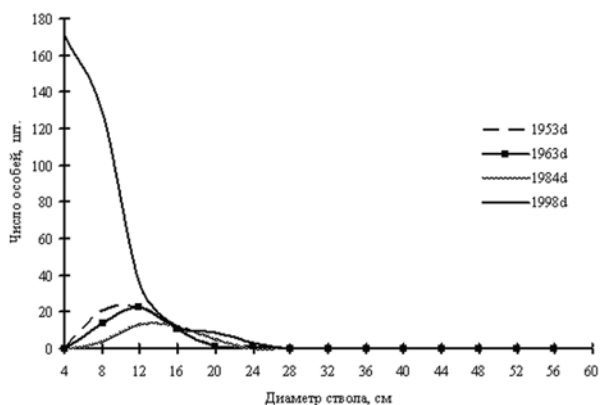


Рис. 3. Кривые распределения пихты белокорой по диаметру в кедрово-пихтовом с елью и дубом мелкотравном лесу (пп 3-4).

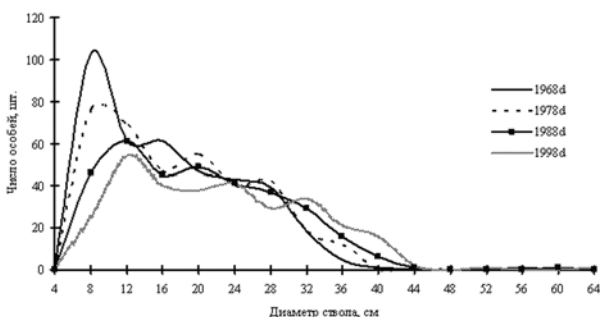


Рис. 4. Кривые распределения кедра корейского по диаметру в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-2).

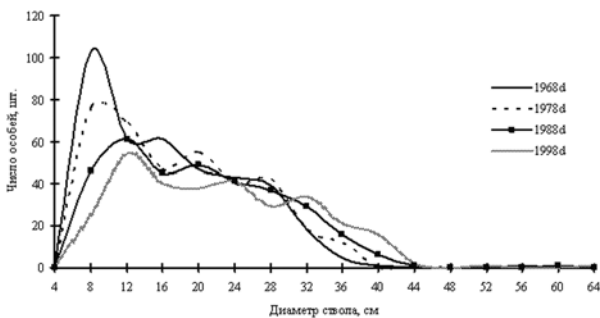


Рис. 5. Кривые распределения дуба монгольского по диаметру в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-2).

постепенного усложнения внутренней структуры древостоя. При таком ходе дифференциации деревьев по толщине, пополнение тонкомером группы угнетенных деревьев происходит постепенно. Примером такого хода дифференциации может послужить ценопопуляция пихты белокорой в пихтово-кедровом лесу (пп Ф-1), где на протяжении 15 лет шло постепенное формирование трех дискретных групп деревьев по толщине (рис. 2.). В данном случае процесс образования таких структурных элементов в ценопопуляции пихты сопровождался постепенным увеличением численности тонкомерной части древостоя. В основном такая картина характерна для ценопопуляций в состоянии динамического равновесия. Иногда можно наблюдать и другую картину этого процесса, когда рост числа элементов происходит резко, как, например, в ценопопуляции того же вида в кедрово-пихтовом лесу (пп 3-4). Здесь, на протяжении 30 лет, данная ценопопуляция была представлена небольшим количеством особей, но с момента последней ревизии произошел резкий скачок численности тонкомерной части этой ценопопуляции, в результате чего образовалось две ценотических группы деревьев (рис. 3). Такой сценарий образования групп может происходить по разным причинам – это либо естественный распад основного яруса древостоя, либо воздействие антропогенных факторов. В таком состоянии система становится открытой и дает шанс другим видам занять лидирующее положение. Однако не все виды, входящие в состав древостоя, имеют шансы занять лидирующее положение в такой ситуации (Сукачев, 1950; Галанин, 1989).

Как известно, поступление из подроста новых особей деревьев очень важно, для будущего ценопопуляции того или иного вида в данном сообществе. Без присоединения к ценотической системе новых элементов (в данном случае это особи подроста, пополняющие в процессе динамики группу тонких деревьев) ценопопуляция теряет ведущую позицию, а древостой меняет своего лидера, что опять таки проявляется в способности вида постоянно поддерживать набор структурных элементов в виде трех ценотических совокупностей деревьев (рис. 4.). Если не происходит пополнения группы угнетенных, то количество деревьев в данном классе будет сокращаться, в итоге часть выживших угнетенных особей перейдет в класс индетерминантных и господствующих, при этом неоднородность в строении древостоя по толщине сохранится. Такой ход этого процесса во времени можно проследить

на примере ценопопуляции дуба монгольского в кедрово-пихтовом лесу (пп 3-2). Ценопопуляция дуба на момент первого описания имела сложное неоднородное строение по диаметру (рис. 5). За время наблюдений эта ценопопуляция постоянно сокращала свою численность, но при этом оставалась сложно дифференцированной. Хотя дуб монгольский можно отнести к коренным породам деревьев, способным произрастать в устойчивых древесных ценозах без пополнения тонкомерной части древостоя, ценопопуляции этого вида постепенно могут терять лидирующую позицию, что приводит к потере устойчивости и разрушению структуры.

Общая картина распределения особей в древостоях, образованных несколькими видами деревьев, может резко отличаться от распределения отдельных ее частей. Одной из общих тенденций в строении некоторых древостоев, состоящих из нескольких видов, является образование отдельными породами разных ценологических классов (рис. 6.). Особенно это характерно для сообществ состоящих из большого набора видов, часто в распределении особей по классам толщины, модальные значения для ценологических групп могут не совпадать. Такое несовпадение некоторые исследователи данного процесса связывают с наличием своеобразного «эколого-ценотического маятника», возникающего в связи с несовпадением во времени и цикличностью активизации возобновления разных пород деревьев в фитоценозе, а также за счет конкурентного исключения и расхождения особей по ярусам (Галанина, Беликович, 2004). Эту закономерность, по-видимому, можно также связать с тем, что для разных видов в тот или иной год верхние и нижние пределы потребления могут различаться, в зависимости от благоприятности условий окружающей среды. Также, рассматривая общую картину распределения деревьев по классам толщины необходимо учитывать, что процесс формирования ценологических групп деревьев происходит на уровне ценоячеек и отнесение к той или иной группе будет зависеть от роли конкретного дерева в ценоячейке. Поэтому деревья одинаковых размеров в зависимости от окружения могут оказаться и господствующими, и угнетенными (Ипатов, Кирикова, 1999). Поэтому, при изучении процесса формирования разных ценологических совокупностей необходимо учитывать характер размещения особей разных ценологических классов (Василенко, 2008).

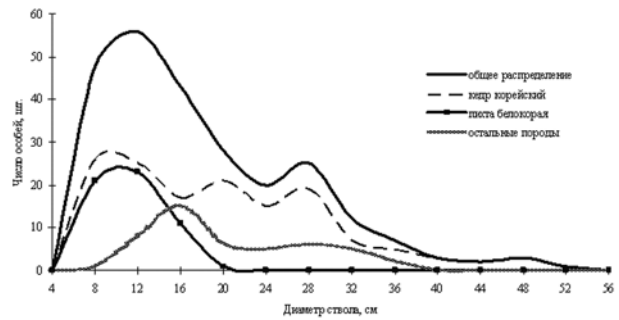


Рис. 6. Кривые распределения всего древостоя кедрово-дубового леса (пп 3-4) и отдельных пород деревьев, входящих в его состав, по диаметру в 1953 г.

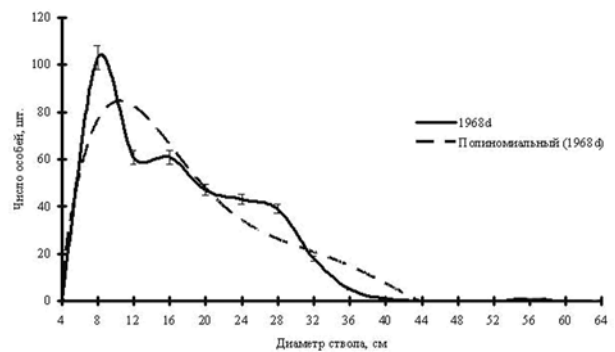


Рис. 7. Проверка достоверности деформаций кривых распределения кедра корейского по диаметру в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-2) в 1968г.

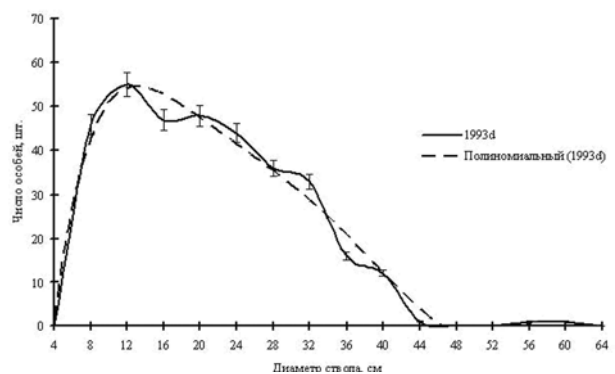


Рис. 8. Проверка достоверности деформаций кривых распределения кедра корейского по диаметру в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-2) в 1993 г.

В свое время В.С. Ипатов и А.Б. Ястребов обращали особое внимание на доказательство статистической достоверности выявленных ими деформаций кривых распределения деревьев по толщине (Ипатов, 1968; Ястребов, 1989). Мы в свою очередь считаем, что доказательством достоверности может служить не только статистические критерии достоверности. Проверка достоверности выявленных групп деревьев с помощью доверительных интервалов показала, что выявленные деформации на кривых распределения особей по диаметру не всегда оказываются статистически достоверными (рис. 7–8), тоже самое указано и в работах приведенных выше авторов. Наличие статистически недостоверных деформаций в этих случаях можно связать с тем, что процесс дифференциации, идет непрерывно, и особи постоянно переходят из одного класса толщины в другой, либо отмирают. Основным доказательством достоверности может служить тот факт, что выявленные группы особей по ценотической мощности не исчезают со временем, а сохраняются и являются естественными структурными образованиями.

Заключение

Таким образом, общей закономерностью процесса дифференциации деревьев по толщине в устойчивой лесной экосистеме можно считать тенденцию к сохранению и самоусложнению ценотической структуры во времени. Для того, чтобы определенный вид мог занимать устойчивое положение в древостое, он должен не только выработать определенную устойчивую структуру в виде разных ценотических групп деревьев, но и постоянно пополнять их, а это может происходить только за счет поступления новых элементов из подроста. В ходе динамики древостоя группы особей по толщине не исчезают, происходит лишь перестройка их в связи с переходом деревьев из одной ценотической группы в другую. Деревья переходят из группы в группу, а группы сохраняются, следовательно, они имманентны относительно процесса роста деревьев и характеризуют древостой как систему.

Л и т е р а т у р а

Барнацкий В.Е. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу // Лесное хозяйство. – 1968. – №6. – С. 12–14.

Бабия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. – 2000. – №4. – С. 35–43.

Ваганов Е.А., Плешиков Ф.И. Система мониторинга лесов как основа их рационального использования и устойчивого развития // Сиб. экол. журн. – 1998. – Т.5. № 1. – С.3–8.

Вайс А.А. Структурная организация древостоя // Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика: Матер. междунар. конф. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 35–37.

Василенко Н.А. Самоорганизация древесных ценозов. – Дальнаука, 2008. – 171 с.

Веселовский В.П. О произрастании сосны, разведенной на придонских песках. Новочеркасск, 1921. (Отдельный оттиск из «Известий Донского с-х ин-та», 1918–1921 гг.) – Т.1. – 160 с.

Галанин А.В., Беликович А.В. Эколого-флористическая структура растительного покрова Сохондинского заповедника // Структурная организация компонентов биогеосистем (сравнительный и количественный анализ). – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 79–102.

Галанин А.В. Ценотическая организация растительного покрова. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – 164 с.

Галанин А.В., Н.А. Василенко, А.А. Кузьмин. Эколого-ценотическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов восточного макросклона Сихотэ-Алинского заповедника: оценка и анализ // Биологические исследования на Горно-таежной станции. – Владивосток: ДВО РАН, 1999. – С. 20–24.

Галанин А.В., Беликович А.В., Богачева А.В., Василенко Н.А., Галанин Д.А., Галанина И.А., Гамбарян С.К., Громыко Л.Т., Громыко М.Н., Ишикава Ю., Крестов П.В., Кузнецов В.Н., Скирина И.Ф., Смирнова Е.А., Флягина И.А., Черданцева В.Я. Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. – Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. – 373 с.

Галанин А.В., Беликович А.В. Изменения в растительном покрове Сохондинского заповедника по результатам ревизии геоботанических пробных площадей (1983–2001). Растительный и животный мир Сохондинского биосферного

заповедника. — Чита-Владивосток: БПИ ДВО РАН, БСИ ДВО РАН, СГБЗ, 2002. — С. 14—33.

Галанин А.В. Мониторинг растительного покрова: состояние, проблемы, основные понятия, элементы теории и некоторые результаты // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. — Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. — С. 5—15.

Галанин А.В., Беликович А.В. Постоянные геоботанические пробные площади Сохондинского биосферного заповедника. — Чита: Поиск, 2004. — 228 с.

Дыренков С.А. Некоторые свойства и возрастная динамика рядов распределения числа стволов по ступеням толщины // Вопросы лесостроительства, таксации и экономики лесного хозяйства. — Л., 1973. — С. 114—128.

Дыренков С.А. Модель и метод прогноза изменений с возрастом структуры древостоев элементов леса // Количественные методы анализа растительности. — Уфа, 1974. — С. 194—197.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. — Л.: Наука, 1984. — 174 с.

Загреев В.В., Вагин А.В. Основы лесной таксации. Учебник для сельск. проф.-техн. училищ. — М.: «Высш. Школа», 1975. — С. 123—127.

Ипатов В.С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Вестник ЛГУ. Биология. 1967. — Вып. 3. — № 15. — С. 97—106.

Ипатов В.С. Дифференциация древостоя I // Вестн. ЛГУ. Биология. 1968. — №21. — С. 59—68.

Ипатов В.С. Дифференциация древостоя II // Вестн. ЛГУ. Биология. 1969, — Вып. 3. — С. 43—54.

Ипатов В.С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. — Т. 55. — №2. — С. 184—195.

Ипатов В.С. Исследование структуры растительных сообществ. Авторефер. дис. ... д-ра биол. наук. — Тарту, 1971. — 55 с.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. — СПб.: Изд-во С-Петербург. унта, 1999. — 316 с.

Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. — Львов: Вища школа, 1978. — 207 с.

Кищенко И.А. Опыт применения статистического метода к изучению строения древесно-растительных сообществ // Лесоведение и лесоводство. 1926. — Вып. 2. — С. 148—162.

Костенчук Н.А. К вопросу оптимизации структуры древостоя при выращивании леса с учетом конкуренции деревьев // Лесной журн. 1985. — №2. — С. 22—26.

Лебков В.Ф. Принципы и методы изучения строения и динамики древостоев // Совершенствование методов таксации и устройства лесов Сибири. — М.: Наука, 1967. — С. 5—27.

Лебков В.Ф. Теория строения древостоев и ее роль в оценке продуктивности лесов // Вопросы лесоведения. — Т. 2. Красноярск, 1973. — С. 12—23.

Лебков В.Ф. Типы строения древостоев // Лесоведение. 1989. — №4. — С. 12—20.

Макаренко А.А. Некоторые закономерности строения молодняков и загущенных сосновых древостоев Казахского мелкосопочника // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. — Красноярск, 1967. — С. 53—62.

Макаренко А.А. К методике изучения строения древостоев // Лесообразовательные процессы на Урале. — Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1970. — Вып. 67. — С. 242—251.

Макаренко А.А. О свойствах рядов распределения деревьев в древостоях // Лесоведение. 1975. — №6. — С. 42—49.

Макаренко А.А. Строение древостоев. — Алма-Ата: Кайнар, 1982. — 68 с.

Моисеев В.С. Таксация молодняков. — Л., 1971. — 128 с.

Мошкалева А.Г., Книзе А.А., Филиппов Г.В. и др. О факторах, влияющих на дифференциацию насаждения по ступеням толщины // Вопросы лесостроительства, таксации и экономики лесного хозяйства. — Л., 1973. — С. 129—135.

Мошкалева А.Г. Научные основы таксации товарной структуры древостоев. Авторефер. дис... докт. с.-х. наук. — Л., 1974. — 50 с.

Никитин К.Е. Лиственница на Украине. — Киев, 1966. — 331 с.

Плотников В.В. Морфология сообществ древесных растений // Вестн. АН СССР. 1974. — №8. — С. 59—64.

Работнов Т.А. К экспериментальному изучению фитоценотипического состава фитоценозов // Бюллетень МОИП. Отд. биол. — Т. 97. — Вып. 6, 1992. — С. 69—78.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 620 с.

Розенберг В.А., Манько Ю.И. Некоторые вопросы строения темнохвойных лесов Сихотэ-Алиня // Вопросы лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. — Красноярск, 1959. — С. 20—35.

Рыжков О.В. Особенности распределения деревьев по диаметру в заповедных лесах центральной лесостепи // Лесоведение. 2000. — №5. — С. 43–52.

Свалов Н.Н., Свалов С.Н. О динамике рядов распределения диаметров стволов в одновозрастных сосняках // Лесоведение. 1973. — №5. — С. 6–11.

Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов леса. — М.; Л.: гос. изд-во сельхоз. и колх. кооп. мет., 1931. — 328 с.

Сукачев В.Н. О некоторых основных вопросах фитоценологии // Проблемы ботаники. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 1. — С. 449–464.

Тарашкевич А.И. Способ быстрой оценки насаждений без наложения пробных площадей // Лесопромышленное дело. 1923а. — №9–10. — С. 23–26.

Тарашкевич А.И. К вопросу о таксации северных лесов, состоящих из деревьев различных поколений // Лесопромышленное дело. 1923б. — №1–16. — С. 18–21.

Тарашкевич А.И. Строение дубовых насаждений // Лесопромышленное дело. 1924. — №21–24. — С. 26–27.

Третьяков Н.В. Закон единства в строении насаждений. — М.: Новая деревня, 1927. — 113 с.

Тюрин А.В. Строение нормальных насаждений // Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо. 1923а. — №1. — С. 10–14.

Тюрин А.В. Строение нормальных насаждений // Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо. 1923б. — №2–3. — С. 27–28.

Тюрин А.В. Еще о строении насаждений // Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо. 1924. — №12. — С. 19–28.

Тюрин А.В. Строение одновозрастных насаждений // Записки Воронежского лесохозяйственного института. — Воронеж, 1927. — Вып. VIII. — С. 5–49.

Тюрин А.В. Нормальная производительность насаждений сосны, березы, осины и ели. — М.-Л., 1931. — 189 с.

Тюрин А.В. Таксация леса. — М.: Гослестехиздат, 1945. — 376 с.

Тюрин А.В. Закономерности в строении лесонасаждений и их использование в лесном хозяйстве // Сборник работ по лесному хозяйству ВНИИЛМ. — М., 1971. — Вып. 53. — С. 49–73.

Фалалеев Э.Н., Данилин М.А. Строение осиновых насаждений Сибири // Лесное хозяйство. 1962. — №10. — С. 5–9.

Шустов Б.А. К вопросу о ходе роста дубовых высокоствольников // Труды по лесному опытному делу в России. — СПб., 1909. — Вып. 17. — 179 с.

Шустов Б.А. Исследование количественного и качественного прироста дубовых насаждений // Труды по лесному опытному делу в России. — СПб., 1911. — Вып. 28. — 118 с.

Ястребов А.Б. О процессе дифференциации древостоя // Вестн. Ленингр. ун-та. — Сер. 3. 1989. — №3. — С. 45–53.

Dynamics of stand structure in mixed forests of the southern Far East

N.A.Vasilenko

Botanical Garden Institute FEB RAS, Vladivostok

Key words: self-organization, forest stand structure, Sikhote-Alin Biosphere Reserve.

The paper is devoted to the issue of various tree groups formation and development as well as features of spatial distribution of trees in plant communities. The article is based on original materials of long-term research on the constant sample plots located in Sikhote-Alin Biosphere Reserve, in various forest types. The received data show that the tendency to self-complication of coenotic structure in time can be considered as general law of the process of differentiation of trees by thickness. In various stands, division of coenotic population of dominants and edificators on discrete groups by diameter can be assumed as a process of self-organizing of plant community as a whole.

Ill. 8. Bibl. 60.