

СООБЩЕНИЯ

ВИДОВАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПОСЛЕПОЖАРНОЙ СУКЦЕССИИ

© 2024 г. Н. И. Ставрова^{1,*}, В. В. Горшков^{1,2}, П. Н. Катютин^{1,3},
А. Ю. Лянгузов³

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, литера У, Санкт-Петербург, 194021, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7-9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: NStavrova@binran.ru

Поступила в редакцию 13.08.2024 г.

Получена после доработки 25.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Проанализировано изменение видовой структуры древесного яруса северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесов и характера пространственного распределения основных лесообразующих видов — *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. в процессе послепожарной сукцессии (на примере сообществ с давностью пожара 80, 150 и 380 лет). Установлено, что лесообразующие виды изученных сообществ различаются по динамике участия в составе древостоя на протяжении сукцессии. В поздне-сукцессионном сообществе с давностью пожара 380 лет участие ели сибирской, сосны обыкновенной и березы пушистой в составе древесного яруса по сумме площадей сечений различается незначительно и составляет, соответственно, 30, 43 и 27%, т.е. на стадии субклимакса изученные сообщества являются по сути березово-сосново-еловыми. Пространственное распределение сосны обыкновенной и ели сибирской в первой половине сукцессии может являться как случайным, так и слабо агрегированным. В субклимаксовом сообществе пространственное распределение этих видов закономерно различается: сосна обыкновенная распределена случайно, ель сибирская имеет мелкогрупповое распределение. Распределение деревьев березы пушистой на протяжении сукцессии является в разной степени агрегированным.

Ключевые слова: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, сосново-еловые леса, древесный ярус, видовая структура, пространственная структура, послепожарная сукцессия, северная тайга, Кольский полуостров

DOI: 10.31857/S0006813624120015, EDN: NOJHYU

Проблемы структурной организации лесных сообществ и древесного яруса как их главного компонента сохраняют свою актуальность и находятся в центре внимания исследователей на протяжении многих десятилетий. Однако подробное изучение пространственной структуры древостоев (тем более ценопопуляций древесных растений) имеет менее продолжительную историю. Особый интерес к этим вопросам и методам их решения в России и за рубежом появился

в последние 30–40 лет (Grabarnik, Komarov, 1981; Penttinen et al., 1992; Goreaud et al., 1997; Stoyan, Penttinen, 2000; Grabarnik, 2010; Sekretenko, Grabarnik, 2015; Kutuyavin, Manov, 2022; Xin et al., 2022).

Изначальное предположение, отчасти подкрепляемое эмпирическими данными, состоит в том, что взаимное расположение древесных растений в пространстве отражает закономерности их конкурентных (или партнерских) взаимоотно-

шений, неоднородность условий ценотической среды, биологические и экологические особенности видов. В большинстве случаев анализируются особенности пространственного распределения особей разных размерных групп и разного ценотического статуса (Moeur, 1993; Grabarnik, 2010; Kolobov et al., 2015; Manov, Kutyavin, 2019, 2021), разного возраста, разных стадий онтогенеза (Ukhvatkina et al., 2017; Petrenko et al., 2017; Zhmerenetsky et al., 2018), разной видовой принадлежности (Wallenius et al., 2002; Zhang et al., 2022), в том числе в сообществах разной степени нарушенности (Zhang et al., 2022). Наименее исследованным представляется в настоящее время динамический аспект проблемы: характер изменения пространственной структуры древостоев разных лесообразующих видов во времени, по мере увеличения их среднего возраста (Ilchukov, 2003).

Целью настоящего исследования является анализ видовой структуры древесного яруса и пространственной структуры древостоев *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. в северотаежных сосново-еловых лесах разного сукцессионного статуса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории Кольского полуострова в бассейне р. Лива (67°49'–67°51' с. ш., 31°17'–31°22' в. д.) на трех постоянных пробных площадях (ППП), размером 0.2–0.5 га в сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесах, имеющих давность последнего пожара 80, 150 и 380 лет.

Исследованные лесные сообщества располагаются на ровных участках и пологих склонах, сложенных песчано-супесчаными моренными отложениями. Уровень грунтовых вод находится на глубине более 2 м. Почвы – подзолы иллювиально-гумусовые, имеющие профиль О–Е–ВН–(BF)–С, ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-многогумусовые, песчано-супесчаные, средне скелетные (Klassifikatsya..., 2004); по классификации WRB диагностируются как Albic Carbic Podzols (Arenic) (Mirovaya..., 2017).

Продолжительность беспожарного периода в сообществах с давностью пожара 80 и 150 лет устанавливалась по кернам, которые отбира-

лись у живых деревьев, имеющих пожарные повреждения стволов (не менее 5 особей) в радиусе 50–100 м от пробной площади. В сообществе с давностью пожара 380 лет продолжительность беспожарного периода была оценена на основе протяженности непрерывного возрастного ряда (с шагом 10 лет), составленного из особей всех видов древесного яруса (Stavrova et al., 2016). Непрерывность возрастного ряда свидетельствует об отсутствии промежуточных (в том числе низовых) пожаров, поскольку мелкий подрост хвойных при пожарах полностью погибает.

Древесный ярус в северотаежных сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесах сформирован *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. Характеристики древостоев изученных сообществ представлены в табл. 1. Основными доминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup; В мохово-лишайниковом ярусе доминируют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., участвуют виды рода *Dicranum* Hedw.

Для исследования пространственного размещения деревьев изученных видов территория каждой ППП была разбита на квадраты размером 5 × 5 м, в пределах которых были учтены все живые деревья *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, входящие в состав древесного яруса с определением координат каждого дерева. Оценка характера пространственной структуры древостоев лесообразующих видов выполнялась на основе двух методических подходов: 1) анализа распределения особей по фиксированным квадратам размером 5 × 5 м на основе аппроксимации отрицательным биномиальным распределением с диагностикой типов пространственной структуры по величине коэффициента p и индекса Одума; 2) анализа пространственных мозаик особей по методу Рипли с оценкой типа структуры и радиусов выявленных скоплений и областей разреживания (при их наличии).

При использовании аппроксимации эмпирических распределений отрицательным биномиальным распределением тип пространственной структуры устанавливался по величине коэффициента p отрицательного биномиального распределения, который имеет тесную связь ($r = -0.90$, $p < 0.001$) с параметром $N_{\max} - N_m$, где

Таблица 1. Характеристики древостоев на изученных пробных площадях**Table 1.** Forest stands characteristics on the examined sample plots

Пробная площадь Sample plot	Давность пожара, лет Time since last fire, years	Вид Species	Сумма площадей сечений, м ² · га ⁻¹ /% Basal area, m ² · ha ⁻¹ /%	Плотность, экз. га ⁻¹ /% Density, ind. ha ⁻¹ /%	Средние Average		
					возраст, лет age, years	диаметр на высоте 1.3 м, см DBH, cm	высота, м tree height, m
1	80	<i>Picea obovata</i>	1.9/9	160/6	58	12.3	0.7
		<i>Pinus sylvestris</i>	11.7/54	612/24	76	15.6	13.3
		<i>Betula pubescens</i>	7.5/37	1752/70	77	7.4	9.1
2	150	<i>Picea obovata</i>	4.6/23	332/39	125	13.3	13.3
		<i>Pinus sylvestris</i>	12.5/63	296/34	116	23.2	16.2
		<i>Betula pubescens</i>	2.8/14	236/27	Н.д.	12.2	10.7
3	380	<i>Picea obovata</i>	3.9/31	184/30	215	16.4	13.9
		<i>Pinus sylvestris</i>	5.4/42	76/13	306	30.1	16.8
		<i>Betula pubescens</i>	3.4/27	350/57	156	11.1	9.7

Примечание. Н.д. — нет данных.

Note. Н.д. — no data available.

N_{\max} — максимальное число особей на площадке, зарегистрированное в выборке; N_m — среднее число особей на площадке, т. е. с контрастностью пространственного распределения особей. На основе величины коэффициента p выделялось шесть типов пространственного распределения (Тумакова et al., 2015): случайное ($p \geq 0.70$), слабо агрегированное ($p = 0.50-0.69$), умеренно агрегированное ($p = 0.35-0.49$), выраженно агрегированное ($p = 0.20-0.34$), резко агрегированное ($p = 0.10-0.19$), очень резко агрегированное ($p < 0.10$). Кроме того, определялась доля пространства (в масштабе 25 м²), на которой особи подроста отсутствуют. Были приняты следующие градации: 1 — высокая доля занятого пространства (>65%), 2 — средняя доля занятого пространства (30–65%), 3 — низкая доля занятого пространства (10–30%), 4 — очень низкая доля занятого пространства (< 10%).

Пространственные мозаики были проанализированы с помощью функции $L(r)-r$, являющейся модификацией $K(r)$ функции Б. Рипли (Ripley, 1976). Функция отражает среднее число особей, находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной точки пространства. При использовании функции рассчитываются эмпирическая

кривая и кривая нуль-модели. Расположение эмпирической кривой функции Рипли или ее отдельных отрезков за пределами имитационных интервалов нуль-модели (обозначены на представленных в статье рисунках серым цветом) свидетельствует о статистически значимом отличии пространственного распределения особей от случайного распределения. Выход эмпирической кривой функции за пределы верхнего имитационного интервала означает наличие агрегаций радиусом r , за пределы нижнего имитационного интервала — наличие областей, имеющих радиус r , с разреженным расположением особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

***Picea obovata*.** В сообществе с давностью пожара 80 лет плотность деревьев ели сибирской является очень низкой — 0.4 экз/25 м² (160 экз/га) при варьировании от 0 до 2 экз. на площадке размером 25 м² (рис. 1а). Ель отличается наиболее низким участием в составе древесного яруса (6% по числу стволов и 9% по сумме площадей сечений). Доля занятой деревьями ели площади составляет 33%. Распределение особей ели по площадкам не аппроксимируется отрицательным

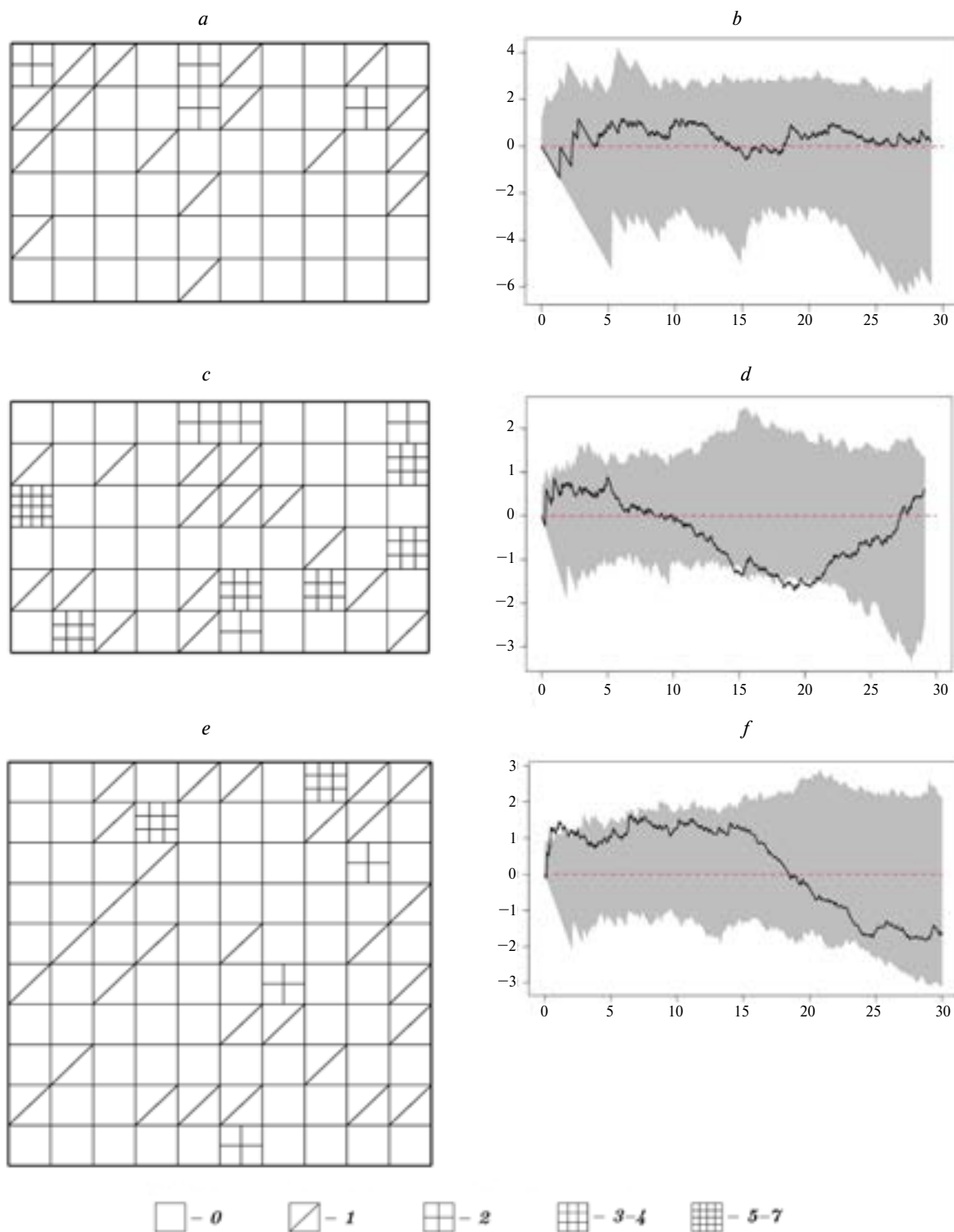


Рис. 1. Распределение деревьев *Picea obovata* (*a*, *c*, *e*) по квадратам размером 5×5 м и кривые функции $L(r) - r$ (*b*, *d*, *f*) в изученных сосново-еловых лесах с давностью пожара 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) и 380 (*e*, *f*) лет.

По оси абсцисс: радиус, м; по оси ординат: значение функции $L(r) - r$. Разной штриховкой обозначено число особей в квадратах.

Fig. 1. Distribution of *Picea obovata* trees (*a*, *c*, *e*) in 5×5 m squares, and curves of the $L(r) - r$ function (*b*, *d*, *f*) in the studied pine-spruce forests with a fire age of 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) and 380 (*e*, *f*) years.

X-axis: radius, m; Y-axis: value of the $L(r) - r$ function. The number of individuals in squares is indicated by different hatching.

биномиальным распределением ввиду крайне низкого диапазона величины рассматриваемого параметра. Согласно величине индекса Оду-ма расположение деревьев ели по площади имеет случайный характер (см. табл. 2). Эта оценка совпадает с результатом, который демонстрирует кривая функции Рипли (рис. 1b): на всей дистанции анализа она остается в пределах имитационного коридора.

Через 150 лет после пожара плотность елового древостоя достоверно увеличивается до 0.8 экз/25 м² (320 экз/га) (табл. 2), варьируя от 0 до 6 экз. на квадрат (рис. 1c). Доля занятого деревьями ели пространства возрастает до 42%.

Распределение деревьев ели по площади по принятой шкале величин коэффициента p отрицательного биномиального распределения является слабо агрегированным (см. табл. 2). Кривая функции Рипли диагностирует наличие зон разреживания особей на дистанциях 15 и 18–20 м (рис. 1d), на дистанциях менее 15 и более 20 м деревья распределены случайно.

В позднесукцессионном сосново-еловом сообществе с давностью пожара 380 лет плотность деревьев ели вновь снижается по сравнению со средней стадией сукцессии (до 0.4–0.5 экз/25 м², 160–200 экз/га) (см. табл. 2). Максимальное число деревьев в пределах учетной

Таблица 2. Характеристики пространственного распределения основных лесообразующих видов в древостоях сосново-еловых лесов с разной давностью последнего нарушения

Table 2. Characteristics of the spatial distribution of main forest-forming species in pine-spruce forest stands with different time since last disturbance

№ ПП № of PSP	Давность пожара, лет Time since last fire, years	Вид Species	$M \pm m$, экз/25 м ² ind/25 m ²	p	S^2/M	Доля занятого пространства, % Share of occupied space, %	Тип распределения Type of distribution
1	80	<i>Picea obovata</i>	0.40 ± 0.08a	—	0.95	33	Случайное Random
		<i>Pinus sylvestris</i>	1.53 ± 0.22c	0.52	1.91	65	Слабо агрегированное Weakly aggregated
		<i>Betula pubescens</i>	4.38 ± 0.85d	0.25	3.97	83	Выраженно агрегированное Expressly aggregated
2	150	<i>Picea obovata</i>	0.83 ± 0.13b	0.61	1.63	42	Слабо агрегированное Weakly aggregated
		<i>Pinus sylvestris</i>	0.74 ± 0.09b	—	0.82	62	Случайное Random
		<i>Betula pubescens</i>	0.59 ± 0.11ab	0.62	1.60	30	Слабо агрегированное Weakly aggregated
3	380	<i>Picea obovata</i>	0.52 ± 0.09a	0.70	1.42	34	Слабо агрегированное Weakly aggregated
		<i>Pinus sylvestris</i>	0.17 ± 0.04e	—	0.96	20	Случайное Random
		<i>Betula pubescens</i>	0.77 ± 0.15b	0.33	2.99	34	Выраженно агрегированное Expressly aggregated

Примечание. ПП — пробная площадь; $M \pm m$ — среднее число особей в квадрате и стандартная ошибка; p — коэффициент отрицательного биномиального распределения; S^2/M — коэффициент дисперсии.

Величины плотности особей, имеющие разный буквенный индекс, достоверно различаются (пояснения в тексте).

Note. PSP — permanent sample plot; $M \pm m$ — average number of individuals in a square and standard error; p — coefficient of negative binomial distribution; S^2/M — dispersion coefficient.

The densities of individuals with different letter indexes differ significantly (explanations are given in the text).

площадки составляет 4 экз. (рис. 1е). При этом доля занятого видом пространства несколько снижается и составляет 34–35%. Пространственное распределение деревьев ели, оцененное на основе величины коэффициента p , является слабо агрегированным (см. табл. 2). Кривая функции Рипли выявляет наличие мелких групп радиусом 1–2 м (рис. 1f).

***Pinus sylvestris*.** Плотность деревьев сосны обыкновенной в сообществе с давностью пожара 80 лет составляет 1.5 экз/25 м² (612 экз/га) (см. табл. 2) и является достоверно более высокой, чем плотность деревьев ели сибирской. Максимальное число деревьев сосны в пределах учетного квадрата – 7 экз. (рис. 2а). Доля занятого деревьями сосны пространства составляет 65%, что примерно в 2 раза больше, чем у ели сибирской. Сосна лидирует в древостое по величине суммы площадей сечений: на ее долю приходится 55%. Согласно величине коэффициента p , пространственное распределение деревьев сосны является слабо агрегированным. Эмпирическая кривая функции Рипли (рис. 2b) отражает наличие иерархии групп малого и среднего радиуса (от 2 до 12 м), которые распределены случайным образом по площади сообщества. Наиболее резко на фоне окружающего пространства выделяются группы радиусом 6–7 м.

При давности пожара 150 лет средняя плотность древостоя сосны снижается примерно вдвое по сравнению с сообществом, имеющим давность пожара 80 лет, и не отличается достоверно от плотности деревьев ели (см. табл. 2). Максимальное число особей сосны в пределах учетного квадрата уменьшается до 3 экз. (рис. 2с). При этом доля занятого деревьями сосны пространства (62%) практически не меняется. Согласно величине индекса Одума распределение деревьев сосны по площади является случайным, что согласуется с результатом, который демонстрирует ход кривой функции Рипли (рис. 2d).

В сообществе, находящемся на поздней стадии сукцессии (380 лет после пожара) древостой сосны является крайне разреженным: число деревьев в пределах учетной площадки составляет в среднем примерно 0.2 экз. (80 экз/га) (см. табл. 2) при максимуме 2 экз. (рис. 2е). Доля занятого деревьями сосны пространства снижается до 16–20%. Согласно величине индекса Одума и положению кривой функции Рипли (рис. 2f),

пространственное распределение особей сосны обыкновенной является случайным.

***Betula pubescens*.** В сообществе с давностью пожара 80 лет плотность деревьев березы пушистой составляет ~4.4 экз/25 м² (~1750 экз/га) (см. табл. 2), она отличается наиболее высокой долей участия в составе древесного яруса (~70% по числу стволов). Максимальное число деревьев березы в пределах учетного квадрата составляет 15 экз. (рис. 3а). Береза распространена практически на всей (83%) территории сообщества. Согласно принятой шкале величин коэффициента p распределение деревьев березы по площади является выражено агрегированным. Эмпирическая кривая функции Рипли (рис. 3b) во всем проанализированном диапазоне выходит за пределы верхнего имитационного интервала (так называемая виртуальная агрегация). Это свидетельствует о групповом распределении на всех возможных дистанциях анализа. Пространственное распределение деревьев березы пушистой представляет собой иерархию разноразмерных групп.

Через 150 лет после пожара средняя плотность деревьев березы пушистой резко (примерно в 7 раз) снижается и не отличается достоверно от плотности деревьев сосны и ели (см. табл. 2). Максимальное число деревьев березы в пределах учетного квадрата не превышает 4 экз. (рис. 3с). Доля занятого деревьями березы пространства снижается до 30%. Величина коэффициента p свидетельствует о слабо агрегированном их распределении по площади. Кривая функции Рипли диагностирует наличие мелких групп особей радиусом не более 1 м (рис. 3d). То есть хорошо выраженная многоуровневая пространственная агрегированность деревьев березы пушистой сменяется слабой агрегированностью в мелких клональных колониях, которые вместе с одиночными особями семенного происхождения распределены в пространстве случайно.

В субклимаксовом сообществе с давностью пожара 380 лет среднее число деревьев березы пушистой в пределах учетного квадрата составляет 0.8 экз. (320 экз/га) (см. табл. 2). Максимальная их плотность возрастает до 11 экз/25 м² (рис. 3е). При этом доля занятого деревьями березы пространства по сравнению с предшествующей стадией сукцессии не меняется (29–34%). Величина коэффициента p свидетельствует о выражено агрегированном распределении деревьев березы

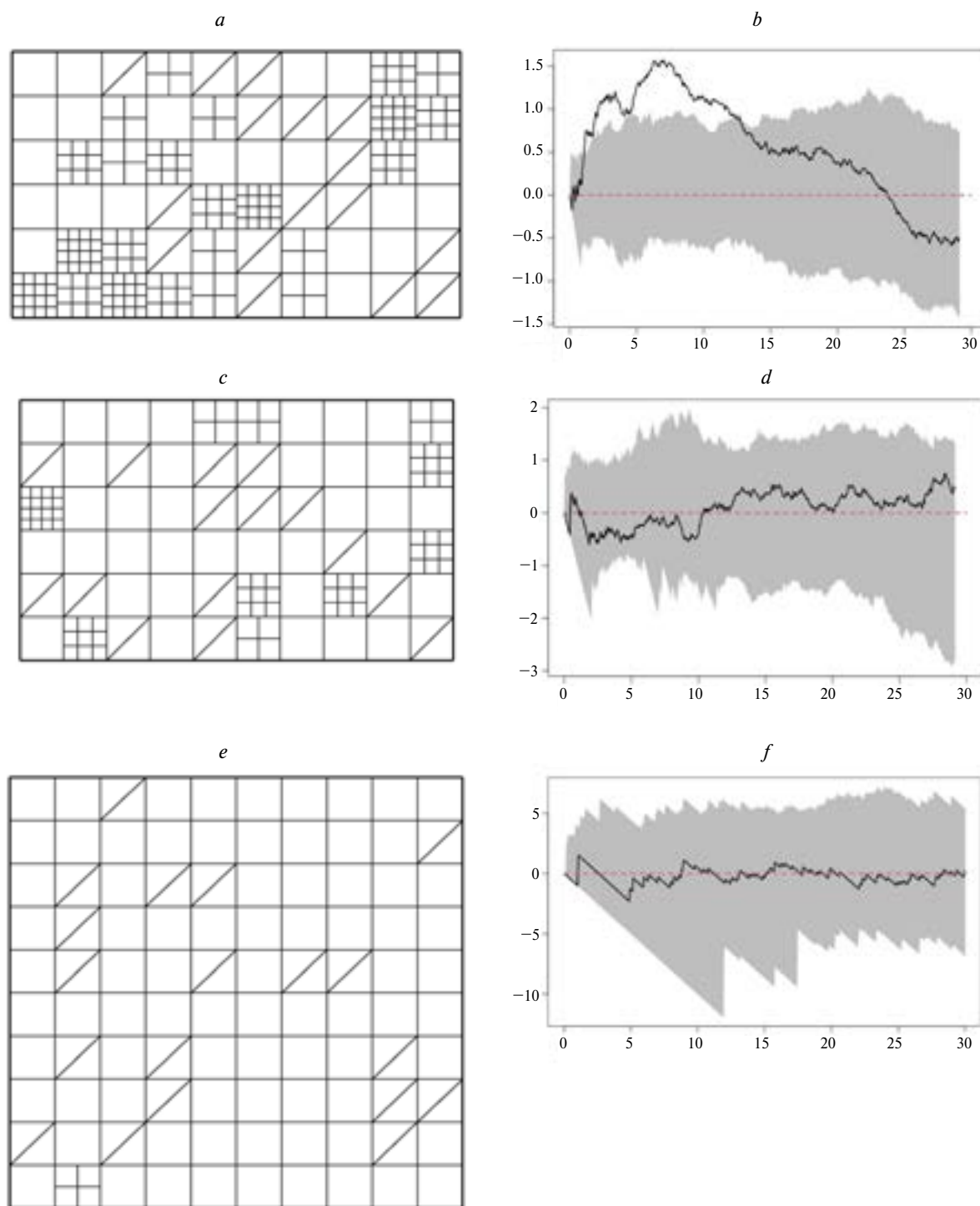


Рис. 2. Распределение деревьев *Pinus sylvestris* (*a*, *c*, *e*) по квадратам размером 5×5 м и кривые функции $L(r) - r$ (*b*, *d*, *f*) в изученных сосново-еловых лесах с давностью пожара 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) и 380 (*e*, *f*) лет.

По оси абсцисс: радиус, м; по оси ординат: значение функции $L(r) - r$. Разной штриховкой обозначено число особей в квадратах.

Fig. 2. Distribution of *Pinus sylvestris* trees (*a*, *c*, *e*) in 5×5 m squares and $L(r) - r$ function curves (*b*, *d*, *f*) in the studied pine-spruce forests with a fire age of 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) and 380 (*e*, *f*) years.

X-axis: radius, m; Y-axis: value of the $L(r) - r$ function. The number of individuals in squares is indicated by different hatching.

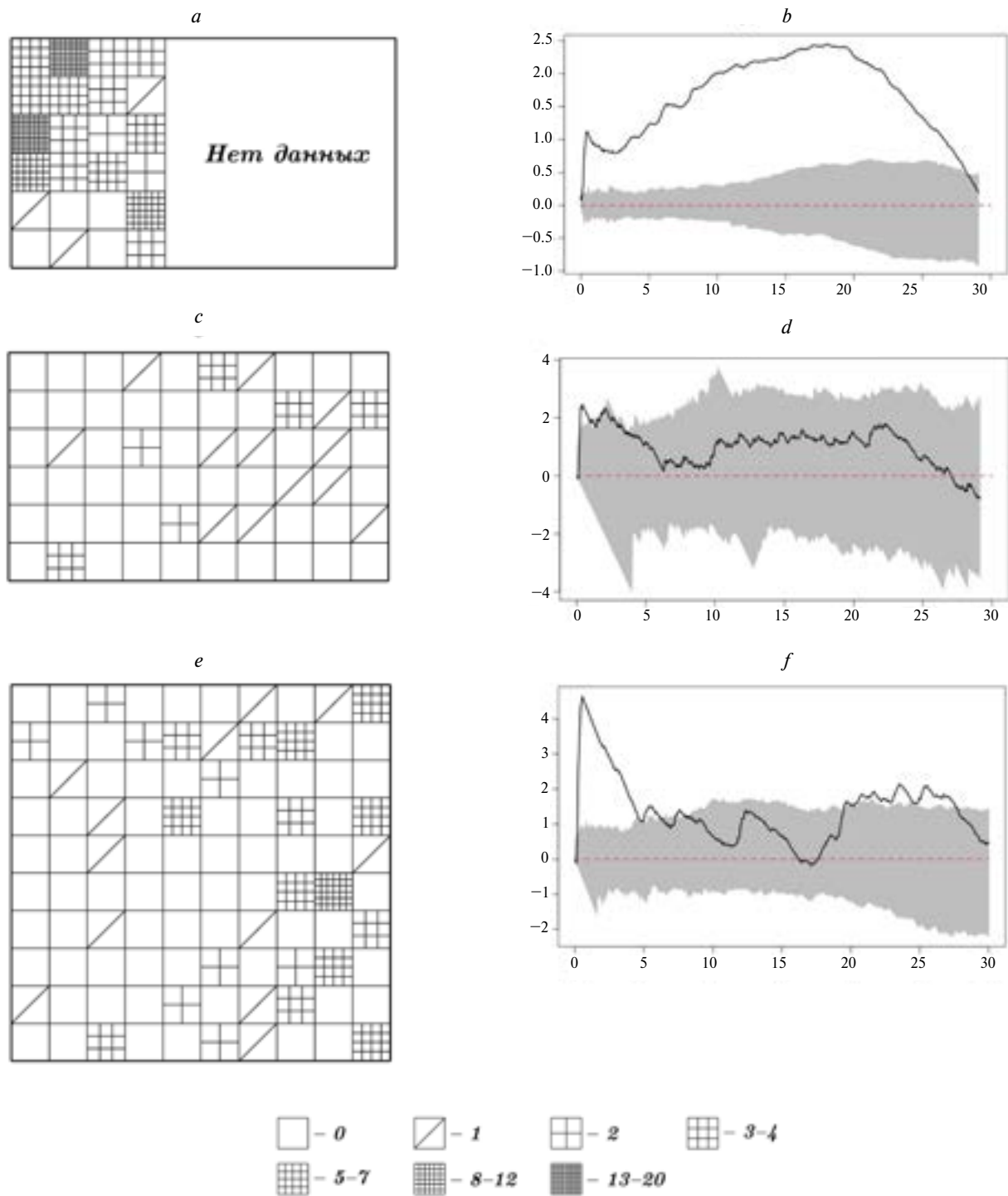


Рис. 3. Распределение деревьев *Betula pubescens* (a, c, e) по квадратам размером 5×5 м и кривые функции $L(r) - r$ (b, d, f) в изученных сосново-еловых лесах с давностью пожара 80 (a, b), 150 (c, d) и 380 (e, f) лет.

По оси абсцисс: радиус, м; по оси ординат: значение функции $L(r) - r$. Разной штриховкой обозначено число особей в квадратах.

Fig. 3. Distribution of *Betula pubescens* trees (a, c, e) in 5×5 m squares and $L(r) - r$ function curves (b, d, f) in the studied pine-spruce forests with a fire age of 80 (a, b), 150 (c, d) and 380 (e, f) years.

X-axis: radius, m; Y-axis: value of the $L(r) - r$ function. The number of individuals in squares is indicated by different hatching.

по площади. Ход кривой функции Рипли показывает наличие хорошо выраженных групп двух уровней: небольшого радиуса (от 1 до 7 м) и более слабо выделяющихся на общем фоне групп радиусом от 21 до 27 м (рис. 3f).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, на первых этапах послепожарного восстановления северотаежных сосново-еловых лесов формируются сообщества с сосново-березовым древостоем и с обязательным присутствием, но, как правило, ограниченным участием ели сибирской. От восстанавливающихся сосновых лесов их отличает, прежде всего, очень высокая доля березы и участие ели в составе древесного яруса. Два основных вида древесного яруса — *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*, которые первыми заселили территорию гари, имеют групповое распределение. Визуально в сообществе хорошо заметны небольшие по радиусу (0.5–1 м) группы деревьев березы пушистой. Это в основном 3–6 ствольные клональные колонии, формирование которых связано с активным послепожарным вегетативным возобновлением, характерным для этого вида. Многочисленные побеги формируются из сохранивших жизнеспособность спящих почек в нижней, погруженной в подстилку части стволов деревьев, входивших в состав допожарного древостоя. Согласно оценкам С.В. Ильчукова (Ilchukov, 2003) на молодых вырубках среднетаежных еловых лесов изначально также наблюдается преимущественно групповое пространственное распределение березы за счет формирования биогрупп вегетативного происхождения.

Кроме того, на гари складываются благоприятные условия для появления подроста березы семенного происхождения. Общая мозаика многоуровневого группового пространственного распределения березы отчасти унаследована от допожарного сосново-елового сообщества, отчасти формируется в результате уничтожения пожаром хвойного древостоя (что приводит к отсутствию конкуренции) и плотного напочвенного покрова из зеленых мхов. Это способствует активному освоению березой практически всей территории гари. При этом известно, что подрост семенного происхождения распределен более равномерно (Ilchukov, 2003), хотя и он по нашим наблюдениям, часто располагается группами

в микроместообитаниях с лучшим увлажнением: в небольших понижениях, на участках с недогоревшим слоем лесной подстилки, вдоль лежащих стволов погибших в результате пожара деревьев. Групповое пространственное распределение мелколиственных видов в нарушенных в результате пожаров и рубок сообществах — весьма характерное явление, которое отмечалось и в более южных регионах, в частности, в смешанных лесах северо-восточного Китая (Zhang et al., 2022).

Эта особенность пространственного распределения свойственна и другим видам, заселяющимся в первые годы после пожара, она часто наблюдается и у *Pinus sylvestris*, появляющейся на гари практически одновременно с березой, о чем свидетельствует средний возраст деревьев этих видов в сообществе с давностью пожара 80 лет (см. табл. 1). Следует отметить, что групповое размещение особей, особенно в молодых и средневозрастных хвойных древостоях, неоднократно отмечалось исследователями в разных географических регионах (Buzykin et al., 1985; Kuzmichev, 2013; Tumakova et al., 2015; Manov, Kutyavin, 2019; Zhang et al., 2022), то же касается и более мелких, угнетенных деревьев в составе сложных по размерной структуре древостоев (Moeur, 1993; Grabarnik, 2010; Kolobov et al., 2015). Хотя во многих случаях в средневозрастных сосновых и еловых древостоях регистрируется случайное пространственное распределение (Vais, 2009; Tumakova et al., 2015; Kutyavin, Manov, 2022). Групповое распределение, характерное для подроста и молодых древостоев на гарях, по-видимому, является следствием неоднородности среды: разной степени выгорания подстилки и напочвенного покрова, наличия остатков допожарного древостоя и недогоревшего валежа (Sannikov, Sannikova, 1985; Sannikov et al., 2004).

В изученном сообществе с давностью пожара 80 лет возобновление ели началось с запаздыванием примерно на 20 лет (см. табл. 1), по-видимому, из-за относительной удаленности источника семян, что и явилось причиной низкой плотности и случайного размещения деревьев ели сибирской по площади сообщества. Следует отметить, что при анализе распределения деревьев по площадкам размером 25 м² в сообществе с давностью пожара 80 лет обнаруживается положительная корреляция между числом особей березы и ели ($r = 0.45$, $p < 0.05$) и отрицатель-

ная между числом особей сосны и ели ($r = -0.50$, $p < 0.05$), сосны и березы ($r = -0.67$, $p < 0.01$). Это не более чем достоверная тенденция, так как эта оценка предварительная и довольно грубая, а выявленная связь не очень тесная. Однако из вышесказанного понятны причины этой тенденции. Что касается сосны, она несколько лучше переносит сухость почв и, возможно, избегает затенения подростом березы при заселении на гари.

В середине сукцессии (давность пожара 150 лет) главной отличительной чертой структуры древесного яруса сосново-еловых лесов является резкое уменьшение доли участия березы пушистой. Это обусловлено возрастным распадом послепожарного березового древостоя. Появляющиеся молодые поколения березы (преимущественно вегетативного происхождения) не могут обеспечить его пополнение в связи с существенным усилением конкуренции со стороны послепожарных древостоев сосны и ели, которые в этот период приближаются к максимуму своего развития. Видовая структура древесного яруса существенно и закономерно меняется. Его основу (73%) составляют хвойные, причем в этот период доли участия обоих видов по числу особей сопоставимы.

Как следует из величин среднего возраста деревьев в составе древостоя, ель сибирская в рассматриваемом сообществе появилась на гари несколько раньше, чем сосна (см. табл. 1). Следует отметить, что в отношении заселения ели после пожаров известны случаи как запаздывания и растянутости, так и раннего, в ряде случаев массового, возобновления (Melekhov, 1933; Molchanov, Preobrazhensky, 1957; Engelmarck, 1993). Можно предполагать, что и в нашем случае более раннее заселение (в отличие от сообщества с давностью пожара 80 лет) явилось причиной более высокой плотности и группового распределения деревьев ели в сообществе с давностью пожара 150 лет. Однако следует отметить, что согласно имеющимся данным, на средних и поздних стадиях сукцессии для ели более характерно случайное пространственное распределение (Wallenius et al., 2002; Manov, Kutyavin, 2018). В целом по результатам многих экспериментальных и натурных исследований (Goreaud et al., 1997; Petrenko et al., 2017; Ukhvatkina et al., 2017; Zhmerenetsky et al., 2018) можно заключить, что наиболее общим законом возрастной дина-

мики пространственной структуры поколений большинства как хвойных, так и лиственных видов древесных растений следует считать переход от группового распределения к случайному.

Согласно данным, полученным в нашем исследовании, в первой половине сукцессии (до ~200 лет после пожара) пространственное распределение деревьев как *Picea obovata*, так и *Pinus sylvestris* может являться и случайным, и агрегированным. Зависит это, как уже говорилось выше, от целого ряда факторов, в первую очередь от начала и скорости заселения после пожара и степени мозаичности условий среды на гари, а в дальнейшем — от мозаичности среды, создаваемой постепенным отмиранием и вывалом переживших пожар деревьев допожарного древостоя.

На средних стадиях сукцессии, в отличие от начальных, начинает проявляться независимость пространственного распределения деревьев разных лесообразующих видов, которая сохраняется и в дальнейшем на поздних этапах восстановления. Хотя этот вывод в данной работе, как уже говорилось, является только предварительным, он находит подтверждение в других исследованиях (Kolobov et al., 2015; Kutyavin, Manov, 2022).

В позднесукцессионном сообществе, имеющем давность пожара 380 лет, мы можем наблюдать формирование зрелой видовой структуры древесного яруса северотаежных сосново-еловых лесов. Стабильное и высокое по числу особей участие в их составе березы пушистой — характерная черта малонарушенных и ненарушенных еловых и сосново-еловых северотаежных лесов, о которой мы уже упоминали в предыдущих работах (Dinamika..., 2009; Stavrova et al., 2020) и которая отмечалась ранее и в других исследованиях (Steijlen, Zackrisson, 1987; Manov, Kutyavin, 2018). В этих сообществах береза пушистая характеризуется наиболее высокой долей участия по числу деревьев (55–60%), на долю ели сибирской приходится около 30%, на долю сосны — 10–15%. В силу биологических особенностей по сумме площадей сечений естественно лидирует сосна (43%), при практически одинаковом участии ели и березы (соответственно, 30 и 27%).

Случайное пространственное распределение, выявленное у сосны обыкновенной в рассматриваемом сообществе, неоднократно отмечалось у этого и некоторых других видов в поздне-

сукцессионных лесных сообществах (Wallenius et al., 2002; Vais, 2009). В то же время распределение деревьев тех видов, которые отличаются способностью к вегетативному возобновлению (*Betula pubescens*, *Picea obovata*), как правило, является в разной степени агрегированным. В исследованном субклимаксовом северотаежном сообществе у березы пушистой восстанавливается наблюдавшееся в начале сукцессии выраженно агрегированное распределение, проявляющееся на двух уровнях: малых и крупных групп. Аналогичный характер пространственного распределения выявлен и у *Betula platyphylla* Suk. в позднесукцессионном лиственно-хвойном сообществе на северо-востоке Китая (Zhang et al., 2022). Это обусловлено преимущественным сосредоточением особей и клональных колоний мелколиственных видов в пространстве мелких и крупных окон, постоянно образующихся в пологе субклимаксового древостоя.

Для ели сибирской в изученных позднесукцессионных сообществах характерно образование групп небольшого радиуса, что выявлялось также при анализе пространственной структуры древостоев *Picea abies* (L.) Н. Karst. в малонарушенных среднетаежных лесах восточной Финляндии (Wallenius et al., 2002), *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim и *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в климаксовых сообществах Дальнего Востока (Petrenko et al., 2017; Ukhvatkina et al., 2017). В изученных нами северотаежных лесах появление этих групп связано с укоренением нижних ветвей крупных деревьев с низко опущенными кронами, на которых затем из спящих почек формируется подрост вегетативного происхождения, располагающийся группами вокруг стволов “материнских” деревьев. Это явление отмечалось и у других видов рода *Picea* (Man’ko, Voroshilov, 1976; Wang et al., 2003). По мере перехода подрост ели вегетативного происхождения в состав древостоя, случайное пространственное распределение деревьев в составе последнего сменяется слабо агрегированным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе исследований, проведенных в северотаежных кустарничково-зеленомошных елово-сосновых лесах (Кольский полуостров), охарактеризованы особенности сукцессионной динамики видовой структуры древостоев и про-

странственной структуры трех основных лесообразующих видов — *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. В процессе послепожарного восстановления существенно меняется доля участия каждого из видов в составе древесного яруса, как по числу деревьев, так и по сумме площадей сечений стволов. Доля участия ели сибирской возрастает по числу и сумме площадей сечений стволов с 6–10% в начале восстановления до 30% на поздней стадии сукцессии. Сосна обыкновенная, на протяжении всей сукцессии устойчиво сохраняющая лидирующую роль по сумме площадей сечений (40–60%), отличается существенным снижением участия (с 25–35 до 13%) по числу стволов в позднесукцессионном сообществе по сравнению с предшествующими стадиями восстановления. Динамика участия в структуре древесного яруса березы пушистой является разнонаправленной: минимальное участие этого вида по числу и сумме площадей сечений характерно для средней стадии послепожарного восстановления (соответственно 14 и 27%). В начале и в конце сукцессии доля участия березы является значимо более высокой и составляет 55–70% по числу и 25–35% по сумме площадей сечений. Таким образом, субклимаксовые северотаежные сосново-еловые леса, по сути, являются березово-сосново-еловыми. Высокая доля участия *Betula pubescens* в составе древесного яруса — характерная черта малонарушенных и ненарушенных еловых и сосново-еловых северотаежных лесов.

Лесообразующие виды изученных северотаежных лесов — *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* имеют разный характер динамики пространственного распределения в процессе послепожарной сукцессии, зависящий как от их биологических особенностей, так и от интенсивности пожара и времени заселения после пожара. Два последних фактора в значительной степени определяют экологические и ценотические характеристики среды обитания, прежде всего ее неоднородность по освещенности, увлажненности субстрата, напряженности конкуренции с растениями нижних ярусов в начальный период развития. В связи с этим в первой половине сукцессии пространственное распределение, как сосны обыкновенной, так и ели сибирской может являться как случайным, так и слабо агрегированным. На поздних стадиях восстановления пространственное распределение этих видов

специфично: сосна обыкновенная (как и другие виды сосен в древостоях таежных и смешанных лесов) распределена случайно. В отличие от нее ель сибирская (как и некоторые другие виды ели), обладающая в разреженных северных лесах способностью к вегетативному возобновлению, имеет мелкогрупповое распределение, связанное с образованием небольших клональных колоний. Пространственное распределение деревьев березы пушистой на протяжении всей сукцессии является агрегированным, меняется только степень агрегированности: от слабой до четко выраженной многоуровневой. Такой характер пространственной структуры является следствием высокой активности вегетативного возобновления, свойственной этому виду.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания БИН РАН (тема № 121032500047-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Buzikin et al.] Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. 1985. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск. 89 с.
- [Dinamika...] Динамика лесных сообществ северо-запада России. 2009. СПб. 276 с.
- Engelmark O. 1993. Early post-fire tree regeneration in a *Picea-Vaccinium* forest in northern Sweden. — J. Veg. Sci. 4: 791–794.
<https://doi.org/10.2307/3235616>
- Goreaud F., Courbaud B., Collinet F. 1997. Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics: A few examples. — In: Proceedings of the IUFRO Workshop “Empirical and Process Based Models for Forest Tree and Stand Growth Simulation”. Lisbon. P. 20–26.
<https://www.researchgate.net/publication/232128548>
- [Grabarnik] Грабарник П.Я. 2010. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход. — Лесоведение. 2: 77–85.
- [Grabarnik, Komarov] Грабарник П.Я., Комаров А.С. 1981. Статистический анализ горизонтальной структуры древостоя. — В сб.: Моделирование биогеоценологических процессов. М. С. 119–135.
- [Ishukov] Ильчуков С.В. 2003. Динамика горизонтальной структуры производных лиственных насаждений. — Изв. Вузов. Лесной журнал. 6: 29–34.
- [Klassifikatsiya...] Классификация и диагностика почв России. Авторы и составители: Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. 2004. Смоленск. 342 с.
- [Kolobov et al.] Колобов А.Н., Лонкина Е.С., Фрисман Е.Я. 2015. Моделирование и анализ горизонтальной структуры смешанных древостоев (на примере пробных площадей заповедника “Бастак” в среднем Приамурье). — Сибирский лесной журнал. 3: 45–56.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150305>
- Kutyavin I.N., Manov A.V. 2022. Spatial relationships of trees in middle taiga post-pyrogenic pine forest stands in the European North-East of Russia. — J. For. Sci. 68 (6): 228–240.
<https://doi.org/10.17221/10/2022-JFS>
- [Kuzmichev] Кузьмичев В.В. 2013. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск. 208 с.
- [Manov, Kutyavin] Манов А.В., Кутявин И.Н. 2018. Горизонтальная структура древостоев и подрост северо-таежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье. — Изв. Вузов. Лесной журнал. 6: 78–88.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.6.78>
- [Manov, Kutyavin] Манов А.В., Кутявин И.Н. 2019. Размерная, возрастная и пространственная структура древостоев постпирогенных среднетаежных сосняков на автоморфных почвах (на примере Республики Коми). — Сибирский лесной журнал. 6: 100–110.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20190611>
- [Manov, Kutyavin] Манов А.В., Кутявин И.Н. 2021. Пространственные взаимосвязи в размещении древесных растений в среднетаежных коренных ельниках верховьев р. Печоры. — Сибирский лесной журнал. 2: 82–95.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210208>
- [Man'ko, Voroshilov] Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1976. Морфология *Picea ajanensis* в суровых ветровых условиях. — Бот. журн. 61(1): С. 78–84.
- [Melekhov] Мелехов И.С. 1933. О возобновлении ели на гарях. — Лесное хоз.-во и лесозаготовка. 10: 30–32.
- [Mirovaya...] Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Исправленная и дополненная версия 2015. Доклады о мировых почвенных ресурсах 106. 2017. М. 203 с.
- Moeur M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. — Forest Science. 39(4): 756–775.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/39.4.756>
- [Molchanov, Preobrazhensky] Молчанов А.А., Преображенский И.Ф. 1957. Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М. 238 с.
- Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. — Forest Science. 38: 806–824.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/38.4.806>
- [Petrenko et al.] Петренко Т.Я., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Ухваткина О.Н., Сибирина Л.А.

2017. Формирование популяционной мозаики *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 53(4): 480–495.
- Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary pint process. — J. Appl. Pronanility. 13: 255–266.
- [Sannikov, Sannikova] Санников С.Н., Санникова Н.С. 1985. Экология естественного возобновления сосны обыкновенной под пологом леса. М. 149 с.
- [Sannikov et al.] Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. 2004. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк). Екатеринбург. 198 с.
- [Sekretenko, Grabarnik] Секретенко О.П., Грабарник П.Я. 2015. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей. — Сибирский лесной журн. 3: 32–44. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150304>
- [Stavrova et al.] Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. 2016. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов. — Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 3: 10–28. <https://doi.org/10.17076/bg187>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Bakka I.I. 2020. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession — Forests. 11(5): 558–581. <https://doi.org/10.3390/f11050558>
- Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand. — Can. J. Bot. 65: 839–848. <https://doi.org/10.1139/b87-114>
- Stoyan D., Penttinen A. 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. — Statistical science. 15(1): 61–78. <https://doi.org/10.1214/ss/1009212674>
- [Tumakova et al.] Тумакова Е.А., Горшков В.В., Ставрова Н.И. 2015. Пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в северотаежных сосновых лесах Кольского полуострова. — Раст. ресурсы. 51(4): 520–541.
- [Ukhvatkina et al.] Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Петренко Т.Я. 2017. Формирование пространственной структуры популяции *Picea ajanensis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге российского Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 53(1): 70–87.
- [Vais] Вайс А.А. 2009. Горизонтальная структура древостоев Средней Сибири. — Научный журн. КубГАУ. 45(1): 1–15.
- Wallenius T., Kuuluvainen T., Heikkilä R., Lindholm T. 2002. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. — Silva Fennica. 36(1): 185–199. <https://doi.org/10.14214/sf.557>
- Wang X.-R., Chhatre V.E., Nilsson M.-Ch., Song W., Zackrisson O., Szmidt A.E. 2003. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden. — Intern. J. of Plant Sci. 164(5): 711–717. <https://doi.org/10.1086/376811>
- Xin H., Jackson T., Cao Y., Zhang H., Lin Y., Shenkin A. 2022. Spatial pattern analysis of forest trees based on the vectorial mark. — J. For. Res. 33:1301–1315. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-1-3>
- Zhang M., Wang J., Kang X. 2022. Spatial distribution pattern of dominant tree species in different disturbance plots in the Changbai Mountain. — Nature portfolio. 12: 14161. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18621-x>
- [Zhmerenetsky et al.] Жмеренецкий А.А., Омелько А.М., Ухваткина О.Н., Петренко Т.Я. 2018. Формирование популяционной мозаики *Tilia amurensis* Rupr. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока. — Russian journal of ecosystem ecology. 3(1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-1-3>

SPECIES AND SPATIAL STRUCTURE OF TREE STANDS IN NORTH-TAIGA PINE-SPRUCE FORESTS AT DIFFERENT STAGES OF POST-FIRE SUCCESSION

N. I. Stavrova^{1,*}, V. V. Gorshkov^{1,2}, P. N. Katjutin^{1,3}, A. Yu. Lyanguzov³

¹V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

²St. Petersburg State Forest Engineering University named after S.M. Kirov
Institutskiy per., 5, litera U, Saint Petersburg, 194021, Russia

³Saint Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7-9, Saint Petersburg, 199034, Russia

*e-mail: NStavrova@binran.ru

The changes in the species structure of the tree layer of northern taiga dwarf shrub-green moss pine-spruce forests and the spatial distribution of the main forest-forming species, namely *Picea obovata* Ledeb., *Pinus*

sylvestris L. and *Betula pubescens* Ehrh., in the process of post-fire succession are analyzed (using communities with a fire age of 80, 150 and 380 years as an example). It is established that the forest-forming species of the studied communities differ in the dynamics of participation in the composition of the forest stand during succession. In the late succession community with a fire age of 380 years, the participation of Siberian spruce, Scots pine and downy birch in the tree layer by the basal area differs insignificantly and is, respectively, 30, 43 and 27%, i.e. at the subclimax stage, the studied communities are essentially birch-pine-spruce. The spatial distribution of Scots pine and Siberian spruce in the first half of the succession can be random or weakly aggregated. In the subclimax community, the spatial distribution of these species naturally differs: Scots pine is distributed randomly, Siberian spruce has a small-group distribution. The distribution of downy birch trees through the succession is aggregated to varying degrees.

Keywords: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, pine-spruce forests, tree layer, species structure, spatial structure, post-fire succession, northern taiga, Kola Peninsula

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the State assignment of the BIN RAS (project No. 121032500047-1).

REFERENCES

- Buzikin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebo-
pros R.G. 1985. Analiz struktury drevesnikh tsenozov
[Analysis of the structure of tree communities]. Novosi-
birsk. 89 p. (In Russ.).
- Engelmark O. 1993. Early post-fire tree regeneration in a Pi-
cea-Vaccinium forest in northern Sweden. — J. Veg.Sci. 4:
791–794.
<https://doi.org/10.2307/3235616>
- Goreaud F., Courbaud B., Collinet F. 1997. Spatial structure
analysis applied to modelling of forest dynamics: A few ex-
amples. — In: Proceedings of the IUFRO Workshop “Em-
pirical and Process Based Models for Forest Tree and Stand
Growth Simulation”. Lisbon. P. 20–26.
<https://www.researchgate.net/publication/232128548>
- Grabarnik P.Ya. 2010. Analysis of the Horizontal Structure of
a Forest Stand: Model Approach. — Lesovedenie. 2: 77–
85 (In Russ.).
- Grabarnik P.Ya., Komarov A.S. 1981. Statisticheskiy anal-
iz gorizontальной struktury drevostoya [Statistical anal-
ysis of the horizontal structure of the forest stand]. —
In: Modelirovanie biogeotsenoticheskikh processov. Mos-
cow. P. 119–135 (In Russ.).
- Dinamika lesnykh soobshchestv severo-zapada Rossii [Dy-
namics of forest communities in northwestern Russia].
2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russ.).
- Ilchukov S.V. 2003. Dynamics of Horizontal Structure of Sec-
ondary Deciduous Stands. — Izv. Vuzov. Lesnoy zhurnal.
6: 29–34 (In Russ.).
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii. Avtory i sostaviteli:
L.L. Shishov, V.D. Tonkonogov, I.I. Lebedeva, M.I. Ger-
asimova [Classification and diagnostics of soils of Russia.
Authors and compilers: L.L. Shishov, V.D. Tonkonogov,
I.I. Lebedeva, M.I. Gerasimova]. 2004. Smolensk. 342 p.
(In Russ.).
- Kolobov A.N., Lonkina E.S., Frisman E.Ya. 2015. Modeling
and analysis of horizontal structure of a mixed tree stands
(on example of sample plots in the “Bastak” nature reserve
in the Middle Amur river area). — Sibirskiy Lesnoy Zhurnal.
3: 45–56 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150305>
- Kutyavin I.N., Manov A.V. 2022. Spatial relationships of trees
in middle taiga post-pyrogenic pine forest stands in the
European North-East of Russia. — J. of For. Sci. 68 (6):
228–240.
<https://doi.org/10.17221/10/2022-JFS>
- Kuzmichev V.V. 2013. Zakonomernosti dinamiki drevostoev:
printsipi i modeli [Patterns of tree stand dynamics: princi-
ples and models]. Novosibirsk. 208 p. (In Russ.).
- Manov A.V., Kutyavin I.N. 2018. Horizontal structure of for-
est stands and new growth of northern taiga Virgin blueber-
ry–Sphagnum spruce forests in Cisurals — Izv. Vuzov. Les-
noy zhurnal. 6: 78–88 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.6.78>
- Manov A.V., Kutyavin I.N. 2019. Dimensional, age and spa-
tial structure of middle taiga postfire pine stands on auto-
morphic soils (on the example of Komi Republic). — Sibir-
skiy lesnoy zhurnal. 6: 100–110 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SJFS20190611>
- Manov A.V., Kutyavin I.N. 2021. Spatial interrelations in the
placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce
forests of the upper reaches of the Pechora river— Sibirskiy
lesnoy zhurnal. 2: 82–95 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210208>
- Man’ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1976. Morphology of *Picea*
ajanensis under severe wind conditions. — Bot. Zhurn.
61(1): 78–84 (In Russ.).
- Melekhov I.S. 1933. O vozobnovlenii eli na garyakh [On the
restoration of spruce on burnt areas]. — Lesnoe hozyayst-
vo i lesoekspluatatsiya. 10: 30–32 (In Russ.).
- Mirovaya referativnaya baza pochvennykh resursov 2014. Me-
zhdunarodnaya sistema pochvennoi klassifikatsii dlya diag-
nostiki pochv i sozdaniya legend pochvennykh kart. Isprav-
lennaya i dopolnennaya versiya 2015. Doklady o mirovykh

- pochvennykh resursakh [World Soil Resources Reference Base 2014. International Soil Classification System for Soil Diagnostics and Soil Map Legends. Revised and Supplemented Version 2015. World Soil Resources Reports]. 106. 2017. Moscow. 203 p. (In Russ.).
- Moeur M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. — *Forest Science*. 39(4): 756–775. <https://doi.org/10.1093/forestscience/39.4.756>
- Molchanov A.A., Preobrazhensky I.F. 1957. Lesa i lesnoe hozyaystvo Arhangel'skoy oblasti [Forests and forestry of the Arkhangelsk region]. Moscow. 238 p. (In Russ.).
- Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. — *Forest Science*. 38: 806–824. <https://doi.org/10.1093/forestscience/38.4.806>
- Petrenko T.Ya., Omelko A.M., Zhmerenetsky A.A., Ukhvatkina O.N., Sibirina L.A. 2017. Formation of spatial mosaic of *Abies nephrolepis* (Pinaceae) populations in korean pine-broadleaved forests in the south of Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(4): 480–495 (In Russ.).
- Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point process. — *J. Appl. Probability*. 13: 255–266.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S. 1985. *Ekologiya estestvennogo vozobnovleniya sosny obyknovlennoi pod pologom lesa* [Ecology of natural regeneration of Scots pine under the forest canopy]. Moscow. 149 p. (In Russ.).
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V. 2004. Natural forest regeneration in Western Siberia (ecologic-geographical essay). Ekaterinburg. 198 p. (In Russ.).
- Sekretenko O.P., Grabarnik P.Ya. 2015. Analysis of Tree Stand Horizontal Structure Using Random Point Field Methods. — *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 3: 32–44 (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20150304>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N. 2016. Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest. — *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 3: 10–28 (In Russ.). <https://doi.org/10.17076/bg187>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Bakal I.J. 2020. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession — *Forests*. 11(5): 558–581. <https://doi.org/10.3390/f11050558>
- Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand. — *Can. J. Bot.* 65(5): 839–848. <https://doi.org/10.1139/b87-114>
- Stoyan D., Penttinen A. 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. — *Statistical science*. 15(1): 61–78. <https://doi.org/10.1214/ss/1009212674>
- Tumakova E.A., Gorshkov V.V., Stavrova N.I. 2015. Spatial structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in the northern taiga Scots pine forests of Kola peninsula. — *Rastitelnye resursy*. 51(4): 520–541 (In Russ.).
- Ukhvatkina O.N., Omelko A.M., Zhmerenetsky A.A., Petrenko T.Ya. 2017. Formation of the spatial pattern of *Picea ajanensis* (Pinaceae) population in korean pine-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(1): 70–87 (In Russ.).
- Vais A.A. 2009. Horizontal structure of stand of trees in Mid-Siberia. — *Nauchnyy zhurnal. Kub. Gos. Agrar. Univ.* 45(1): 1–15 (In Russ.).
- Wallenius T., Kuuluvainen T., Heikkilä R., Lindholm T. 2002. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. — *Silva Fennica* 36(1): 185–199. <https://doi.org/10.14214/sf.557>
- Wang X.-R., Chhatre V.E., Nilsson M.-Ch., Song W., Zackrisson O., Szmidt A.E. 2003. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden. — *Intern. J. of Plant Sci.* 164(5): 711–717. <https://doi.org/10.1086/376811>
- Xin H., Jackson T., Cao Y., Zhang H., Lin Y., Shenkin A. 2022. Spatial pattern analysis of forest trees based on the vectorial mark. — *J. For. Res.* 33:1301–1315. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01417-6>
- Zhang M., Wang J., Kang X. 2022. Spatial distribution pattern of dominant tree species in different disturbance plots in the Changbai Mountain. — *Nature portfolio*. 12: 14161. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18621-x>
- Zhmerenetsky A.A., Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Petrenko T.Ya. 2018. Formation of Amur linden (*Tilia amurensis* Rupr.) population mosaic in the stand of korean pine-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. — *Russian journal of ecosystem ecology*. 3(1) (In Russ.). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-1-3>