

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРЕННЫХ ПРИТУНДРОВЫХ ЕЛЬНИКОВ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ПЕЧОРЫ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ¹

© 2024 г. А. В. Манов^{а, *}, И. Н. Кутявин^а

^аИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: manov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 10.06.2024 г.

После доработки 14.08.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

В работе представлены результаты комплексного исследования структурной организации коренных притундровых ельников бассейна реки Печоры на северо-западе Республики Коми. Проанализированы основные компоненты структуры еловых фитоценозов, включая размерную, возрастную и пространственные характеристики древостоев и подроста. Установлено, что древостои притундровых ельников характеризуются высокой степенью изменчивости таксационных показателей деревьев. Коэффициенты вариации диаметров и высот стволов достигают 55 и 40% соответственно даже в пределах одной породы — ели сибирской. Анализ возрастной структуры древостоев выявил два типа: относительно разновозрастные с преобладанием поколений восходящего ряда и абсолютно разновозрастные с групповым смешением деревьев разного возраста. Последние соответствуют климаксовым фитоценозам с непрерывным самовоспроизводством. Оценка пространственной структуры с использованием методов точечного процесса показала, что деревья в древостоях распределены преимущественно случайно, без выраженной агрегированности. Однако подрост образует скопления, особенно за счет порослевого возобновления березы. В вертикальной структуре полога притундровых ельников наблюдаются как «диффузные» типы строения (деревья разнятся по высоте, но схожи по протяженности кроны), так и «регулярные понизу» типы (деревья разнятся по высоте, но основания их крон находятся на одном уровне). Полученные данные вносят вклад в понимание механизмов функционирования малонарушенных лесных сообществ Крайнего Севера в условиях меняющегося климата.

Ключевые слова: притундровые ельники, коренные леса, структура древостоев, структура подроста, размерная структура, возрастная структура, пространственная структура, бассейн реки Печоры.

DOI: 10.31857/S0024114824050036 EDN: OXHUOW

Большинство исследований лесных экосистем начинается с анализа структуры фитоценозов, так как она является одним из ключевых показателей, отражающих развитие растительного сообщества. Понятие «структура» включает в себя состав подчиненных элементов и систем (размерная,

возрастная структура), их пространственное размещение (пространственная структура) и различные взаимоотношения между ними (функциональная структура), все это в динамике изменений как в пространстве, так и во времени (Мазинг, 1973; Корчагин, 1976; Цветков, 2004).

Бассейн реки Печоры в континентальной Европе является уникальным благодаря обширной переходной зоне от тайги к тундре. Притундровая зона Печорского бассейна простирается на полосе шириной от 90 до 250 км. Здесь сохранились уникальные участки спонтанной темнохвойной тайги с особой типологической и

¹Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России». № гос. регистрации 122040100031-8. (2022–2024).

популяционно-генетической структурой, находящиеся в динамическом равновесии на протяжении длительного времени.

Площадь лесопокрываемых земель лесотундровой (притундровой) зоны Республики Коми на начало 2021 г. составила 6.1 млн га, из которых 82% занимают спелые и перестойные насаждения. Материалами анализа лесного фонда послужили сводки из государственного лесного реестра пяти лесничеств лесничеств и национального парка «Югыд ва».

Современная структура древостоев и пространственное распределение лесов в притундровой зоне Печорского региона в основном определяется климатом и почвенными условиями. Крупные пожары в бассейне реки Печоры, покрытом преимущественно еловыми лесами, сравнительно редки. Также отсутствуют значительные случаи гибели деревьев от болезней и вредителей. Воздействие северных оленей на леса региона невелико и характерно для лишайниковых боров, а летние пастбища расположены в тундре. Значительные площади этих лесов остаются малонарушенными, антропогенная нагрузка в основном сосредоточена вокруг населенных пунктов и месторождений полезных ископаемых в центральной и восточной частях региона.

Из-за суровых почвенно-климатических условий леса в этом регионе характеризуются ограниченным видовым разнообразием древесной растительности. Доминирующее положение занимает ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), формирующая обширные массивы моновидных лесов и редколесий в высоких широтах европейского Северо-Востока (Коренные...2006).

Цель работы — оценка размерной, возрастной и пространственной структуры древостоев и подроста, а также взаимосвязей в размещении древесных растений в коренных ельниках на подзолистых и болотно-подзолистых почвах в условиях притундровой зоны.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследования расположен в бассейне нижнего течения реки Печоры на северо-западе Республики Коми (65.92° N, 52.56° E), где отмечается низкая промышленная активность, что сказывается на минимальной антропогенной нагрузке на леса. В качестве объектов исследования были выбраны ельники разных типов леса, почв и увлажнения, занимающие плоские участки рельефа местности. Они формируют древостои V–Vб класса бонитета, смешанные по составу и сложные по строению.

Согласно руководству (Чертовской и др., 1977), деревья с диаметром ствола ≥ 6 см на высоте 1.3 м относили к древостою, а остальные древесные

растения высотой ≥ 0.25 м, способные в будущем образовать древостой, считали подростом. Древостои изучаемых ельников состоят из ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с разным соотношением сопутствующих пород: лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.). Под пологом древостоев формируется подрост разной высоты, состоит из тех же пород, что и древостой. Однако в составе подроста отсутствует лиственница. Ее возобновление возможно только после сильных пожаров, которые обеспечивают минерализацию почвы (Семенов и др., 1998; Ярославцев, 2012). Подлесок редкий, в нем встречается можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.), шиповник (*Rosa* sp.), рябина обыкновенная кустовой формы (*Sorbus aucuparia* L.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), ивы (*Salix* sp.) и береза карликовая (*Betula nana* L.). Выделяется травяно-кустарничковый ярус, где господствуют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), морошка (*Rubus chamaemorus* L.) и голубика (*Vaccinium uliginosum* L.). Моховой покров хорошо развит, преобладают сфагнум (*Sphagnum* sp.), гиелокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.) и политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.). Изучаемые растительные сообщества формируются на типичных для притундровой зоны подзолистых и болотно-подзолистых почвах с выраженными процессами оглеения, а также на торфяных почвах с мощностью оторфованного органогенного горизонта 50–60 см (Коренные..., 2006). Они, естественные по происхождению, представляют собой коренные лесные фитоценозы, развивающиеся в соответствии с законами природы без вмешательства человека. Краткая характеристика древостоев и подроста представлена в табл. 1.

В исследуемом районе в 2004–2006 гг. было заложено 12 пробных площадей в ельниках, из которых 5 являются постоянными. На этих постоянных пробных площадях (ППП) в 2022 г. проведена повторная таксация с учетом горизонтального и вертикального строения древесного полога. Сбор полевого материала на PPP проводили согласно практическим руководствам (Чертовской и др., 1977, Методы..., 2002). PPP имели прямоугольную форму и площадь 0.12 га. Тип леса определяли в соответствии с унифицированной классификацией типов таежных лесов В.Н. Сукачева, приведенной Г.С. Войновым для равнинной части северо-восточного лесотаксационного района (Лесотаксационный..., 2012). На каждой PPP проведен сплошной перечень всех деревьев и подроста по породе, диаметру (кроме подроста), высоте и состоянию. Одновременно с измерением высоты деревьев измеряли протяженность их кроны как

Таблица 1. Характеристика опытных участков в ельниках

Тип леса (№ ППП)	Древостой					Подрост	
	состав	амплитуда возраста (средний возраст), лет	густота, шт. га ⁻¹	сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹	состав	густота, шт. га ⁻¹
Травяно-зеленомошный (ППП 6)	7ЕЗБ	95–252 (164)	1450	40.1	320	10Е	217
Сфагновый (ППП 7)	7ЕЗС ед.Б	32–277 (158)	783	5.8	22	6Е4С ед.Б	3317
Морошково-сфагновый (ППП 8)	7ЕЗБ	78–278 (166)	1108	13.2	67	5Е5Б ед.С	900
Зеленомошный (ППП 10)	5Е5Лц ед.Б	48–322 (141)	933	22.4	174	7БЗЕ+С	1100
Кустарничково-зеленомошный (ППП 12)	9Е1Б	59–229 (167)	1250	14.6	81	5Е5Б	1672

разницу между высотой ствола и высотой первой живой ветви. Возраст деревьев определяли путем подсчета годичных слоев по кернам, отобранным возрастным буром у основания ствола у 20–30% всех пород в границах ППП. Расположение древесных растений на площади определяли при помощи прибора для инвентаризации леса Postex Laser (Haglöf Sweden) в прямоугольных координатах (X, Y) с точностью 0.01 м.

Степень дифференциации растительных сообществ была изучена с учетом изменчивости диаметров, высоты деревьев, протяженности их крон, а также высоты подроста. Для этого использованы основные статистические показатели описательной статистики, такие как коэффициент вариации (CV), асимметрия (A) и эксцесс (E). Используя метод одиночной связи в кластерном анализе с применением пакета *pvclust* (Suzuki, Shimodaira, 2006) в программной среде R, проводили оценку сходства и различия строения древостоев по диаметру ствола и подроста по высоте.

Возрастная структура древостоев в еловых фитоценозах была оценена с использованием числовых и объемных показателей, распределенных по 20-летним грациям возраста. Тип возрастной структуры древостоев классифицировали по С.А. Дыренкову (1984). Автор предлагает разделять абсолютно и условно разновозрастные древостои, абсолютно разновозрастные с равномерным и групповым смешением деревьев, представляющим различные поколения, относительно разновозрастные древостои с преобладанием поколений восходящего и нисходящего ряда, а также относительно разновозрастные с разрывом поколений.

Для оценки пространственной структуры древесного яруса анализировали горизонтальную и вертикальную структуру сообществ. Статистическую обработку пространственных данных проводили с использованием статистического пакета *spatstat* (Baddeley, Turner, 2005) в программной среде вычислений R (R Core Team ..., 2022). Анализ горизонтальной структуры основывался на степени равномерности размещения деревьев на плоскости (двумерное пространство), которое рассматривается как точечный процесс, где «точки» представляют собой положения оснований стволов деревьев относительно координат X, Y (Gavrikov et al., 1993). Дополнительная информация о размерах, видах и других характеристиках растений описывается маркированным точечным процессом. Однородный процесс Пуассона служит простой математической моделью пространственных точечных процессов, где «точки» располагаются случайным образом. Классический анализ точечных процессов основан на проверке нулевой гипотезы о полной пространственной случайности (ППС) (Stoyan, Penttinen, 2000).

Для выявления пространственных зависимостей использовали простую и легко интерпретируемую парную корреляционную функцию $g(r)$, которая отражает свойства второго порядка точечных процессов (Gavrikov, Stoyan, 1995). Функция $g(r)$ основана на подсчете пар точек, расстояние (r) между которыми не превышает определенное значение. Для проверки гипотезы о ППС использовали метод Монте-Карло. Он заключается в оценке значимости различий между эмпирическим значением $\hat{g}(r)$ -функции и теоретическим $g(r)$. Доверительные интервалы (95% и 5%) для

принятия гипотезы о ППС были рассчитаны на основе 999 генераций однородного процесса Пуассона (Wiegand, Moloney, 2004). Большое количество генераций позволяет снизить вероятность ошибки первого рода (Grabarnik et al., 2011). Точечный процесс определяли как агрегированный, случайный или регулярный в зависимости от того, было ли значение $\hat{g}(r)$ выше, равно или ниже доверительных интервалов.

Для анализа пространственных отношений между древесными растениями использовали кросс-корреляционную функцию $g_{ij}(r)$, которая, как и парная корреляционная функция, зависит от расстояния (r) между «точками». Ее значения позволяют проверить гипотезу о независимости или случайности маркирования точечных процессов (Stoyan, Penttinen, 2000). Методы оценки функции $g_{ij}(r)$ аналогичны методам оценки функции $g(r)$.

Исследование вертикальной структуры древостоев проводили по методике В.В. Плотникова (1979). Автор предложил способ обработки данных пробных площадей, при котором измеряли высоту деревьев и длину их крон, что связано с вертикальной дифференциацией сообществ. Суть метода в том, что, если пересечь вертикальный профиль древостоя горизонтальными плоскостями на определенных интервалах, можно получить информацию о его структуре. Основной характеристикой может быть численность особей с общим признаком. Дерево с большей длиной кроны будет учтено в большем количестве плоскостей, чем дерево той же высоты, но с меньшей длиной кроны. Вертикальную структуру фитоценоза можно анализировать с разной детализацией и представить в виде «коэффициентов заполнения». Эти коэффициенты показывают численность особей на пробной площади в разных диапазонах высоты над уровнем почвы. Мы вычисляли коэффициент заполнения, подсчитывая деревья с пересекающими горизонтальные плоскости кронами. Результаты представляли в виде графиков для сравнения с типами вертикальной структуры древостоев, предложенными В.В. Плотниковым (1979). Он выделяет пять типов вертикальной структуры: «абсолютно регулярную», «регулярную поверху», «регулярную понизу», «диффузную» и «симметричную».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерная структура. Размеры стволов деревьев являются одним из наиболее изменчивых показателей компонентов структуры древостоев даже в разновозрастных насаждениях (Факторы..., 1983; Pretzsch, Schütze, 2016). Во всех изученных типах притундровых еловых лесов наблюдается значительная изменчивость деревьев по диаметру (коэффициент вариации (CV) = 32.3–54.6%) и высоте (CV = 25.7–39.6%). При рассмотрении

только деревьев или их изменчивость по диаметру (CV = 29.6–41.9%) и высоте (CV = 23.3–39.6%) оказывается меньше, чем в целом по древостою, но по-прежнему остается значительной. Общей закономерностью для древостоев притундровых ельников является преобладание тонкомерных деревьев, что подтверждается положительной асимметрией ($A > 0$) в распределении диаметров стволов. Эта кривая может быть как островершинной ($E > 0$), когда деревья сконцентрированы возле одного размера, так и плосковершинной ($E < 0$), где отмечается протяженность ряда распределения. В наиболее продуктивном ельнике травяно-зеленомошном преобладают деревья выше средней высоты дерева ($A < 0$), а в остальных типах — ниже средней высоты дерева ($A > 0$). Ряды распределения деревьев по высоте имеют одну выраженную острую ($E > 0$) или плоскую ($E < 0$) вершину (табл. 2). В таких лесах высотные ярусы не выражены.

В еловых лесах под пологом древостоев формируется подрост различного состава и густоты, в основном представленный крупными (> 1.5 м) особями. Этот подрост характеризуется значительной вариабельностью высоты (CV = 55.3–69.1%). Вариационный ряд по еловому подросту несколько короче (CV = 46.8–65.0%). Численно преобладают растения, чья высота ниже средней высоты подраста ($A > 0$). Распределение подраста по высоте может иметь одну вершину и быть как высоковершинным ($E > 0$), так и низковершинным ($E < 0$) (табл. 2).

По итогам кластерного анализа выявлена однородная группа ельников с аналогичным строением древостоев по диаметру ствола, в которую вошли насаждения с невысокой продуктивностью (ППП 7, 8, 10 и 12). Древостой ельника травяно-зеленомошного (ППП 6) отличается от этой группы, в нем сосредоточен запас древесины, превышающий все остальные типы ельников в 2 или более раз (рис. 1, а). Подрост в рассматриваемых сообществах характеризуется слабой согласованностью в распределении особей по высоте (рис. 1, б).

Возрастная структура. Древостои коренных ельников в притундровой зоне характеризуются широким возрастным рядом с асимметричным распределением (рис. 2). Разница в возрасте между деревьями или колеблется от 48 до 278 лет. Сопутствующие древесные породы в этих ельниках могут как уступать по возрасту господствующей ели, так и превосходить ее. Так, в ельнике сфагновом (ППП 7) возраст деревьев сосны варьирует от 32 до 183 лет, а в ельнике зеленомошном (ППП 10) лиственница достигает возраста от 248–322 лет. Кроме того, в притундровых ельниках практически всегда присутствует береза, возраст деревьев которой на исследуемых ППП колеблется от 51 года до 183 лет. Подрост также разновозрастный. Согласно ранее полученным данным (Манов, 2009),

Таблица 2. Статистика рядов распределения деревьев и подроста по основным морфометрическим параметрам

Параметр	№ ППП	$M \pm m_M$	Me	CV	A	E
Диаметр деревьев на высоте 1.3 м, см	6	17.7 ± 0.5	17.3	35.1	0.3	-0.9
		16.7 ± 0.6	14.8	37.6	0.6	-0.7
	7	9.3 ± 0.4	8.4	33.6	1.7	3.1
		8.9 ± 0.4	8.4	29.6	1.8	5.3
	8	11.8 ± 0.3	44.4	32.3	0.5	-0.4
		12.1 ± 0.4	11.6	30.4	0.3	-0.9
	10	15.4 ± 1.1	12.7	54.6	1.2	0.7
		13.7 ± 0.9	12.4	41.3	0.6	-0.7
	12	11.3 ± 0.6	11.3	40.3	1.8	4.7
		11.6 ± 0.8	10.6	41.9	1.7	4.3
Высота деревьев, м	6	14.6 ± 0.3	15.8	30.4	-0.4	-0.8
		13.8 ± 0.4	13.1	34.9	-0.04	-1.1
	7	5.9 ± 0.2	5.7	25.7	1.0	1.4
		5.7 ± 0.2	5.6	23.3	0.6	0.2
	8	8.9 ± 0.2	9.0	27.8	0.2	-0.8
		8.9 ± 0.3	9.0	29.0	0.1	-1.0
	10	11.2 ± 0.6	10.5	39.6	0.7	-0.1
		10.5 ± 0.5	10.6	33.3	0.4	-0.6
	12	8.7 ± 0.4	8.5	36.1	0.6	0.5
		8.6 ± 0.5	8.2	39.6	0.6	0.2
Высота подроста, м	6	2.0 ± 0.2	1.6	63.3	1.1	1.2
		2.0 ± 0.1	1.6	64.1	0.6	-0.4
	7	1.8 ± 0.1	1.7	61.9	0.6	-0.5
		2.7 ± 0.2	2.5	69.1	1.3	2.2
	8	2.4 ± 0.2	2.4	46.8	0.2	-0.7
		2.8 ± 0.2	2.5	55.3	0.2	-0.7
	10	2.9 ± 0.4	2.5	53.1	0.3	-0.3
		2.1 ± 0.2	1.7	68.5	1.0	0.4
	12	2.3 ± 0.3	1.7	65.0	1.2	0.9

Примечание. В числителе – все породы, в знаменателе – ель. $M \pm m_M$ – среднее значение и основная ошибка среднего значения; Me – медиана; CV – коэффициент вариации, %; A – асимметрия; E – эксцесс.

возраст ели этой стадии развития колеблется от 10 до 125 лет, преобладают экземпляры в диапазоне 30–80 лет.

В ельниках травяно-зеленомошном (ППП 6) и морошково-сфагновом (ППП 8) наблюдается один четко выраженный максимум в распределении деревьев по 20-летним градациям возраста (рис 2, а, в). Используя классификацию С.А. Дыренкова (1984), эти ельники можно отнести к относительно разновозрастным древостоям с преобладанием поколений восходящего ряда (древостои находятся в фазе демутации). Здесь одно из 40-летних поколений составляет 50–90% общего запаса древесины, при этом ценопопуляция может достигать возраста 200 лет и более. В остальных ельниках – сфагновом (ППП 7), зеленомошном (ППП 10)

и кустарничково-зеленомошном (ППП 12) – наблюдается абсолютно разновозрастная структура древостоев с групповым смешением деревьев (рис. 2, б, г, д). Эти ельники соответствуют климаксовым фитоценозам с непрерывным самовоспроизводством (Дыренков, 1984). Разрывы в возрастных рядах в абсолютно разновозрастных древостоях образованы поколениями сопутствующих ели пород: в ельнике сфагновом (ППП 7) молодое поколение (40–80 лет) деревьев представлено сосной, в ельнике кустарничково-зеленомошном (ППП 12) – березой, а старое поколение (280–320 лет) в ельнике зеленомошном (ППП 10) сформировано лиственницей.

Горизонтальная структура. Большинство исследователей сходятся во мнении, что размещение

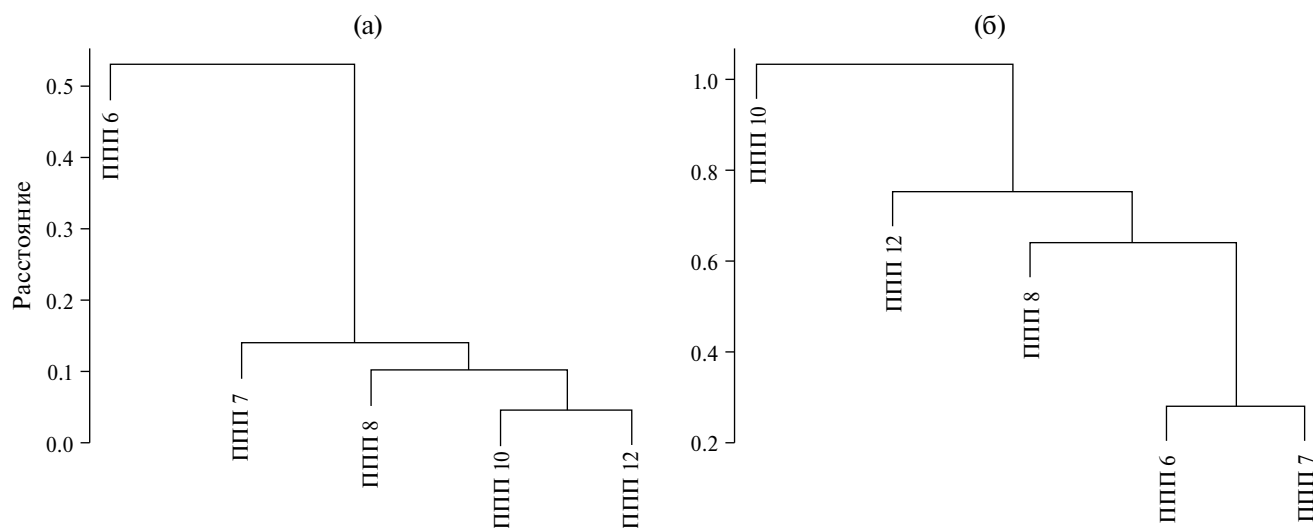


Рис. 1. Диаграмма кластеризации рядов распределения деревьев по диаметру ствола (а) и подроста по высоте (б) на ППП.

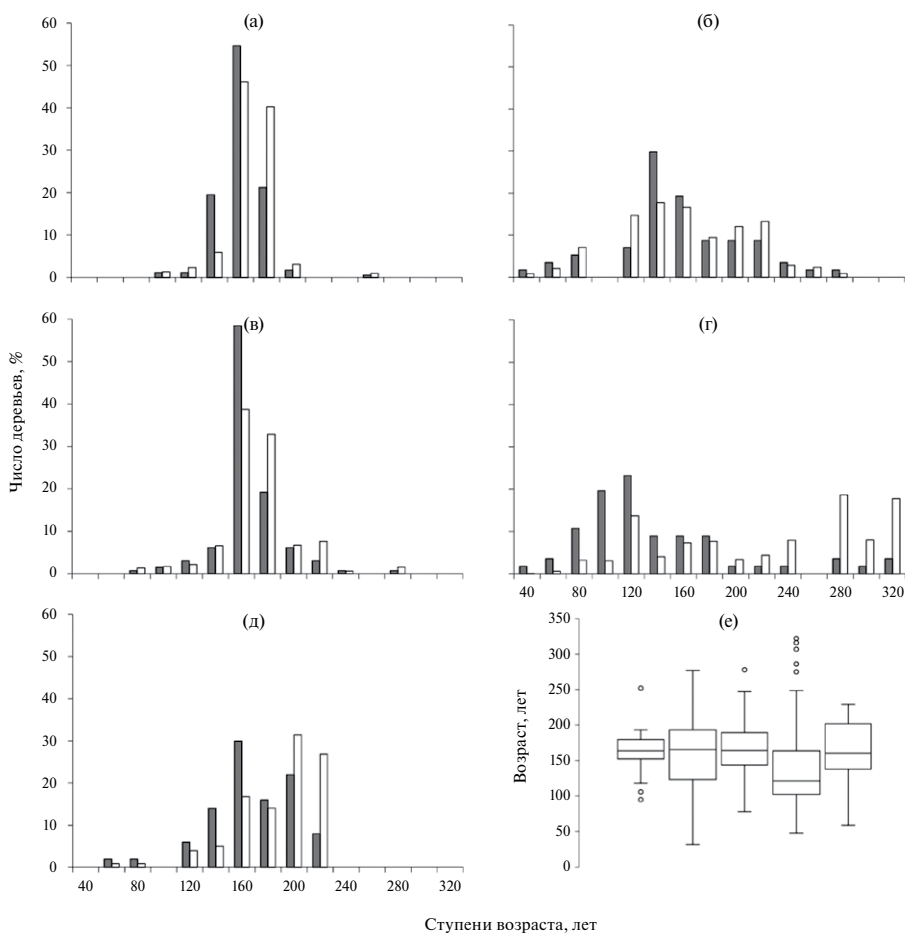


Рис. 2. Распределение числа стволов (темные столбцы) и запаса древесины (светлые столбцы) по 20-летним ступеням возраста в притундровых ельниках: а – травяно-зеленомошном (ППП 6); б – сфагновом (ППП 7); в – морошково-сфагновом (ППП 8); г – зеленомошном (ППП 10); д – кустарничково-зеленомошном (ППП 12). На диаграмме (е) представлена статистика рядов распределения деревьев по возрасту на ППП в порядке возрастания их нумерации.

деревьев в естественных фитоценозах меняется с возрастом (Ипатов, Тархова, 1975; Плотников, 1979; Проскуряков, 1983; Бузыкин и др., 1985; Стороженко, 2007; Бондарев, Секретенко, 2024; и др.). На начальной стадии заселения территории, ввиду неравномерного распределения семян, мозаичности почвенных условий и наличия травянистой растительности, размещение древесных растений будет носить групповой характер. По мере роста и развития древостоя, под влиянием конкурентных взаимоотношений между деревьями их распределение на площади постепенно становится более равномерным, приближаясь к случайному типу размещения. На более поздних этапах формирования древостоя возможен переход к равномерному размещению, что также обусловлено конкуренцией между соседними растениями (Кузьмичев, 2013). Статистический анализ пространственных моделей

точечных процессов показал, что эмпирическая парная корреляционная функция $\hat{g}(r)$ не выходит за пределы доверительного интервала, принимаемая нулевую гипотезу о пуассоновском процессе (ППС). Это указывает на то, что деревья в коренных притундровых ельниках распределены преимущественно случайно на исследуемых ППП (рис. 3, а–л). В ельнике морошково-сфагновом (ППП 8) наблюдаются небольшие группы деревьев, образованные порослевой березой, на расстояниях до 1 м друг от друга (рис. 3, в). Также скопление деревьев слабо проявляется в ельнике зеленомошном (ППП 10) в радиусе двух метров (рис. 3, г). Размещение деревьев ели в горизонтальной проекции древостоев характеризуется случайным распределением (рис. 3, е–л). В то же время в рассматриваемых ельниках отмечается несоответствие однородному пуассоновскому процессу, проявляющееся

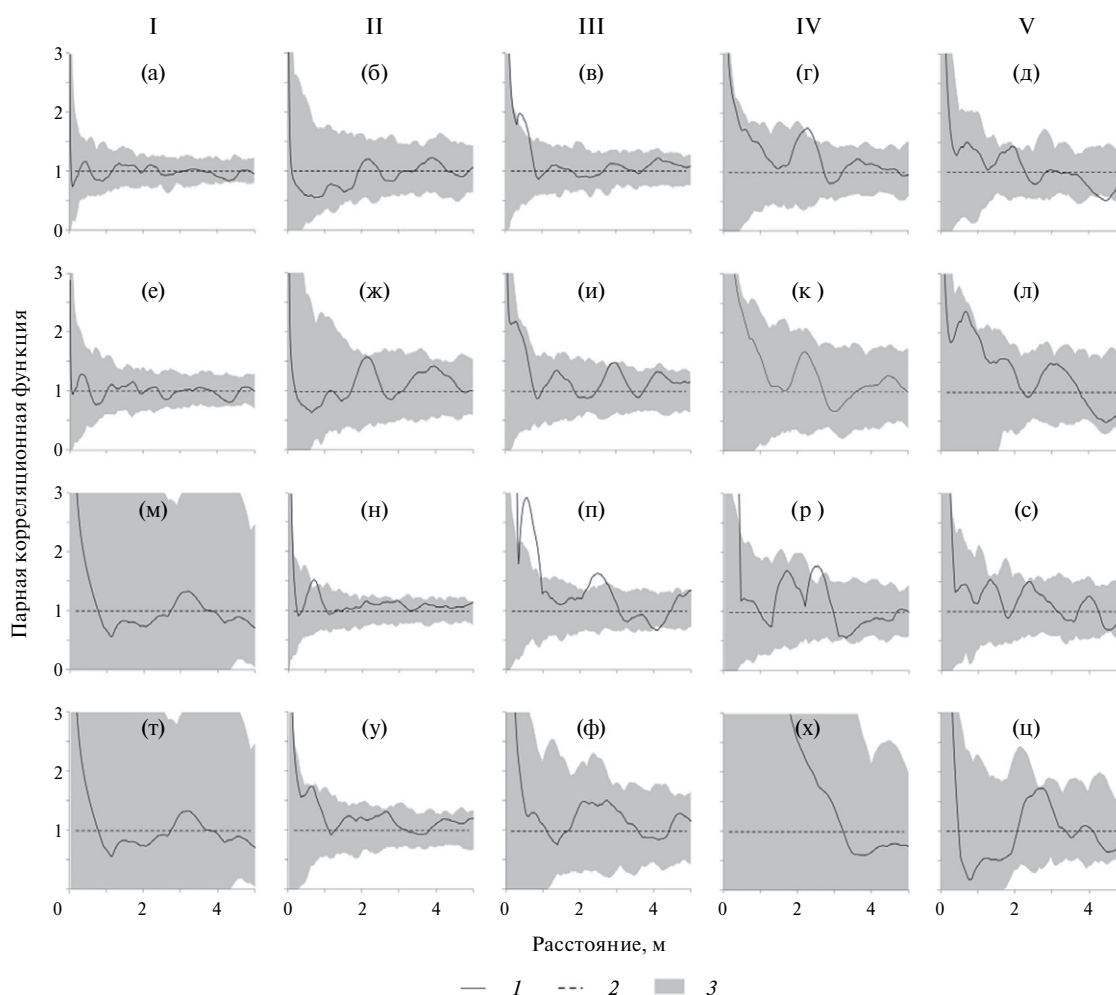


Рис. 3. Проверка нулевой гипотезы о случайности точечного процесса. 1 — эмпирическая парная корреляционная функция $\hat{g}(r)$; 2 — поведение функции $g(r)$ в случае ППС; 3 — область принятия гипотезы о ППС, полученная с помощью 999 генераций однородного процесса Пуассона для: а–д — всех пород деревьев; е–л — деревьев ели; м–с — всех пород подроста; т–ц — подроста ели. Здесь и на следующем рисунке обозначение колонок: I — ельник травяно-зеленомошный (ППП 6); II — ельник сфагновый (ППП 7); III — ельник морошково-сфагновый (ППП 8); IV — ельник зеленомошный (ППП 10); V — ельник кустарничково-зеленомошный (ППП 12).

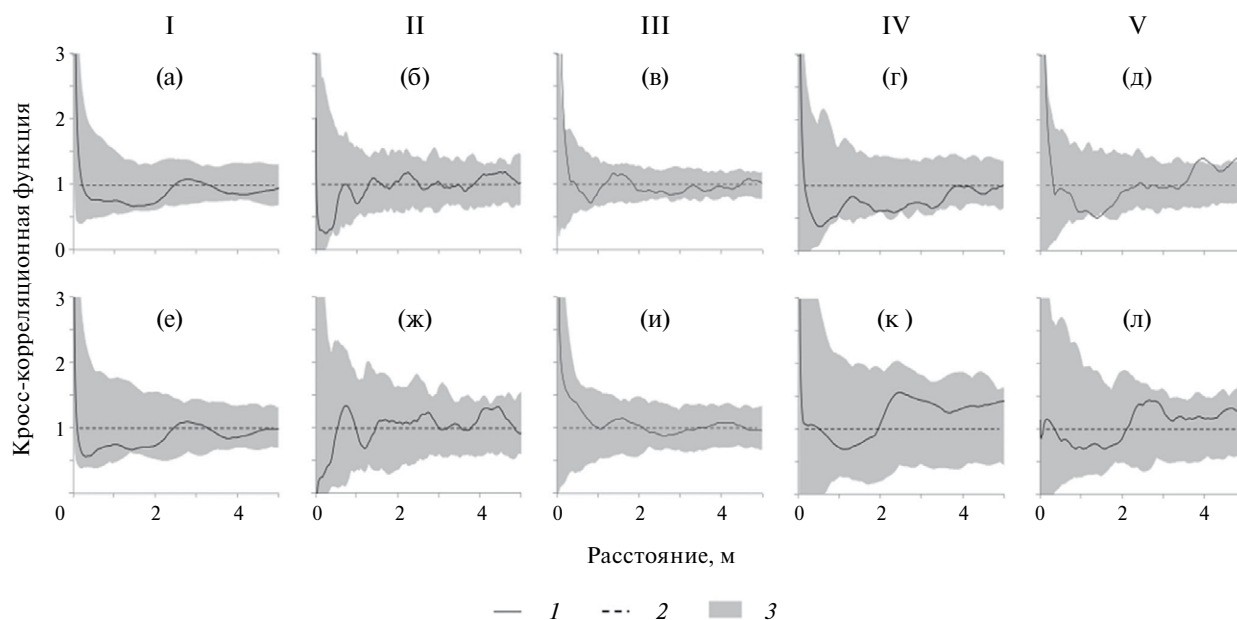


Рис. 4. Проверка нулевой гипотезы о случайности маркирования точечного процесса. 1 — эмпирическая кросс-корреляционная функция $\hat{g}_{ij}(r)$; 2 — поведение функции $g_{ij}(r)$ в случае ППС; 3 — область принятия гипотезы о ППС, полученная с помощью 999 генераций однородного процесса Пуассона для каждой пары категорий древесных растений: а–д — деревья/подрост всех пород; е–л — деревьев/подрост ели.

в групповом размещении подроста. Радиус скопления подроста может варьировать до 4 метров в зависимости от условий произрастания (рис. 3, н–р). Эта агрегированность древесных растений обусловлена порослевым происхождением березы. Подрост ели отличается случайным характером размещения на площади (рис. 3, т–ц).

Дополнительно проведенный с помощью кросс-корреляционной функции $\hat{g}_{ij}(r)$ анализ взаимоотношений между деревьями и подростом демонстрирует случайность маркирования точечных процессов при их совместном размещении на площади (рис. 4, а–д). Пространственные корреляции между древесными растениями прослеживаются лишь на малых расстояниях (до 0.5 м) в ельнике морошково-сфагновом (ППП 8). Здесь чаще наблюдается возобновление березы, образующей биогруппы вокруг материнских деревьев (рис. 4, в). При этом совместное размещение деревьев и подроста ели на площади не зависит друг от друга (рис. 4, е–л).

Вертикальная структура. Анализ вертикальной структуры древостоев притундровых ельников проводили с учетом высоты деревьев и протяженности их крон. Особенности вертикального строения древесного полога в значительной степени зависят от таких факторов, как его сомкнутость, сложность строения древостоя, а также состояния деревьев (Галенко, 2001). В исследованных притундровых ельниках высота прикрепления живых

сучьев кроны (высота поднятия кроны) на стволах деревьев ели варьирует от 0.5 до 11.5 м от шейки корня, в среднем составляя 3.5 м. У березы живая крона начинается на высоте 0.9–14.3 м (в среднем 5.0 м), что превышает показатели по ели. Первые живые сучья молодого поколения сосны в ельнике сфагновом (ППП 7) в среднем располагаются на высоте 2.6 м, а у старого поколения лиственницы в ельнике зеленомошном (ППП 10) — на высоте 9.6 м (табл. 3). С ухудшением условий произрастания высота прикрепления живых сучьев снижается.

При средних высотах ели, варьирующих от 8.9 до 16.7 м в зависимости от типа леса, средняя протяженность их кроны составляет 2.4–8.3 м, или 27.0–49.7% (в среднем 41.0%), общей длины ствола. Протяженность кроны березы больше, чем кроны ели, она располагается в интервале 40.1–62.7% (в среднем 55.6%) высоты березы. Средняя протяженность кроны сосны в ельнике сфагновом (ППП 7) — 2.8 м, а лиственницы в ельнике зеленомошном (ППП 10) — 10.1 м (табл. 3).

Согласно распределению коэффициентов заполнения крон в притундровых еловых лесах Печорского бассейна, было установлено два типа вертикальной структуры древостоев. Наиболее продуктивный древостой ельника травяно-зеленомошного (ППП 6) характеризуется растянутым пологом в вертикальном направлении, когда деревья разнятся по высоте, но схожи по протяженности кроны (рис. 5, а). Такие древостои называют

Таблица 3. Высота поднятия и длина кроны деревьев различных пород в ельниках

Тип леса	Высота поднятия кроны, м			Длина кроны, м		
	ель	береза	другие породы	ель	береза	другие породы
Травяно-зеленомошный (ППП 6)	$\frac{1.8 - 11.5}{5.7}$	$\frac{7.1 - 14.3}{10.4}$	0	$\frac{1.7 - 16.8}{8.3}$	$\frac{4.1 - 10.6}{6.9}$	0
Сфагновый (ППП 7)	$\frac{0.8 - 6.1}{1.8}$	2.5	$\frac{0.8 - 5.1}{2.6}$	$\frac{0.5 - 6.9}{2.4}$	$\frac{1.8 - 4.6}{3.6}$	$\frac{1.0 - 6.7}{2.8}$
Морошково-сфагновый (ППП 8)	$\frac{2.0 - 7.3}{3.6}$	$\frac{0.9 - 8.4}{4.4}$	0	$\frac{1.0 - 10.4}{4.9}$	$\frac{2.4 - 7.6}{5.2}$	0
Зеленомошный (ППП 10)	$\frac{0.5 - 6.8}{3.1}$	$\frac{2.0 - 5.7}{3.5}$	$\frac{7.8 - 12.4}{9.6}$	$\frac{1.0 - 12.8}{6.3}$	$\frac{1.8 - 6.8}{3.7}$	$\frac{8.6 - 12.4}{10.1}$
Кустарничково-зеленомошный (ППП 12)	$\frac{1.3 - 5.7}{3.3}$	$\frac{2.7 - 5.1}{3.8}$	0	$\frac{1.6 - 12.7}{4.9}$	$\frac{1.6 - 9.0}{4.7}$	0

Примечание. В числителе – интервал значений, в знаменателе – среднее значение.

«неярусными» и относят к «диффузной» структуре по классификации В.В. Плотникова (1979). Преобладающим типом вертикальной структуры изученных древостоев является «регулярная понизу» (рис. 5, б–д). При такой структуре деревья, формирующие полог, значительно различаются по высоте, но основания их крон располагаются преимущественно на одном уровне от поверхности почвы.

Результаты исследования показали, что коренные ельники в притундровой зоне характеризуются

высокой степенью изменчивости как диаметров, так и высот деревьев. Это согласуется с выводами предыдущих исследований, проведенных в ельниках Крайнего Севера. Согласно работам С.В. Ярославцева (1992) и Б.А. Семенова с соавторами (1998), коэффициент колебания диаметров еловой части древостоев может превышать 24% и достигать 48%, а в редких случаях даже 90%. Кроме того, коэффициент варьирования высот деревьев изменяется в пределах от 24 до 46%.

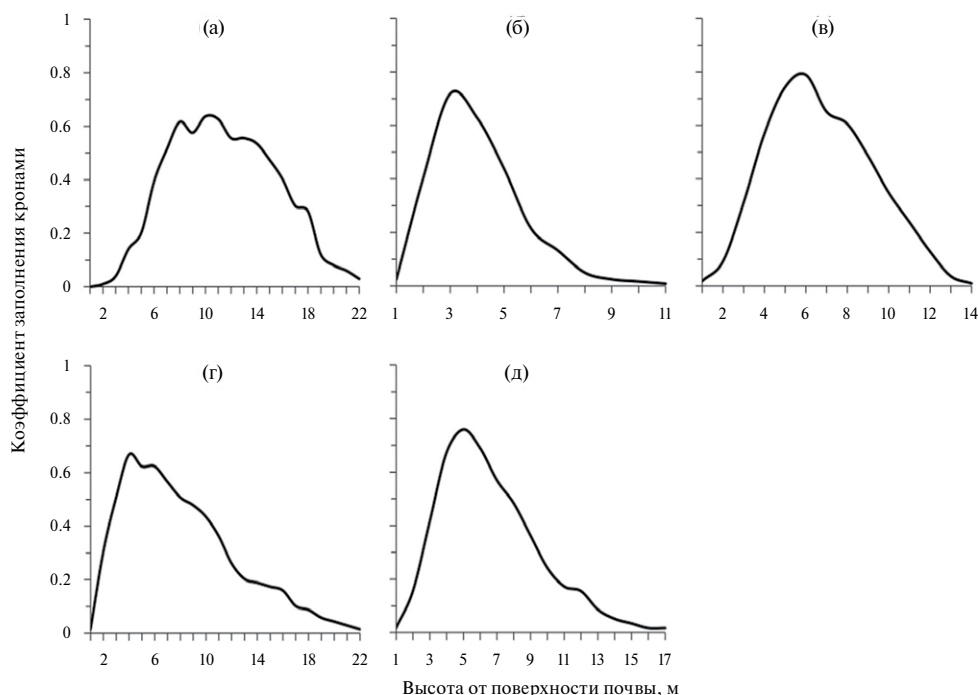


Рис. 5. Распределение коэффициентов заполнения пространства кронами деревьев в притундровых ельниках: а – травяно-зеленомошном (ППП 6); б – сфагновом (ППП 7); в – морошково-сфагновом (ППП 8); г – зеленомошном (ППП 10); д – кустарничково-зеленомошном (ППП 12).

Исследователи отмечают, что малонарушенные притундровые ельники европейской части России характеризуются разновозрастной структурой входящих в их состав древесных пород (Гусев, 1978; Ярославцев, 1986; Чертовской и др., 1987; Семенов, 1998; и др.). Это во многом связано с тем, что ельники реже подвержены воздействию пожаров по сравнению со светлохвойными лесами из сосны и лиственницы. Ключевым фактором устойчивости этих лесов является сбалансированность и взаимосвязанность всех этапов развития лесного сообщества, регулируемых биотическими и абиотическими факторами (Стороженко, 2022).

В отличие от более сомкнутых древостоев и подростов ельников северной и средней тайги Печорского региона, древесный полог притундровых ельников характеризуется разреженным и менее агрегированным распределением деревьев (Манов, Кутявин, 2018, 2021). Это связано с низкой всхожестью семян ели, а также развитым травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым покровом. Таким образом, ель в данных условиях произрастания практически не испытывает конкуренции с соседними деревьями за свет и почвенное минеральное питание. По мнению К.А. Harper et al. (2011), в результате адаптации лесных сообществ к современным изменениям климата горизонтальная структура древостоев в субарктических лесах, включая экотон лес-тундра, будет становиться более агрегированной.

Изучение строения ельников по длине крон на Крайнем Севере европейской части России проводилось ранее С.В. Ярославцевым (1985) и Б.А. Семеновым с соавторами (1998). Согласно их исследованиям, в разновозрастных ельниках средняя протяженность кроны деревьев ели составляет 68.9 и 76.9% соответственно, что заметно выше полученных нами результатов (41.0%). Аналогичная тенденция наблюдалась и для березы: 66.9% против 55.6%. Мы предполагаем, что основная причина различий в средних показателях длины кроны заключается в разном соотношении возрастных групп деревьев в насаждениях. С увеличением возраста древостоев в связи с отмиранием нижних сучьев крона деревьев приподнимается над поверхностью. В ельниках, изученных нами, средняя высота прикрепления первых живых сучьев у ели составляет 3.5 м, березы — 4.9 м, что значительно превышает данные, приводимые в литературе (Семенов и др., 1998), — 1.7 и 2.7 м соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что коренные притундровые ельники на северо-западе Республики Коми характеризуются высокой степенью дифференциации древесных растений по размерным и возрастным параметрам. В

горизонтальной плоскости деревья в древостоях распределены преимущественно случайным образом, без выраженной агрегированности. В вертикальной структуре полога наблюдаются как «диффузные» типы строения (с деревьями разной высоты и схожей протяженностью крон), так и более распространенные «регулярные понизу» типы (с деревьями разной высоты, но одинаковым уровнем оснований крон). Такая структурная организация древостоев обеспечивает высокую устойчивость притундровых ельников к негативным природным факторам и способствует их длительному самоподдерживанию в переходном экотоне лес-тундра европейского Северо-Востока. Полученные в ходе исследования данные вносят вклад в понимание адаптивных механизмов функционирования малонарушенных лесных экосистем Крайнего Севера в условиях меняющегося климата.

Авторы выражают глубокую благодарность доктору биологических наук Капитолине Степановне Бобковой, под руководством которой были заложены объекты исследования и начаты работы на них.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарев А.И., Секретенко О.П. Особенности горизонтальной структуры древесного яруса ценопопуляции *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в лесотундровом экотоне на полуострове Таймыр // Экология. 2024. № 1. С. 22–33.
- Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.
- Галенко Э.П. Радиационный режим соснового фитосенноза как элемент энергообмена // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 91–102.
- Гусев И.И. Продуктивность ельников Севера. Л.: ЛГУ, 1978. 232 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237–1250.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Изд-во АН СССР, 1976. С. 5–320.
- Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Лесотаксационный справочник по северо-востоку европейской части Российской Федерации:

(нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей и Республики Коми). Архангельск: СевНИИЛХ: Плата Севера, 2012. 672 с.

Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 71–78.

Манов А.В., Кутявин И.Н. Горизонтальная структура древостоев и подростов северотаежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье // Лесной журнал. 2018. № 6. С. 78–88.

Манов А.В., Кутявин И.Н. Пространственные взаимосвязи в размещении древесных растений в среднетаежных коренных ельниках верховьев реки Печоры // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 82–95.

Манов А.В. Структура, динамика роста и продуктивность древостоев притундровых ельников Печорского бассейна: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Архангельск: АГТУ, 2009. 18 с.

Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.

Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.

Проскуряков М.А. Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.

Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П. Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: СевНИИЛХ, 1998. 332 с.

Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с.

Стороженко В.Г. Формирование возрастных структур коренных таежных ельников Европейской России // Лесоведение 2022. № 1. С. 3–12.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Цветков В.Ф. Лесной биогеоценоз. Архангельск: АГТУ, 2004. 268 с.

Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Шамин А.А. Практическое пособие по исследованию притундровых лесов. Архангельск: АИЛИЛХ, 1977. 35 с.

Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Смолоногов Е.П., Вегерин А.М., Мироненко О.Н., Тихменев Е.А., Листов А.А. Притундровые леса. М.: Агропромиздат, 1987. 168 с.

Ярославцев С.В. Закономерности строения и нормативы таксации ельников Крайнего Севера: автореф. дис. ... кандидата с.-х. наук: 06.03.02. Киев, 1985. 18 с.

Ярославцев С.В. Возрастное строение ельников Крайнего Севера // Лесной журнал. 1986. № 3. С. 9–13.

Ярославцев С.В. Особенности строения ельников Крайнего Севера // Лесной журнал. 1992. № 4. С. 29–32.

Ярославцев С.В. Характеристика естественного возобновления в притундровых ельниках Европейского Севера // Современные проблемы притундровых лесов: Мат-лы Всероссийской конференции с международным участием. Архангельск: САФУ им. М.В. Ломоносова, 2012. С. 284–288.

Baddeley A., Turner R. Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns // Journal of Statistical Software. 2005. V. 12. № 6. P. 1–42.

Gavrikov V.L., Stoyan D. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies // Environmental and Ecological Statistics. 1995. V. 2. № 4. P. 331–344.

Gavrikov V.L., Grabarnik P.Ya., Stoyan D. Trunk-top relations in a Siberian pine forest // Biometrical Journal. 1993. V. 35. № 4. P. 487–498.

Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D. Correct testing of mark independence for marked point patterns // Ecological Modelling. 2011. V. 222. № 23–24. P. 3888–3894.

Harper K.A., Danby R.K., De Fields D.L., Lewis K.P., Trant A.J., Starzomski B.M., Savidge R., Hermanutz L. Tree spatial pattern within the forest–tundra ecotone: a comparison of sites across Canada // Canadian Journal of Forest Research. 2011. V. 41. № 3. P. 479–489. doi: 10.1139/X10-221

Pretzsch H., Schütze G. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands // European Journal of Forest Research. 2016. V. 135. № 1. P. 1–22.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022.

Stoyan D., Penttinen A. Recent applications of point process methods in forestry statistics // Statistical Science. 2000. V. 15. № 1. P. 61–78.

Suzuki R., Shimodaira H. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering // Bioinformatics. 2006. V. 22. № 12. P. 1540–1542. doi: 10.1093/bioinformatics/btl117

Wiegand T., Moloney K.A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos. 2004. V. 104. № 2. P. 209–229.

Structural Organisation of Native Sub-Tundra Spruce Forests in the Pechora River Basin in the South-West of the Komi Republic

A. V. Manov¹, *, I. N. Kutyavin¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, Kommunisticheskaya st. 28, Syktyvkar, 167982 Russian Federation*

*E-mail: manov@ib.komisc.ru

The paper presents the results of a comprehensive study of the structural organisation of indigenous sub-tundra's spruce forests in the Pechora River basin in the northwest of the Komi Republic. The main components of the spruce phytocoenoses' structure were analysed, including the size, age and spatial characteristics of the tree layer and the undergrowth. It has been established that stands of sub-tundra spruce forests are characterised by a high degree of variability in trees' inventory indicators. The coefficients of variation in trunk diameters and heights reach 55 and 40%, respectively, even within a single species – Siberian spruce. Analysis of the age structure of tree stands revealed two types: relatively uneven-aged with a predominance of ascending series' generations and absolutely uneven-aged with a group mixture of trees of different ages. The latter correspond to climax phytocoenoses with continuous self-reproduction. Spatial structure assessment conducted using the point process methods showed that trees in the stands are distributed mainly randomly, without pronounced aggregation. However, the undergrowth formed clusters, especially due to the seedling regeneration of birch. In the vertical structure of the canopy of sub-tundra spruce forests, both "diffuse" types of structure (trees vary in height, but are similar in the total height of the crown) and "regular at the bottom" types (trees vary in height, but the bases of their crowns are at the same level) are observed. The data obtained contribute to the understanding of the mechanisms of intact forest communities' functioning in the Far North under the conditions of a changing climate.

Keywords: sub-tundra spruce forests, native forests, tree stands structure, undergrowth structure, age structure, spatial structure, Pechora river basin.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Biology, Komi SC, UB of the RAS "Zonal patterns of dynamics of structure and productivity of primary and anthropogenically-affected phytocoenoses in forest and swamp ecosystems of the European North-West of the Russian Federation (No. 122040100031-8. (2022-2024)).

REFERENCES

- Baddeley A., Turner R., Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns, *Journal of Statistical Software*, 2005, Vol. 12, No. 6, pp. 1–42.
- Bondarev A.I., Sekretenko O.P., Osobennosti gorizonta'noi struktury drevesnogo yarusy tsenopopulyatsii *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. v lesotundrovom ekotone na poluostrove Taimyr (Horizontal pattern of trees in the cenopopulation of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. in the forest tundra ecotone on the Taimyr Peninsula), *Ekologiya*, 2024, No. 1, pp. 22–33.
- Buzykin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebopros R.G., *Analiz struktury drevesnykh tsenozov* (Analysis of the wooded coenoses), Novosibirsk: Nauka, 1985, 94 p.
- Chertovskoi V.G., Semenov B.A., Shamin A.A., *Prakticheskoe posobie po issledovaniyu predtundrovyykh lesov* (A practical guide to studying pre-tundra forests), Arkhangelsk: AILiLKh, 1977, 35 p.
- Chertovskoi V.G., Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Smolonogov E.P., Vegerin A.M., Mironenko O.N., Tikhmenev E.A., Listov A.A., *Predtundrovye lesa* (Pre-tundra forests), Moscow: Agropromizdat, 1987, 168 p.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Faktyory regulatsii ekosistem elovykh lesov* (Controlling factors in spruce forest ecosystems), Leningrad: Nauka, 1983, 318 p.
- Galenko E.P., Radiatsionnyi rezhim osnovnogo fitotsenozy kak element energoobmena (Radiation regime of pine phytocenosis as an element of energy exchange), In: *Bioproduktsionnyi protsess v lesnykh ekosistemakh Severa* (Bioproduction process in forest ecosystems of the North), Saint Petersburg: Nauka, 2001, pp. 91–102.
- Gavrikov V.L., Grabarnik P.Ya., Stoyan D., Trunk-top relations in a Siberian pine forest, *Biometrical Journal*, 1993, Vol. 35, No. 4, pp. 487–498.
- Gavrikov V.L., Stoyan D., The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies, *Environmental and Ecological Statistics*, 1995, Vol. 2, No. 4, pp. 331–344.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D., Correct testing of mark independence for marked point patterns,

- Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 23–24, pp. 3888–3894.
- Gusev I.I., *Produktivnost' el'nikov Severa* (Productivity of spruce forests of the North), Leningrad: LGU, 1978, 232 p.
- Harper K.A., Danby R.K., De Fields D.L., Lewis K.P., Trant A.J., Starzomski B.M., Savidge R., Hermanutz L., Tree spatial pattern within the forest–tundra ecotone: a comparison of sites across Canada, *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, Vol. 41, No. 3, pp. 479–489. DOI: 10.1139/X10-221
- Ipatov V.S., Tarkhova T.N., Kolichestvennyi analiz tsenoticheskikh effektiv v razmeshchenii derev'ev po territorii (Coenotic contribution to distribution patterns of trees: a quantitative study), *Botanicheskii zhurnal*, 1975, Vol. 60, No. 9, pp. 1237–1250.
- Korchagin A.A., Stroenie rastitel'nykh soobshchestv (Structure of plant communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1976, Vol. 5, pp. 5–319.
- Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint-Petersburg: Nauka, 2006, 337 p.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* (Patterns in dynamics of forest stands: principles and models), Novosibirsk: Nauka, 2013, 207 p.
- Lesotaksatsionnyi spravochnik po severo-vostoku evropeiskoi chasti Rossiiskoi Federatsii* (Handbook on the forest taxation in northeast of European part of the Russian Federation), Arkhangel'sk: SevNIILKh: Pravda Severa, 2012, 672 p.
- Manov A.V., Kutyavin I.N., Gorizonta'naya struktura drevostoev i podrosta severotaezhnykh korennykh el'nikov chernichno-sfagnovykh v Priural'e (Horizontal structure of forest stands and new growth of Northern taiga virgin blueberry-sphagnum spruce forests in Cisurals), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal.*, 2018, No. 6, pp. 78–88.
- Manov A.V., Kutyavin I.N., Prostranstvennye vzaimosvyazi v razmeshchenii drevesnykh rastenii v srednetaezhnykh korennykh el'nikakh verkhov'ev reki Pechory (Spatial interrelations in the placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce forests of the upper reaches of the Pechora River), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2021, No. 2, pp. 82–95.
- Manov A.V., *Struktura, dinamika rosta i produktivnost' drevostoev pritundrovnykh el'nikov Pechorskogo basseina. Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk* (Structure, growth dynamics and productivity of forest stands of tundra spruce forests of the Pechora basin. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Arkhangel'sk: AGTU, 2009, 18 p.
- Mazing V.V., Chto takoe struktura biogeotsenoza (What is the structure of biogeocoenosis?), In: *Problemy biogeotsenologii* (Challenges in biogeocoenology), Moscow: Nauka, 1973, pp. 71–78.
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Plotnikov V.V., *Evolutsiya struktury rastitel'nykh soobshchestv* (Evolution of structure of plant communities), Moscow: Nauka, 1979, 276 p.
- Pretzsch H., Schütze G., Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands, *European Journal of Forest Research*, 2016, Vol. 135, No. 1, pp. 1–22.
- Proskuryakov M.A., *Gorizonta'naya struktura gornyykh temnokhvoinnykh lesov* (Horizontal structure of montane dark coniferous forests), Alma-Ata: Nauka, 1983, 215 p.
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022.
- Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Chibisov G.A., Elizarov F.P., *Pritundrovye lesa Evropeiskoi chasti Rossii: priroda i vedenie khozyaistva* (Tundra forests in European part of Russia: environment and management), Arkhangel'sk: Izd-vo SevNIILKh, 1998, 332 p.
- Storozhenko V.G., Formirovaniye vozrastnykh struktur korennykh taezhnykh el'nikov Evropeiskoi Rossii (Formation of age structures of indigenous taiga spruce forests in European Russia), *Lesovedenie*, 2022, No. 1, pp. 3–12.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Stoyan D., Penttinen A., Recent applications of point process methods in forestry statistics, *Statistical Science*, 2000, Vol. 15, No. 1, pp. 61–78.
- Suzuki R., Shimodaira H., Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering, *Bioinformatics*, 2006, Vol. 22, No. 12, pp. 1540–1542. DOI: 10.1093/bioinformatics/btl117
- Tsvetkov V.F., *Lesnoi biogeotsenoz* (Forest biogeocoenosis), Arkhangel'sk: Izd-vo AGTU, 2004, 267 p.
- Wiegand T., Moloney K.A., Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology, *Oikos*, 2004, Vol. 104, No. 2, pp. 209–229.
- Yaroslavtsev S.V., Kharakteristika estestvennogo vobnovleniya v pritundrovnykh el'nikakh Evropeiskogo Severa (Characteristics of natural regeneration in tundra spruce forests of the European North), *Sovremennye problemy pritundrovnykh lesov* (Modern problems of sub-tundra forests), Arkhangel'sk, Proc. of the All-Russian Conf. with international participation, Arkhangel'sk: SAFU im. M.V. Lomonosova, pp. 284–288.
- Yaroslavtsev S.V., Osobennosti stroeniya el'nikov Krainego Severa (Features of the structure of spruce forests in the Far North), *Lesnoi zhurnal*, 1992, No. 4, pp. 29–32.
- Yaroslavtsev S.V., Vozrastnoe stroenie el'nikov Krainego Severa (Age structure of spruce forests of the Far North), *Lesnoi zhurnal*, 1986, No. 3, pp. 9–13.
- Yaroslavtsev S.V., *Zakonomernosti stroeniya i normativy taksatsii el'nikov Krainego Severa. Avtoref. diss. kandidata s.-kh. nauk*: (Patterns of structure and taxation standards of spruce forests in the Far North. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Kiev, 1985, 18 p.