

УДК 630*228.81:582.475.3(282.247.11.042)

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ВЗАИМОСВЯЗИ В РАЗМЕЩЕНИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ ПЕЧОРЫ

А. В. Манов, И. Н. Кутявин

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

E-mail: manov@ib.komisc.ru, kutjavin-ivan@rambler.ru

Поступила в редакцию 04.12.2020 г.

В результате исследований выявлено, что среднетаежные коренные ельники разных типов, спонтанно развивающиеся в условиях предгорий Северного Урала в бассейне верхнего течения р. Печоры, характеризуются общими чертами строения древостоев и подроста. Отмечена большая вариабельность деревьев по объему ствола, а подроста – по высоте. Древостои образуют циклично-разновозрастный тип структуры. Приведены расчетные данные, полученные с помощью пространственной статистики и анализа точечных процессов. В еловых сообществах независимо от условий местопроизрастания выражено агрегированное распределение молодых особей древесных растений, которое на более взрослых стадиях генерации переходит в случайное. Тестирование с помощью парной корреляционной функции $g_j(r)$ пространственных отношений между древесными растениями показало, что подрост разных категорий крупности размещается на площади на расстоянии до 1 м друг от друга. Между подростом и деревьями пространственные взаимосвязи не прослеживаются. Деревья демонстрируют независимое друг от друга размещение на площади. Напряженность конкурентных отношений между древесными растениями в коренных еловых сообществах верховьев р. Печоры обусловливается плотностью размещения особей на площади и занимаемым ими фитосоциальным статусом.

Ключевые слова: ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., конкурентные взаимоотношения, пространственная структура, древостой, подрост.

DOI: 10.15372/SJFS20210208

ВВЕДЕНИЕ

Верховье Печоры – регион, где сохранились массивы спонтанной темнохвойной тайги с уникальной типологической и популяционно-генетической структурой, являющиеся эталоном биосистем и существующие в состоянии динамического равновесия в течение длительного времени. На этой территории доминируют еловые и елово-пихтовые леса с примесью кедра *Pinus* L. и мелколиственных пород. На дренированных участках произрастают ельники зеленомошной группы типов, а плохо дренированные площади занимают в той или иной степени заболоченные ельники (Производительные силы..., 1954; Леса..., 1999). Рассматриваемая нами территория располагается в буферной зоне Печоро-Илычского биосферного заповедника (под-

зона средней тайги). Функционирование лесов, где отсутствует прямое антропогенное влияние, обусловлено природными процессами и экологическими факторами. Периодические естественные нарушения (природные пожары, ветровалы, болезни, вспышки насекомых-вредителей, экстремальные погодные условия и естественная гибель деревьев от старости) формируют в массивах спонтанной тайги мозаику лесных сообществ, находящихся на разных стадиях восстановительной сукцессии (Громцев, 2008). Благодаря формированию временной и пространственной дифференциации ценопопуляций ельников лесовозобновительный процесс в них непрерывен. Этим определяются разновозрастность и разнородность размеров деревьев, а также горизонтальная и вертикальная расчлененность полога древостоев (Дыренков, 1984).

В сложных по видовому составу и возрасту лесах проявляются разносторонние конкурентные отношения между особями одного и разных видов растений, а также растений из разных ярусов за питательные элементы в почве и жизненное пространство (Факторы..., 1983). Здесь ель *Picea A. Dietr.*, являясь доминантом-эдификатором растительного сообщества, трансформирует экологические условия для подчиненных ярусов и обуславливает их пространственный ритм размещения (Ипатов и др., 2009). Конкурентные взаимоотношения растений приводят к формированию пространственной структуры ценозов, которая во многом определяет устойчивость и продуктивность таежных экосистем (Кузьмичев, 2013). Основываясь на анализе структуры древостоев и их динамики, можно проследить за индивидуальными взаимоотношениями деревьев (Усолецев, 2013). Реакция деревьев на влияние соседей в зависимости от занимаемого ими фитосоциального статуса проявляется или как гибель, или как выживание (Gavrikov, Stoyan, 1995). Структурная организация коренных лесов в верховьях Печоры остается малоизученной (Пахучий, 1999; Бобкова и др., 2007; Кутявин, 2018).

Цель работы – оценить структуру древостоев и взаимосвязи деревьев в коренных среднетаежных ельниках зелено- и долгомошной групп типов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали естественно развивающиеся спелые и перестойные ельники зелено- и долгомошной групп типов в массиве темнохвойной тайги предгорий Северного Урала в верховьях Печоры (62°05'–62°03' с. ш.; 58°24'–58°27' в. д.; 181–270 м над ур. м.). Их древесный ярус образован елью сибирской *Picea obovata* Ledeb. В качестве примеси в разном соотношении присутствуют сосна кедровая сибирская (сибирский кедр) *Pinus sibirica* Du Tour, пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb., береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., береза повислая *B. pendula* Roth, осина обыкновенная *Populus tremula* L. В подросте чаще доминирует ель сибирская. Сопутствующие виды те же, что представлены в древостое. Изучаемые фитоценозы формируются на типичных для средней подзоны тайги подзолистых почвах. Они относятся к коренным лесным сообществам, развивающимся по естественным законам природы без вмешательства человека. Краткая характеристика древостоев и подраста представлена в табл. 1.

Полевой материал собирали в 2015, 2017 и 2018 гг. на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных в пяти типах еловых сообществ по общепринятым методам с учетом ОСТ 56-69-83 (1983). Их площадь 0.2–0.3 га. На каждой ППП проводили сплошной пере-

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев и подраста в коренных ельниках верховьев р. Печоры

Тип ельников (№ ППП)	Состав древостоя и подраста	Порода	Амплитуда возраста (средний возраст), лет	Густота, шт. га ⁻¹	Запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹	Средние	
						высота, м	диаметр, см
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Древостой</i>							
Черничный влажный (2)	4Е4К1П1Б	Ель	88–244 (167)	330	148	15	22
		Пихта	51–199 (115)	330	30	8	11
		Кедр	189–253 (221)	60	129	22	51
		Береза	120–216 (175)	55	36	19	28
		Всего		775	343		
Папоротниково-кисличный (4)	6Е2П1К1Б	Ель	34–249 (113)	495	176	11	16
		Пихта	33–227 (107)	305	48	10	14
		Кедр	134–303 (194)	15	37	21	46
		Береза	169–188 (178)	40	39	22	33
		Всего		855	300		
Черничный свежий (6)	5Е2П2К1Б	Ель	39–234 (99)	479	128	10	13
		Пихта	35–181 (105)	517	50	10	13
		Кедр	105–245 (207)	21	47	24	44
		Береза	63–203 (162)	21	13	18	26
		Всего		1038	238		

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
Долгомошный (7)	8Е1К1Б ед. Ос, П	Ель	83–234 (166)	517	142	15	18
		Пихта	100–130 (118)	17	0.3	7	8
		Кедр	63–202 (126)	40	10	9	14
		Береза	105–196 (165)	37	10	15	20
		Осина	198	3	3	18	34
		Всего		614	165.3		
Разнотравно- черничный (8)	8Е1Ос1Б + П ед. К	Ель	59–246 (189)	348	180	18	23
		Пихта	37–164 (80)	260	7	6	8
		Кедр	72–157 20)	32	4	12	15
		Береза	193–219 (210)	16	10	21	28
		Осина	271–288 (280)	8	21	26	64
		Всего		664	222		
<i>Подрост</i>							
Черничный влажный (2)	6ПЗЕ1Б + К	Ель		1340		1.1	
		Пихта		2220		1.7	
		Кедр		100		0.2	
		Береза		280		0.9	
		Всего		3940			
Папоротниково- кисличный (4)	5Е4П1Б + К	Ель		1400		0.8	
		Пихта		1180		1.9	
		Кедр		100		0.5	
		Береза		160		1.2	
		Всего		2840			
Черничный свежий (6)	6Е2Б1П1К	Ель		1638		1.6	
		Пихта		238		1.8	
		Кедр		225		0.7	
		Береза		425		1.0	
		Всего		2526			
Долгомошный (7)	6Е2Б1П1К + Ос	Ель		1700		1.4	
		Пихта		224		2.0	
		Кедр		212		1.5	
		Береза		476		0.6	
		Осина		136		1.6	
		Всего		2748			
Разнотравно- черничный (8)	4ЕЗБ2П1К	Ель		2368		0.6	
		Пихта		512		0.9	
		Кедр		272		0.4	
		Береза		1920		0.8	
		Всего		5072			

Примечание. Формула состава древостоя и подроста: Е – ель сибирская; П – пихта сибирская; К – сибирский кедр; Б – березы пушистая и повислая; Ос – осина обыкновенная и коэффициент состава. Единица коэффициента состава соответствует 10 % запаса данной породы в общем запасе древостоя или количества данной породы в общем количестве подроста. Доля участия породы: «+» – 2–5 %; «ед.» – < 2 %.

чет деревьев по диаметру, высоте и состоянию. Подрост учитывали на участке ППП площадью 0.05–0.08 га. Его оценивали по породе, высоте и категории состояния. К древостою относили деревья с диаметром ствола ≥ 6 см на высоте 1.3 м. Остальную часть древесных растений относили к подросту. Возраст деревьев определяли путем

подсчета годичных слоев на образцах древесины (кернах), отобранных возрастным буром у 20–30 % деревьев, составляющих древесный ярус. Размещение деревьев и подроста на площади оценивали в прямоугольных координатах (X, Y) с точностью 0.01 м при помощи прибора для инвентаризации леса Postex Laser Haglof.

Анализ размерной структуры древесных растений изучаемых ельников основан на изменчивости запасов стволовой древесины древостоев и высоты подроста. Для количественной оценки размеров древесных растений в насаждениях применяли статистические показатели асимметрии (A), эксцесса (E) и коэффициента вариации (CV), которые рассматривались нами по Г. Ф. Лакину (1990) и И. И. Гусеву (2002). Дополнительным инструментом для сравнения неравенства распределения древесных растений по размерам послужил коэффициент Джини (CG), использование которого для этих целей предложили С. Damgaard и J. Weinter (2000). Коэффициент Джини может принимать значения от 0 до 1. При $CG = 0$ все растения относятся к одному размеру. Чем выше значение CG , тем сильнее проявляется неравенство в размерах растений. Разность размеров особей древесных растений можно представить в виде кривой Лоренца, известной из анализа неравенства доходов населения. Кривая Лоренца позволяет судить о степени неоднородности размерных признаков растений по ее изгибу. Чем больше область между линией биссектрисы (абсолютное равенство) и кривой Лоренца, тем значительнее неравенство в размерах особей. Отношение площади фигуры, ограниченной прямой абсолютного равенства и кривой Лоренца, к площади всего треугольника под кривой Лоренца равно величине коэффициента Джини (Damgaard, Weinter, 2000). Расчеты величин описательной статистики, коэффициента Джини и кривой Лоренца проводили средствами компьютерной программы MS Excel.

Для характеристики строения древостоев по возрасту использовали распределения числа деревьев и запаса древесины по 20-летним градациям их возраста, которую визуализировали для каждой ППП в виде столбчатых диаграмм. Чтобы установить тип возрастной структуры рассматриваемых нами древостоев, использовали две классификации, разработанные Г. Е. Коминым, И. В. Семечкиным (1970) и С. А. Дыренковым (1984) для таежных лесов. Авторы выделяют следующие варианты возрастной структуры: абсолютно одновозрастные, одновозрастные, условно разновозрастные, ступенчато разновозрастные, циклично разновозрастные и абсолютно разновозрастные (Комин, Семечкин, 1970), абсолютно одновозрастные, условно одновозрастные, абсолютно разновозрастные с равномерным смешением деревьев, абсолютно

разновозрастные с групповым смешением деревьев, относительно разновозрастные с демулационными фазами динамики, относительно разновозрастные дигрессивных фаз динамики и относительно разновозрастные с разрывом непрерывной цепи поколений (Дыренков, 1984). Используя схемы строения древесного полога, предложенные авторами, и полученные нами распределения деревьев по их возрасту и древесному запасу, определяли тип возрастной структуры.

С целью выявления пространственной структуры древостоев и подроста применяли метод точечных процессов, где «точки» – положения оснований стволов древесных растений в двумерном пространстве (Gavrikov et al., 1993). Дополнительную информацию, содержащую сведения о размерах, породах и других характеристиках растений, описывали маркированным точечным процессом. Простой математической моделью пространственных точечных процессов служит однородный процесс Пуассона, при котором «точки» располагаются случайным образом. Классический анализ точечных процессов основан на проверке нулевой гипотезы о полной пространственной случайности (ППС) (Stoyan, Penttinen, 2000).

В качестве статистического инструмента для выявления пространственных зависимостей использовали простую в интерпретации и носящую неаккумуляционный характер 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 некоторого заданного значения. Проверку гипотезы о ППС при рассмотрении свойств второго порядка проводили с помощью симуляций Монте-Карло. Данный способ заключается в оценке значимости отклонения эмпирического значения $\hat{g}(r)$ -функции от теоретического $g(r)$. Области с верхними (95 %) и нижними (5 %) доверительными интервалами принятия нулевой гипотезы о ППС рассчитаны на основе 999 генераций однородного процесса Пуассона (Wiegand, Moloney, 2004). Высокое число генераций позволяет уменьшить вероятность ошибки первого рода (Grabarnik et al., 2011). Точечный процесс определяли как агрегированный (сгруппированный), случайный или регулярный (равномерный), если значение $\hat{g}(r)$ было соответственно выше, равно или ниже, чем доверительные интервалы.

Изучение пространственных отношений между древесными растениями проводилось с помощью кросс-корреляционной функции $g_{ij}(r)$, которая, как и парная корреляционная, 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 $g(r)$.

Аналогом парной корреляционной является радиальная функция распределения, эффективность которой показана А. И. Бузыкиным с соавторами (1985) и О. П. Секретенко (1984) на примере изучения конкурентных отношений между деревьями в одновозрастных древостоях. Однако использование этой функции затруднено отсутствием до настоящего времени компьютерного программного обеспечения для статистической обработки пространственных данных.

Для выявления отличий в пространственных структурах древостоев и подроста в смешанных по составу и сложных по строению изучаемых ельниках проведено их деление по условным категориям крупности и видам древесных растений. На ППП рассмотрены позиции деревьев: всех, мелких (объемом $< 0.2 \text{ м}^3$), крупных ($\geq 0.2 \text{ м}^3$), доминанты ели и сопутствующих пород, а также подроста: всего, мелкого (высотой $< 0.5 \text{ м}$), крупного ($\geq 0.5 \text{ м}$), елового и сопутствующих пород. Деление растений на большее число категорий приводит к ослаблению пространственных эффектов из-за малой выборки (Фардеева и др., 2008).

Пространственные закономерности древостоев и подроста выявляли при помощи парной корреляционной функции $g(r)$ с использованием статистического пакета Spatstat (Baddeley, Turner, 2005) в программной среде The R Project... (2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на относительно широкое распространение ели сибирской на европейском Севере, ее крупные массивы остались нетронутыми преимущественно в предгорьях Урала (Бобкова и др., 2006). Здесь она формирует смешанные по составу и сложные по строению древостои без явно выраженных ярусов (см. табл. 1).

Размеры стволов деревьев – один из наиболее лабильных показателей компонентов структуры древостоев даже в одновозрастных насаждениях. Дифференциация размеров деревьев в древостоях влияет на режим использования наземных экологических и почвенных питательных ресурсов ценозов, что может оказать существенное влияние на конкурентные взаимодействия растений за свет и минеральные вещества (Факторы..., 1983; Pretzsch, Schütze, 2016).

Сравнение рядов распределения деревьев по объему стволов показывает очень высокую их вариабельность ($CV > 100\%$) (табл. 2).

Во всех исследуемых нами ельниках преобладают деревья меньше среднего объема, что характеризуется большой правосторонней асимметрией ($A > 1$). При этом ряды распределения

Таблица 2. Статистические характеристики строения древостоев ельников по объему ствола (м^3) и подроста по высоте (м)

Древесные растения	Параметр	№ ППП				
		2	4	6	7	8
Деревья	$M \pm t_M$	0.44 ± 0.05	0.35 ± 0.06	0.23 ± 0.04	0.27 ± 0.02	0.36 ± 0.04
	p	12.3	15.7	15.7	7.5	12.4
	CV	153.1	205.4	248	102.2	160.1
	A	2.3	2.9	4.3	1.8	4.8
	E	5.9	8.5	21.2	6.5	35.8
	CG	0.09	0.05	0.04	0.11	0.12
Подрост	$M \pm t_M$	1.55 ± 0.10	1.67 ± 0.10	1.42 ± 0.08	1.74 ± 0.03	1.20 ± 0.05
	p	5	6.1	5.7	2.1	4.2
	CV	72.9	79.4	80.4	54.9	87.7
	A	0.7	0.4	1.1	0.7	1.5
	E	-0.4	-1.1	0.5	0.8	1.7
	CG	0.28	0.22	0.21	0.24	0.16

Примечание. M – среднее значение; t_M – стандартная ошибка среднего значения; p – точность опыта, %; CV – коэффициент вариации, %; A – асимметрия; E – эксцесс; CG – коэффициент Джини.

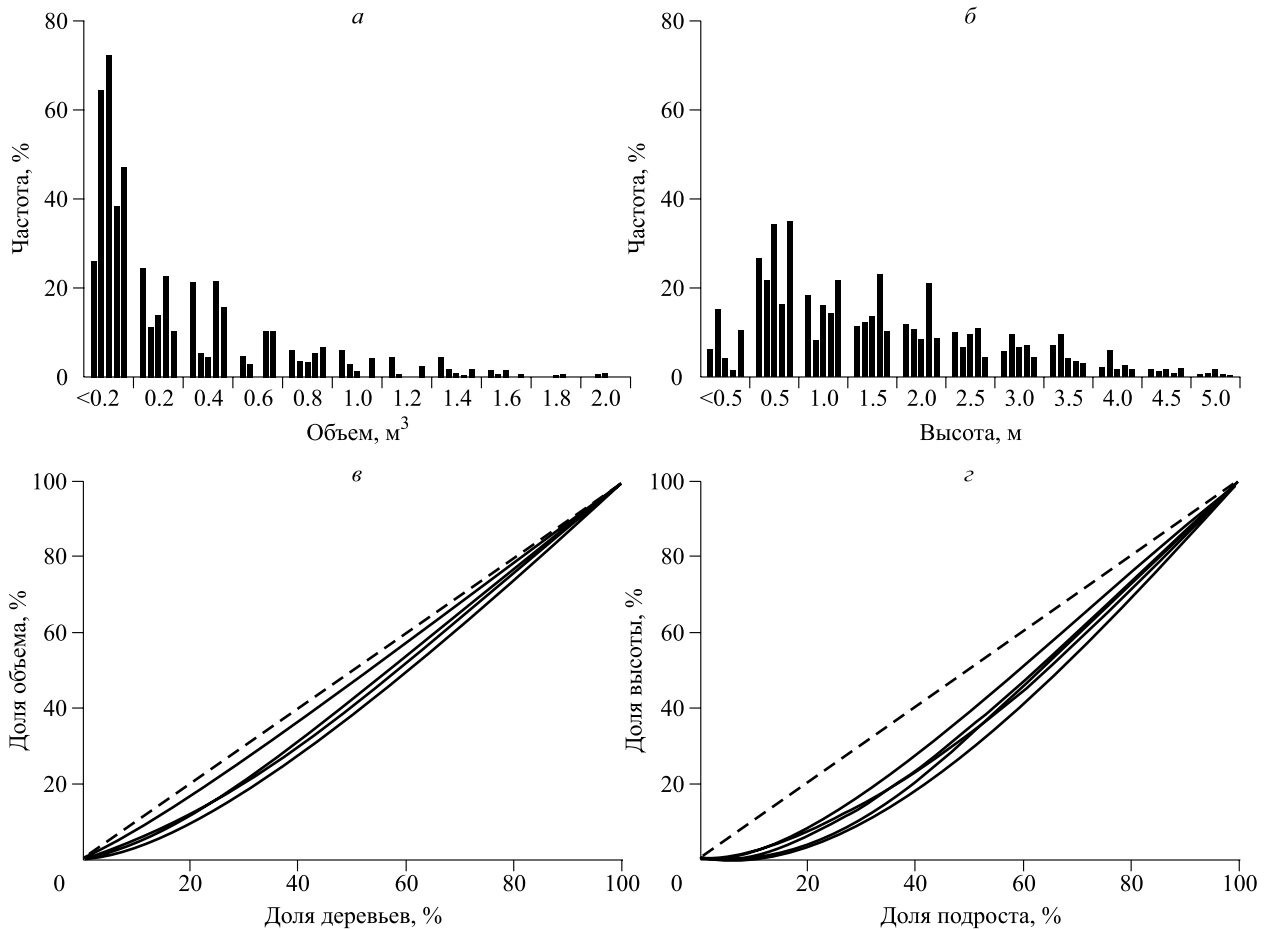


Рис. 1. Распределение деревьев (*а*) по ступеням объема стволовой древесины и подроста (*б*) по ступеням высоты в ельниках. Представление разности объемов деревьев (*в*) и высоты подроста (*г*) в виде кривой Лоренца. Столбчатый ряд соответствует нумерации ППП по возрастанию. Пунктирная линия на графиках Лоренца показывает абсолютное равенство, сплошные линии – отклонение от абсолютного равенства.

объемов стволов очень густо сгруппированы около среднего значения, о чем свидетельствует высокий показатель эксцесса ($E > 5$). На растянутости правой ветви рядов распределения объемов древесины сказывается наличие во всех древостоях рассматриваемых ельников крупных деревьев старших поколений (рис. 1, *а*).

Под пологом спелых и перестойных ельников развивается подрост разного состава, численности и размеров (см. табл. 1). Его вариабельность по высоте значительная ($CV > 50\%$) (см. табл. 2). Преобладает подрост ниже средней высоты ($A > 0$).

Ряды распределения подроста по ступеням высоты бывают как высоко- ($E > 0$), так и низковершинные ($E < 0$). Пологая сторона вариационного ряда растянута вправо из-за присутствия в насаждениях крупного подроста (рис. 1, *б*).

Степень разнообразия изучаемых древостоев в ельниках по объему стволовой древесины небольшая (рис. 1, *в*). Показатели коэффициен-

тов Джини (CG) близки к нулю (табл. 2), что соответствует ситуации, когда большинство деревьев имеют близкие размеры. Согласно графику (см. рис. 1, *а*), эти деревья сосредоточены в начальных (низких) ступенях объема. Изменчивость в строении подроста по высоте в ельниках по типам леса также невелика (рис. 1, *г*), однако в отличие от деревьев подрост довольно сильно рассеян по ступеням высоты (см. рис. 1, *б*), что подтверждается высокими показателями (CG) (см. табл. 2).

Деревья, составляющие древесный ярус рассматриваемых нами коренных ельников, представлены широким возрастным рядом (см. табл. 1). Анализируя строение древостоев по возрасту, можно отметить, что распределение числа стволов и запасов древесины по возрасту деревьев имеет непрерывный циклический характер с разной амплитудой колебаний (рис. 2, *а-д*).

Подобные типы возрастной структуры Г. Е. Коминым и И. В. Семечкиным (1970) опи-

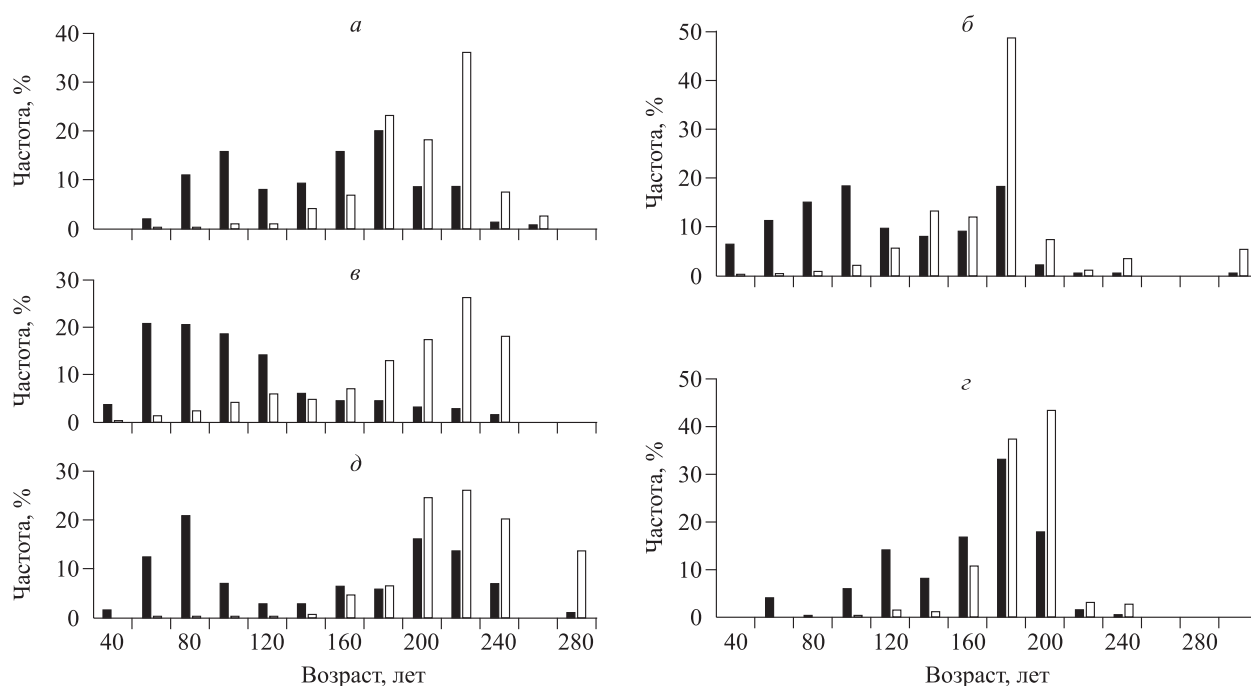


Рис. 2. Распределение числа стволов (черные столбики) и запаса древесины (светлые столбики) по 20-летним градам возраст в ельниках: *а* – черничном влажном (ППП 2); *б* – папоротниково-кисличном (ППП 4); *в* – черничном свежем (ППП 6); *г* – долгомошном (ППП 7); *д* – разнотравно-черничном (ППП 8).

связываются как циклично разновозрастные. Они широко распространены в коренных типах бореальных темнохвойных лесов (Воропанов, 1950).

По классификации возрастной структуры С. А. Дырленкова (1984), древостой ельника долгомошного (ППП 7) подходит под описание относительно разновозрастных, которые характерны для коренных типов леса, отражающих состояния неглубоких дигрессий (постклимаксовое сообщество). Здесь на долю одного 40-летнего поколения приходится порядка 80 % от общего запаса древесины (см. рис. 2, *г*). Остальные древостои подпадают под абсолютно разновозрастный тип структуры, относящийся к климаксовым сообществам коренных типов леса.

Несмотря на разные условия местопроизрастания, горизонтальная структура изучаемых коренных ельников имеет схожие формы слагающих их древостоев и подроста (рис. 3, 4).

Статистический анализ моделей пространственных точечных процессов показал, что размещение деревьев на площади во всех исследуемых типах ельников носит случайный характер, так как эмпирическая парная корреляционная функция $\hat{g}(r)$ не выходит за пределы доверительного интервала принятия нулевой гипотезы о ППС (см. рис. 3, *а–д*). Положение на площади как мелких (см. рис. 3, *е–к*), так и крупных

деревьев (см. рис. 3, *л–п*) является случайным. Отсутствуют пространственные зависимости в размещении деревьев ели (см. рис. 3, *р–ф*) и сопутствующих древесных пород по отдельности (см. рис. 3, *х–щ*).

Несоответствия однородному пуассоновскому процессу в рассматриваемых еловых насаждениях демонстрируются групповым размещением подроста на площади (см. рис. 4, *а–д*). При этом степень его агрегирования снижается от мелких (см. рис. 4, *е–к*) к крупным особям (см. рис. 4, *л–п*). Группирование подроста как ели (см. рис. 4, *р–ф*), так и сопутствующих древесных пород (см. рис. 4, *х–щ*) имеют близкую форму.

Радиус скопления подроста в зависимости от условий произрастания может составлять до 2 м в ельниках черничном влажном (ППП 2) и разнотравно-черничном (ППП 8), до 4 м в ельниках черничном свежем (ППП 6) и долгомошном (ППП 7), а порой превышать 10 м, как в ельнике папоротниково-кисличном (ППП 4).

Для лучшего понимания пространственной организации древостоев и подроста в исследуемых еловых насаждениях были протестированы с помощью кросс-корреляционной функции $g_{ij}(r)$ взаимодействия древесных растений разных категорий (рис. 5). Позиция мелких и крупных деревьев на площади демонстрирует неза-

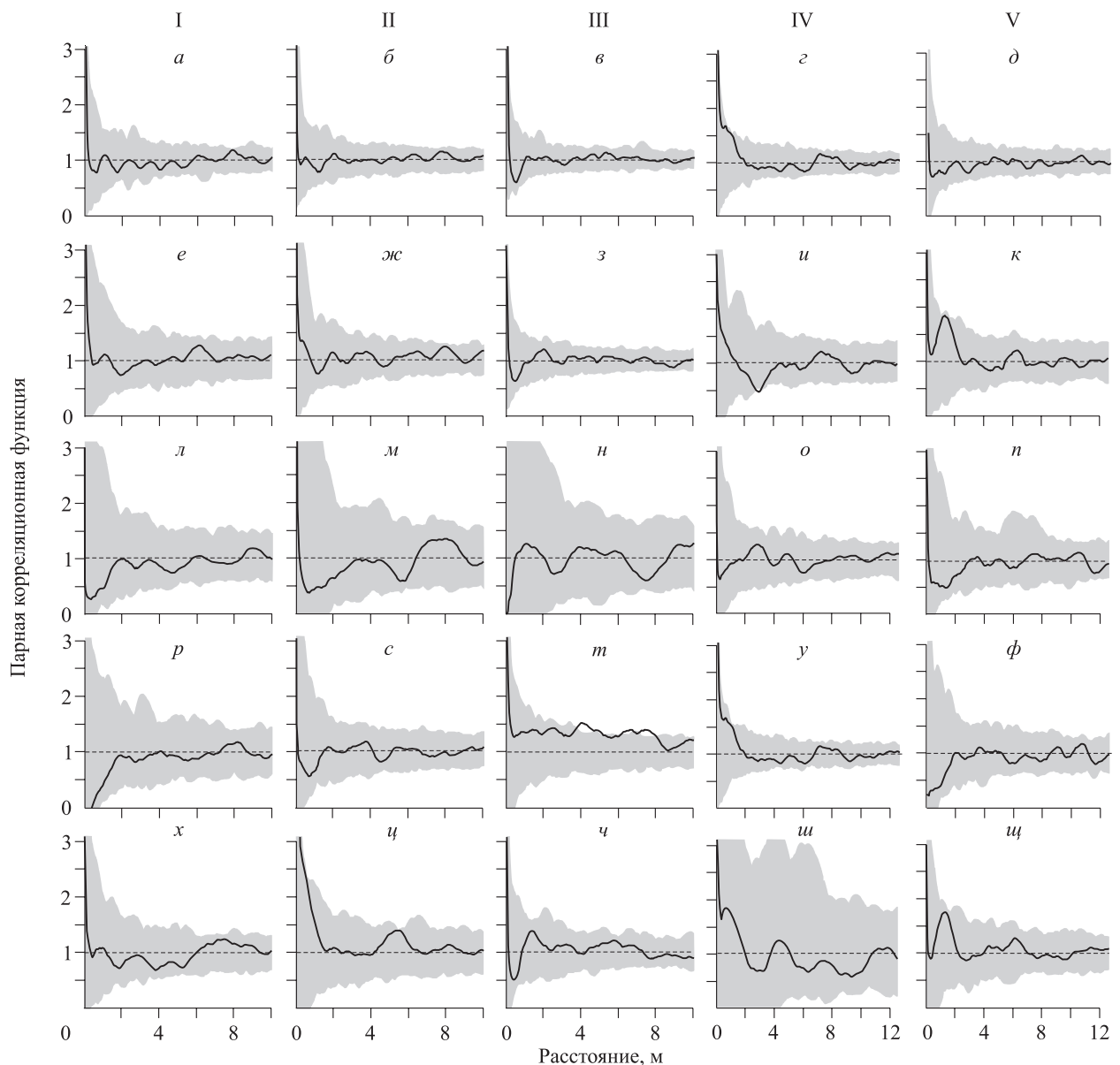


Рис. 3. Оценка эмпирической парной корреляционной функции $\hat{g}(r)$ (сплошная линия) и области принятия нулевой гипотезы о случайности точечного процесса (серая область) для деревьев: *a–d* – всех; *e–к* – мелких; *л–п* – крупных; *р–ф* – ели; *ч–щ* – сопутствующих пород. Здесь и на последующих рисунках: I – ельник черничный влажный (ППП 2); II – ельник папоротниково-кисличный (ППП 4); III – ельник черничный свежий (ППП 6); IV – ельник долгомошный (ППП 7); V – ельник разнотравно-черничный (ППП 8).

висимое друг от друга размещение (см. рис. 5, *a–d*). Не выявлены пространственные взаимосвязи деревьев ели и сопутствующих пород (см. рис. 5, *e–к*).

Случайность маркирования точечных процессов прослеживается и при совместном размещении на площади деревьев и подроста (см. рис. 5, *л–п*). Пространственные корреляции проявляются между мелким и крупным подростом, взаимодействующим на коротких расстояниях (до 1 м) (см. рис. 5, *р–ф*). Неоднозначное поведение демонстрирует подрост ели и сопут-

ствующих древесных пород при совместном расположении на площади. В большинстве исследуемых типов ельников взаимодействие происходит в пределах 1 м (см. рис. 5, *х, ч, щ*), в папоротниково-кисличном (ППП 4) это расстояние превышает 5 м (см. рис. 5, *б*), а в долгомошном (ППП 7) их размещение не зависит друг от друга (см. рис. 5, *ш*).

Результаты исследований показали, что среднетаежные ельники зелено- и долгомошной групп типов, спонтанно развивающиеся в верховьях Печоры, имеют схожее строение древосто-

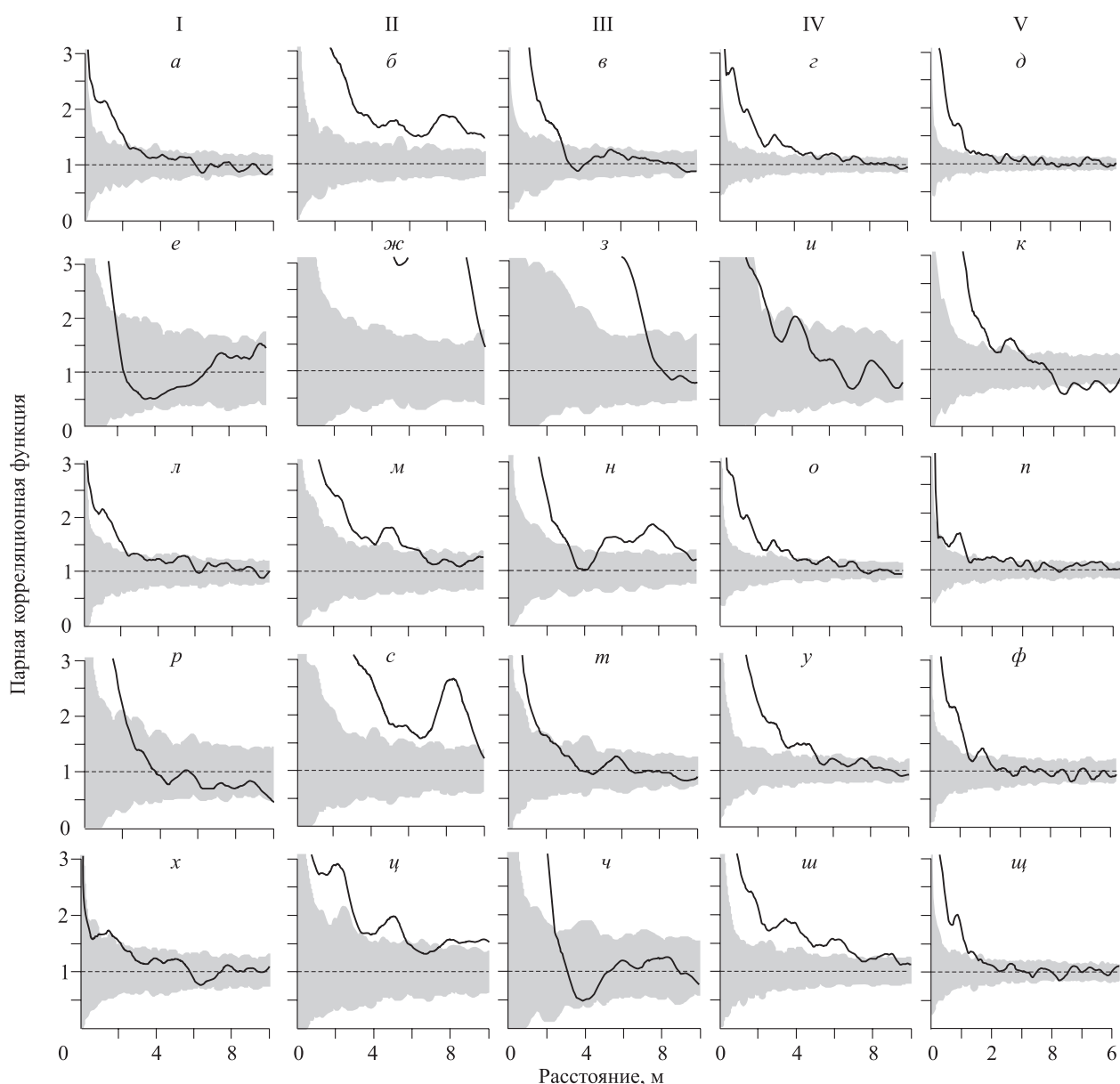


Рис. 4. Оценка эмпирической парной корреляционной функции $\hat{g}(r)$ (сплошная линия) и области принятия нулевой гипотезы о случайности точечного процесса (серая область) для подростка: *a–d* – всего; *e–к* – мелкого; *л–п* – крупного; *р–ф* – елового; *ч–щ* – сопутствующих пород.

ев. Максимальный возраст ели в них находится в пределах 234–249 лет (см. табл. 1), что позволяет судить о похожих условиях возникновения данных фитоценозов. Во всех рассматриваемых ельниках отмечается снижение численности деревьев от мелких к крупным, при этом в них имеется достаточное количество подростка разных размеров для постоянного пополнения молодого поколения древостоев (см. рис. 1). Согласно Е. С. Мельникову (1999), высокий показатель эксцесса распределения числа деревьев по размерному ряду (см. табл. 2) свидетельствует о значительном накоплении деревьев близких размеров в изученных нами ельниках, в сообще-

ствах которых наблюдается повышенная конкуренция за свет и питательные вещества в почве. По заключению И. Н. Павлова и О. А. Барабановой (2006), благодаря конкурентным отношениям между деревьями осуществляется удаление из древесного яруса ослабленных особей, что обеспечивает устойчивость ценоза в целом. Н. Н. Свалов и С. Н. Свалов (1973) отмечают, что интенсивность естественного изреживания, во многом управляемая структурой древостоя, характеризуется степенью положительной асимметрии кривой распределения числа деревьев по размерному ряду. В частности, как уже показано нами, накопление мелких деревьев (см. рис. 1, *a*)

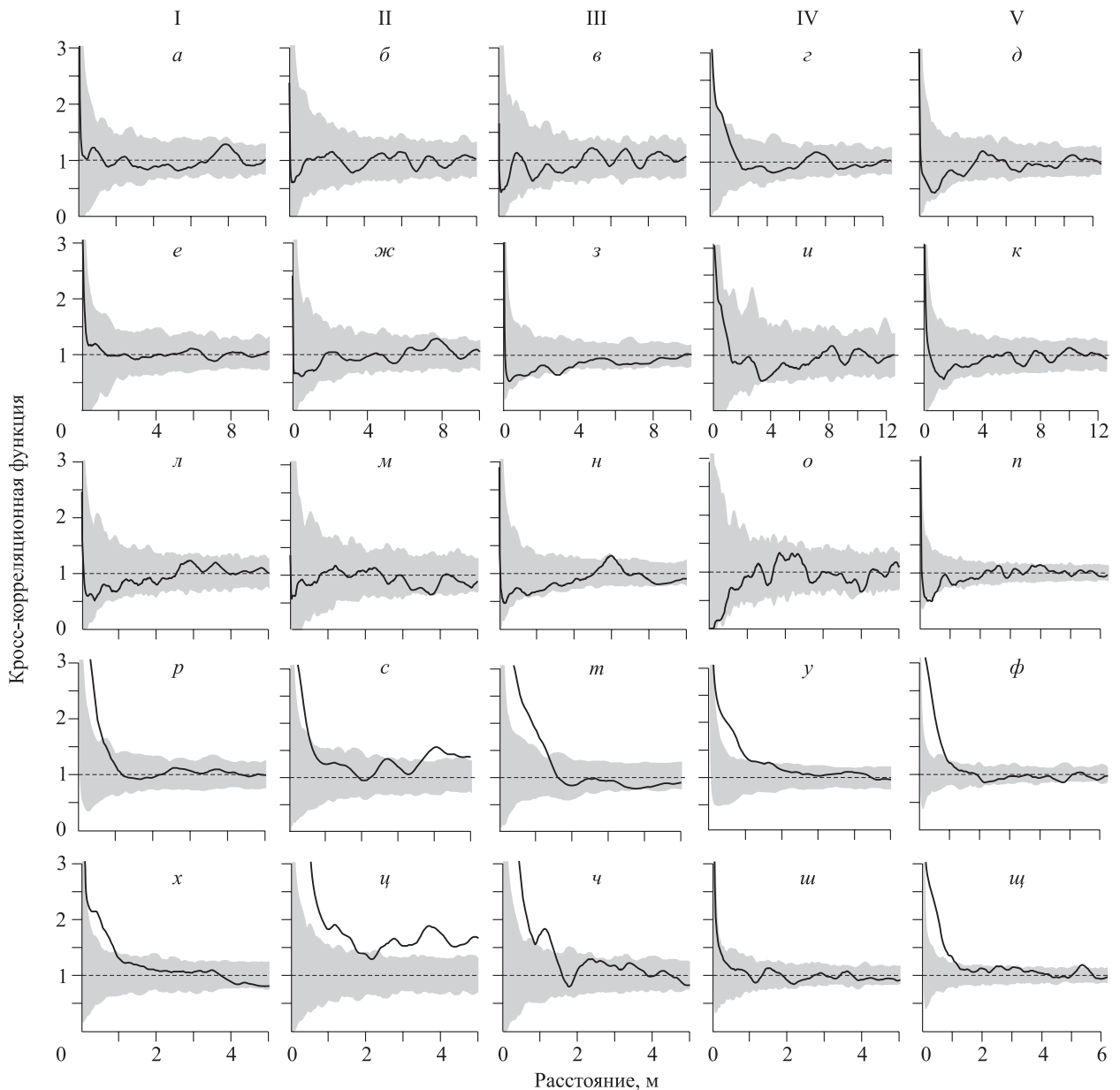


Рис. 5. Оценка эмпирической кросс-корреляционной функции $\hat{g}_j(r)$ (сплошная линия) и области принятия нулевой гипотезы о случайности маркирования точечного процесса (серая область) для каждой пары категорий древесных растений: *a–d* – деревья мелкие/ крупные; *e–к* – деревья ели/сопутствующих пород; *л–п* – деревья/ подрост; *р–ф* – подрост мелкий/крупный; *х–щ* – подрост ели/сопутствующих пород.

имеет впоследствии значительную положительную асимметрию в размерном ряду (см. табл. 2), определяющую элиминацию необходимого количества деревьев из древостоя.

На графиках возрастной структуры древостоев (см. рис. 2) фиксируются неравномерность возобновительного процесса и возможные следы частичных нарушений растительных сообществ в прошлом. По В. Г. Карпову с соавторами (1983), такие нарушения могут быть следствием стрессовых погодных ситуаций, в частности засухи и ветровалов. При натурном обследовании рассматриваемых ельников следов ветровалов

и других явных внешних воздействий на древостой не выявлено. Колебания численности деревьев не синхронизируются между исследуемыми типами ельников, хотя они расположены в одном массиве в радиусе, не превышающем 5 км. Таким образом, как подтверждают материалы, нельзя однозначно свидетельствовать о реакции древостоев ельников на климатогенные флуктуации. Следует отметить, что нами учтено значительное число сухостойных деревьев и валежа разных древесных пород, стадий разложения и размеров на ППП, совокупная численность которых по типам леса колеблется от

240 до 344 шт. · га⁻¹, что позволяет говорить об элиминации деревьев фитоценоза на протяжении всего возрастного ряда формирования древостоев под действием внутри- и межвидовой конкуренции за существование. В исследуемых коренных еловых насаждениях величина отпада древесины близка к ее приросту, тем самым регулируются рост и развитие деревьев в лесном сообществе на этом этапе развития, что, по мнению П. В. Воропанова (1950), обеспечивает стабильную структуру древостоев ельников на протяжении длительного периода.

В пространственном строении древостоев коренных ельников в верховьях Печоры прослеживаются закономерные изменения в размещении стволов древесных растений на площади. На стадии заселения территории они имеют групповое расположение (см. рис. 4), которое обусловлено их генезисом. По мере роста растения испытывают сильную конкуренцию за почвенные ресурсы и жизненное пространство, вызывающую изреживание в группах. Это ведет к выравниванию напряженности между деревьями, ввиду чего положение более взрослых особей на площади становится случайным. Древесные растения, перешедшие в стадию случайного размещения, остаются в ней до полного распада поколения (см. рис. 3). Подобные закономерности горизонтальной структуры древесных сообществ таежной зоны отмечены во многих работах (Ипатов, Тархова, 1975; Плотников, 1979; Проскуряков, 1983; Секретенко, 1984; Бузыкин и др., 1985; Ильчуков, 2003; Стороженко, 2007; Кузьмичев, 2013; Манов, 2019 и др.). Согласно предположениям В. В. Плотникова (1979), тенденция постепенной смены группового размещения древесных растений в сообществах на случайное выработалось в ходе эволюции в процессе адаптации голосеменных растений к условиям произрастания их в сложных по видовому составу и возрасту древостоях.

Благодаря своей экологической пластичности и теневыносливости ель толерантна к межвидовой конкуренции (Сарнацкий, 2017). Ее молодые особи могут развиваться как в благоприятных, так и в неблагоприятных условиях произрастания, поэтому в еловых ценозах можно ожидать совершенно случайные закономерности во взаимодействии разных пород древесных растений (см. рис. 5). Подрост под пологом еловых древостоев распределяется в пространстве неравномерно, чаще образуя биогруппы, где могут сосуществовать особи разных размеров с четким разделением биосоциальных

ролей (Цветков, 2004). В этих группах растения формируют систему, устойчивую к разным условиям произрастания, поскольку в них создается микросреда, благоприятная для их развития (Усолицев, 2013).

Таким образом, конкурентные взаимосвязи древесных растений в коренных ельниках определяют пространственную дифференциацию растений в фитоценозе, способствуя более эффективному использованию света и элементов питания, обеспечивая устойчивость экосистем, продуктивность древостоев и лесообразовательный процесс. Полученные результаты исследований могут служить ориентирами при планировании лесохозяйственных мероприятий и прогнозировании состояния древостоев в саморегулирующихся еловых лесах Севера.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН от 10.12.2017 г., гос. регистрации № АААА-А17-117122090014-8. Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук К. С. Бобковой за ценные советы и обсуждение в ходе подготовки рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Бобкова К. С., Галенко Э. П., Загирова С. В., Патов А. И. Состав и структура древостоев коренных ельников предгорий Урала бассейна верхней Печоры // Лесоведение. 2007. № 3. С. 23–31 [Bobkova K. S., Galenko E. P., Zagirova S. V., Patov A. I. Sostav i struktura drevostoev korenykh el'nikov predgoriy Urala basseyna verkhney Pechory (The composition and structure of virgin spruce forests in the Urals Foothills (the Upper Pechora River Basin)) // Lesovedenie (For. Sci.). 2007. N. 3. P. 23–31 (in Russian with English abstract)].
- Бобкова К. С., Галенко Э. П., Загирова С. В., Сенькина С. Н., Тужилкина В. В., Машика А. В., Патов А. И., Никонов В. В., Лукина Н. В., Исаева Л. Г. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К. С. Бобкова, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с. [Bobkova K. S., Galenko E. P., Zagirova S. V., Senkina S. N., Tuzhilkina V. V., Mashika A. V., Patov A. I., Nikonov V. V., Lukina N. V., Isayeva L. G. Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii (Virgin spruce forest of North: biodiversity, structure, functions) / K. S. Bobkova, E. P. Galenko (Eds.). St. Petersburg: Nauka, 2006. 337 p. (in Russian with English title, summary and contents)].
- Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 94 с. [Buzykin A. I., Gavrikov V. L., Sekretenko O. P., Khlebopros R. G. Analiz struktury drevesnykh tsenozov (Analysis of the structure of forest cenoses). Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie (Sci. Sib. Br.), 1985. 94 p. (in Russian)].

- Воропанов П. В. Ельники Севера. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 180 с. [*Voropanov P. V. El'niki Severa (Spruce forests of the North)*. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1950. 180 p. (in Russian)].
- Громцев А. Н. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск. Карел. науч. центр РАН, 2008. 238 с. [*Gromtsev A. N. Osnovy landshaftnoy ekologii evropeyskikh taezhnykh lesov Rossii (Landscape ecology fundamentals of European taiga forests in Russia)*. Petrozavodsk: Karel. nauch. tsentr RAN (Karelian Sci. Center Rus. Acad. Sci.), 2008. 238 p. (in Russian)].
- Гусев И. И. Моделирование экосистем: учеб. пособ. Архангельск: Архангел. гос. техн. ун-т, 2002. 112 с. [*Gusev I. I. Modelirovanie ekosistem: ucheb. posob. (Modeling of Ecosystems: Textbook)*. Arkhangel'sk: Arkhangel. gos. tekhn. un-t (Arkhangel'sk St. Univ. Technol.), 2002. 112 p. (in Russian)].
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 176 с. [*Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov (Structure and dynamics of taiga spruce forests)*. Leningrad: Nauka. Leningr. otd-nie (Sci. Leningrad Br.), 1984. 176 p. (in Russian)].
- Ильчуков С. В. Динамика горизонтальной структуры производных лиственных лесов // ИВУЗ. Лесн. журн. 2003. № 6. С. 29–35 [*Ilichukov S. V. Dinamika gorizontальной struktury proizvodnykh listvennykh lesov (Dynamics of horizontal structure of secondary deciduous stands)* // IVUZ. Lesn. zhurn. (Proc. Higher Educ. Inst. For. J.) 2003. N. 6. P. 29–35 (in Russian with English abstract)].
- Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 4. С. 558–568 [*Ipatov V. S., Zhuravleva E. N., Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Yu. Fitogennoye pole Picea abies, P. obovata (Pinaceae) (Ecological field of Picea abies and P. obovata (Pinaceae))* // Botan. zhurn. (Bot. J.). 2009. V. 94. N. 4. P. 558–568 (in Russian with English abstract)].
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Количественный анализ ценоотических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237–1250 [*Ipatov V. S., Tarkhova T. N. Kolichestvennyy analiz tsenoticheskikh effektiv v razmeshchenii derev'ev po territorii (Quantitative analysis of the coenotic effect in trees' distribution on the territory)* // Botan. zhurn. (Bot. J.). 1975. V. 60. N. 9. P. 1237–1250 (in Russian with English abstract)].
- Карпов В. Г., Пугачевский А. В., Трескин П. П. Возрастная структура популяции и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 35–62 [*Karpov V. G., Pugachevskiy A. V., Treskin P. P. Vozrastnaya struktura populyatsii i dinamika chislennosti eli (Age structure of population and dynamics of spruce numbers)* // Faktory regulyatsii ekosistem elovykh lesov (Regulation factors of spruce forest ecosystems) / V. G. Karpov (Ed.). Leningrad: Nauka. Leningr. otd-nie (Sci. Leningrad Br.), 1983. P. 35–62 (in Russian with English abstract)].
- Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33 [*Komin G. E., Semechkin I. V. Vozrastnaya struktura drevostoev i printsipy ee tipizatsii (Age structure of a tree stands and its typification)* // Lesovedenie (For. Sci.). 1970. N. 2. P. 24–33 (in Russian with English abstract)].
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2013. 207 с. [*Kuzmichev V. V. Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli (Regularities of a tree stands' dynamics: principles and models)*. Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 2013. 207 p. (in Russian)].
- Кутявин И. Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми науч. центра УрО РАН, 2018. 176 с. [*Kutyavin I. N. Sosnovye lesa Severnogo Priural'ya: stroenie, rost, produktivnost' (Pine forests of the Northern Cis-Urals: structure, growth, productivity)*. Syktyvkar: In-t biol. Komi nauch. tsentra UrO RAN (Inst. Biol. Komi Sci. Center, Ural Br. Rus. Acad. Sci.), 2018. 176 p. (in Russian with English abstract)].
- Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособ. для биол. специальностей вузов. М.: Высш. шк., 1990. 352 с. [*Lakin G. F. Biometriya: ucheb. posob. dlya biol. spetsialnostey vuzov (Biometrics: textbook. manual. for biol. specialties of universities)*. Moscow: Vysshaya shkola (Higher School), 1990. 351 p. (in Russian)].
- Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 331 с. [*Lesy Respubliki Komi (Forests of the Komi Republic) / G. M. Kozubov, A. I. Taskaev (Eds.)*. Moscow: Dizayn. Informatsiya. Kartografiya (Design. Information. Cartography), 1999. 331 p. (in Russian with English title, summary and contents)].
- Манов А. В. Горизонтальная структура древостоя и подроста ельника разнотравно-черничного средней тайги Республики Коми // Лесоведение. 2019. № 4. С. 286–293 [*Manov A. V. Gorizontalnaya struktura drevostoya i podrosta elnika raznotravno-chernichnogo sredney taygi Respubliki Komi (Lateral structure of stand and undergrowth in herbaceous-blueberry spruce forest in middle taiga, the Republic of Komi)* // Lesovedenie (For. Sci.). 2019. N. 4. P. 286–293 (in Russian with English abstract)].
- Мельников Е. С. Лесоводственные основы теории и практики комплексного ухода за лесом: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.03. СПб.: СПбГЛТУ, 1999. 35 с. [*Melnikov E. S. Lesovodstvennyye osnovy teorii i praktiki kompleksnogo ukhoda za lesom: avtoref. dis. ...d-ra s.-kh. nauk: 06.03.03 (Silvicultural foundations of theory and practice of integrated forest care: Dr. agr. sci. (DSc) thesis)*. St. Petersburg: S. M. Kirov St. Petersburg St. For. Tech. Acad., 1999. 35 p. (in Russian)].
- ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесостроительные. Метод закладки. М.: Государственный комитет СССР по лесному хозяйству, 1983. 60 с. [OST 56-69-83. Ploshchadi probnye lesoustroitelnye. Metod zakladki (Industry standard 56-69-83. Forest planning sample plots. The method of establishment). Moscow: Gosudarstvennyy komitet SSSR po lesnomu khozyaystvu (State Committee USSR on Forestry), 1983. 60 p. (in Russian)].
- Павлов И. Н., Барabanова О. А. О формировании устойчивых лесных культур // Лесн. хоз-во. 2006. № 3. С. 31–32 [*Pavlov I. N., Barabanova O. A. O formirovanii ustoychivyykh lesnykh kultur (On the formation of*

- sustainable forest crops) // *Lesn. khoz-vo* (Forestry). 2006. N. 3. P. 31–32 (in Russian)].
- Пахучий В. В.* Девственные леса Северного Приуралья. СПб.: Наука, 1999. 135 с. [*Pakhuchiy V. V.* Devstvennyye lesa Severnogo Priuralya (Virgin forests of the Northern Cis-Urals). St. Petersburg: Nauka, 1999. 135 p. (in Russian)].
- Плотников В. В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с. [*Plotnikov V. V.* Evolyutsiya struktury rastitelnykh soobshchestv (Evolution of plant communities' structure). Moscow: Nauka, 1979. 276 p. (in Russian)].
- Проскуряков М. А.* Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 215 с. [*Proskuryakov M. A.* Gorizontalnaya struktura gornykh temnokhvoynykh lesov (Horizontal structure of mountain dark coniferous forests). Alma-Ata: Nauka, 1983. 215 p. (in Russian)].
- Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. 1. Растительный мир / Сост.: В. М. Болотова, А. А. Дедов, А. Н. Лашченкова, Ю. П. Юдин; отв. ред.: Н. Е. Кабанов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 378 с. [*Proizvoditelnye sily Komi ASSR* (Productive forces of the Komi ASSR). V. 3. Pt. 1. Rastitelny mir (Plant world) / Compilers: V. M. Bolotova, A. A. Dedov, A. N. Lashchenkova, Yu. P. Yudin; N. E. Kabanov (Ed.). Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR (USSR Acad. Sci. Publ.), 1954. 378 p. (in Russian)].
- Сарнацкий В. В.* О конкуренции в лесном древостое // *Тр. БГТУ. Сер. 1. Лесн. хоз-во, природопольз. и перераб. возобновл. ресурсов.* 2017. № 2 (198). С. 109–114 [*Sarnatskiy V. V.* O konkurentсии v lesnom drevostoe (About competition in the forest stand) // *Tr. BGTU. Ser. 1. Lesn. khoz-vo, prirotopolz. i pererab. vozobnovl. resursov* (Proc. Belarus. St. Univ. Technol. Ser. 1. For., Nat. Manag. Process. Renewable Res.). 2017. N. 2 (198). P. 109–114 (in Russian with English abstract)].
- Свалов Н. Н., Свалов С. Н.* О динамике рядов распределения диаметров стволов в одновозрастных сосняках // *Лесоведение.* 1973. № 5. С. 58–62 [*Svalov N. N., Svalov S. N.* O dinamike ryadov raspredeleniya diametrov stvolov v odnovozrastnykh sosnyakakh (On the dynamics of distribution rows of stem diameters in pine forests of the same age) // *Lesovedenie* (For. Sci.). 1973. N. 5. P. 58–62 (in Russian with English abstract)].
- Секретенко О. П.* Метод анализа пространственной структуры древостоев // *Исслед. структуры лесонасаждений.* Красноярск: ИЛИД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. С. 88–101 [*Sekretenko O. P.* Metod analiza prostranstvennoy struktury drevostoev (A method for analyzing the spatial structure of forest stands) // *Issledovanie struktury lesonasazhdeniy* (Study of the structure of forest stands). Krasnoyarsk: ILiD im. V. N. Sukacheva SO AN SSSR (V. N. Sukachev Inst. For. & Timber, Sib. Br. USSR Acad. Sci.), 1984. P. 88–101 (in Russian)].
- Стороженко В. Г.* Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с. [*Storozhenko V. G.* Ustoychivyye lesnyye soobshchestva. Teoriya i eksperiment (Stable forests communities. The theory and experiment). Tula: Grif i K, 2007. 192 p. (in Russian)].
- Усольцев В. А.* Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 553 с. [*Usoltsev V. A.* Produktsionnyye pokazateli i konkurentnyye otnosheniya derevev. Issledovanie zavisimostey (Production and competitive relations of trees: studying a system of regularities). Yekaterinburg: Ural St. Univ. For. Engineer., 2013. 553 p. (in Russian with English abstract)].
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 318 с. [*Faktery regulyatsii ekosistem elovykh lesov* (Regulation factors of spruce forest ecosystems) / V. G. Karpov (Ed.). Leningrad: Nauka. Leningr. otd-nie (Sci. Leningrad Br.), 1983. 318 p. (in Russian with English abstract)].
- Фардеева М. Б., Исламова Г. Р., Чижикова Н. А.* Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // *Уч. зап. Казан. гос. ун-та. Сер.: Естест. науки.* 2008. Т. 150. № 4. С. 226–240 [*Fardeeva M. B., Islamova G. R., Chizhikova N. A.* Analiz prostranstvenno-vozrastnoy struktury rasteniy na osnove informatsionno-statisticheskikh podkhodov (Analysis of spatial-temporal plant structure on the basis of informational-statistical approaches) // *Uch. zap. Kazan. gos. un-ta. Ser.: Estest. nauki* (Sci. Proc. Kazan St. Univ. Ser. Nat. Sci.). 2008. V. 150. N. 4. P. 226–240 (in Russian with English abstract)].
- Цветков В. Ф.* Лесной биогеоценоз. Архангельск: Архангел. гос. техн. ун-т, 2004. 267 с. [*Tsvetkov V. F.* Lesnoy biogeotsenoz (Forest biogeocenosis). Arkhangelsk: Arkhangel. gos. tekhn. un-t (Arkhangelsk St. Univ. Technol.), 2004. 267 p. (in Russian)].
- Baddeley A., Turner R.* Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns // *J. Stat. Software.* 2005. V. 12. Iss. 6. P. 1–42.
- Damgaard C., Weinter J.* Describing inequality in plant size or fecundity // *Ecology.* 2000. V. 81. N. 4. P. 1139–1142.
- Gavrikov V., Stoyan D.* The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies // *Environ. Ecol. Stat.* 1995. V. 2. N. 4. P. 331–344.
- Gavrikov V. L., Grabarnik P. Ya., Stoyan D.* Trunk-top relations in a Siberian pine forest // *Biometric. J.* 1993. V. 35. N. 4. P. 487–498.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D.* Correct testing of mark independence for marked point patterns // *Ecol. Model.* 2011. V. 222. Iss. 23–24. P. 3888–3894.
- Pretzsch H., Schütze G.* Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands // *Europ. J. For. Res.* 2016. V. 135. N. 1. P. 1–22.
- Stoyan D., Penttinen A.* Recent applications of point process methods in forestry statistics // *Stat. Sci.* 2000. V. 15. N. 1. P. 61–78.
- The R Project for Statistical Computing, 2020. <http://r-project.org>
- Wiegand T., Moloney K. A.* Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology // *Oikos.* 2004. V. 104. Iss. 2. P. 209–229.

SPATIAL INTERRELATIONS IN THE PLACEMENT OF WOODY PLANTS IN THE MIDDLE TAIGA VIRGIN SPRUCE FORESTS OF THE UPPER REACHES OF THE PECHORA RIVER

A. V. Manov, I. N. Kutjavin

*Institute of Biology, Komi Science Centre, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation*

E-mail: manov@ib.komisc.ru, kutjavin-ivan@rambler.ru

Investigation was carried out in virgin spruce forests in the upper reaches of the Pechora river in middle taiga condition. It was shown that spruce forests of different types are characterized by common features of the structure of stands and undergrowth. There was a large variability of trees in volume of stem and undergrowth height. Investigated stands formed a cyclical-multi-age type of age structure. The calculated data obtained using spatial statistics and analyses of point processes were presented. It was found that in spruce forests is expressed regardless of forest types, the group distribution of young individuals of woody plants, which passes into random distribution at more late stages of generation. The spatial relationships between woody plants tested using the cross-correlation function $g_{ij}(r)$ show that the undergrowth is attracted to each other at distances of up to 1 meter. There were no spatial interrelation between the undergrowth and the trees. Trees demonstrated independent from each other placement in the area. The density of trees in the area and their phytosocial status are determining the intensity of competitive relations between woody plants in the indigenous spruce communities of the upper reaches of the Pechora River.

Keywords: *Siberian spruce Picea obovata Ledeb., competitive interactions, spatial pattern, tree stand, undergrowth.*

How to cite: *Manov A. V., Kutjavin I. N. Spatial interrelations in the placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce forests of the upper reaches of the Pechora river // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 2. P. 82–95 (in Russian with English abstract and references).*