

ВЛИЯНИЕ КОНКУРЕНЦИИ В ПОЛОГЕ ЛЕСА НА ПРОСТРАНСТВЕННУЮ СТРУКТУРУ ДРЕВОСТОЕВ И ФОРМУ КРОН ДОМИНАНТОВ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В. Н. Шанин

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Россия, 142290, Пушкино, ул. Институтская, 2
E-mail: shaninvn@gmail.com

М. П. Шашков

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Россия, 142290, Пушкино, ул. Институтская, 2
E-mail: Max.carabus@gmail.com

Н. В. Иванова

Институт математических проблем биологии РАН,
Институт прикладной математики им. М. В. Келдыша РАН,
Россия, 142290, Пушкино, ул. профессора Виткевича, 1
E-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

П. Я. Грабарник

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Россия, 142290, Пушкино, ул. Институтская, 2
E-mail: pavel.grabarnik@gmail.com

THE EFFECT OF ABOVEGROUND COMPETITION ON SPATIAL STRUCTURE AND CROWN SHAPE OF THE DOMINATING CANOPY SPECIES OF FOREST STANDS OF EUROPEAN RUSSIA

V. N. Shanin

Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science Russian Academy of Science,
2 Institutskaya street, Pushchino, 142290, Russia
E-mail: shaninvn@gmail.com

M. P. Shashkov

Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science Russian Academy of Science,
2 Institutskaya street, Pushchino, 142290, Russia
E-mail: shaninvn@gmail.com

N. V. Ivanova

Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Science,
Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences,
1 Prof. Vitkevich street, Pushchino, 142290, Russia
E-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

P. Ya. Grabarnik

Institute of Physicochemical and Biological Problems, Russian Academy of Science,
2 Institutskaya street, Pushchino, 142290, Russia
E-mail: pavel.grabarnik@gmail.com

Аннотация. Актуальность и цели. В большинстве существующих моделей растительных сообществ не учитывается возникновение асимметрии кроны как результат конкуренции между деревьями, поэтому целью данного исследования является количественная оценка влияния конкуренции между деревьями на формы и

размеры крон. *Материалы и методы.* Исследования проводили в монодоминантных еловых, сосновых, березовых лесах, а также в смешанных лесах на территориях Московской и Новгородской областей. На 14 пробных площадях 25×25 м были картографированы живые деревья с диаметром ствола на уровне груди не менее 6 см. Для каждого дерева измерены диаметр, протяженность кроны и радиусы проекций кроны по четырем направлениям. Проанализирована связь размеров кроны с размерами ствола дерева и степенью конкурентного давления со стороны соседних деревьев, а также характеристики пространственного распределения оснований стволов и центроидов проекций крон. *Результаты.* Выявлена зависимость размерных характеристик крон от вида дерева и его положения в древесном ярусе, а также от полноты древостоя. Показано, что раннесукцессионные виды деревьев характеризуются более узкими и высоко расположенными кронами, тогда как позднесукцессионные виды имеют более широкие кроны. Степень горизонтальной асимметрии кроны отдельного дерева зависит от пространственного расположения соседних деревьев, расстояния до них и размеров их крон. Выяснено, что центроиды проекций крон имеют более равномерное пространственное распределение по сравнению с распределением в пространстве оснований стволов. *Выводы.* Результаты работы показывают наличие видоспецифических особенностей формирования крон. Асимметричный горизонтальный рост кроны в разных направлениях является адаптацией к конкуренции со стороны соседних деревьев. Выявленные количественные и качественные зависимости могут быть использованы при разработке усовершенствованного алгоритма описания кроновой конкуренции, который позволит учитывать влияние окружения отдельного дерева на размеры и форму его кроны.

Ключевые слова: лесные экосистемы, южная тайга, пространственная структура древостоя, конкуренция, асимметрия крон.

Для цитирования: Шанин, В. Н. Влияние конкуренции в пологе леса на пространственную структуру древостоев и форму крон доминантов древесного яруса на примере лесов европейской части России / В. Н. Шанин, М. П. Шашков, Н. В. Иванова, П. Я. Грабарник // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (4). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-4-5>

Abstract. *Background.* The most of ecosystem models do not take into account the asymmetry of crowns resulted from the competition between trees. Thus, the objective of the current study is to estimate quantitatively the effect of competition on shape and size of tree crowns. *Materials and methods.* The study was carried out in mixed and pure spruce, pine and birch stands in the Moscow and Novgorod regions. Mapping of trees was carried out on 14 sample plots of 25×25 m in size. Stem diameter, crown length and crown spread in four cardinal directions were measured for each tree. The relationship between crown size and tree stem size was analysed, as well as spatial distribution of stem bases and centroids of crown projections. *Results.* We found that crown size and shape is strongly dependent on tree species, its location in stand, and stand density. Pioneer tree species are characterized by relatively narrower crowns with high relative crown base height while the late-successional tree species have relatively wider crowns. The asymmetry of crown projection was shown to be strongly influenced by a tree neighbourhood. We also found that centroids of crown projections are distributed in space more regularly than stem bases. *Conclusions.* The species-specific features in crown development were shown. The analysis of results confirmed the previously described mechanism of adaptation to competition from neighbouring trees through asymmetric crown expansion in different directions. The relationships derived can be used for development of improved algorithm of simulation of aboveground competition. New procedure will allow us account the influence of a tree neighbourhood on the size and shape of its crown.

Key words: forest ecosystems, south taiga, spatial structure, competition, crown asymmetry.

For citation: Shanin V.N., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Grabarnik P.Ya. The effect of aboveground competition on spatial structure and crown shape of the dominating canopy species of forest stands of european Russia. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016;1(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-4-5>

Введение

Пространственная структура древостоев, под которой мы понимаем взаимное расположение деревьев с учетом их размеров и геометрических форм, как правило неоднородна, т.е. представляет собой совокупность нерегулярно расположенных и заметно отличающихся по размеру и форме деревьев. Такую неоднородность можно наблюдать даже в одновозрастных лесных культурах уже через несколько лет после посадки. Пространственная структура древостоя изменяется с течением времени и

определяется его видовым составом и возрастной структурой, напряженностью конкурентных взаимодействий между деревьями, а также давностью и интенсивностью различного рода нарушений. При этом меняется не только взаимное расположение деревьев (вследствие их естественного отпада), но также форма и размеры крон отдельных особей. Последнее сопровождается преимущественным ростом ветвей, оказавшихся в условиях хорошей освещенности, и отмиранием затененных участков кроны, что приводит к формированию асимметричных крон, имеющих различную го-

горизонтальную протяженность в разных направлениях.

Исследования пространственной структуры древостоев и ее связи с асимметрией крон отдельных деревьев представлены в ряде работ [2, 13, 28, 29]. Отечественными исследователями в основном проводились работы по изучению парцеллярной структуры древостоев [1], определению средних геометрических размеров крон [9], изучению закономерностей роста и самоизреживания древостоев [11], оценке связи между интенсивностью конкуренции и таксационными показателями древостоев. Однако эти данные не позволяют оценить степень варьирования размеров крон и изменчивость пространственной структуры для древостоев разного состава и возраста.

Как следствие, в большинстве существующих к настоящему времени математических или компьютерных моделей растительных сообществ, воспроизводящих структуру крон деревьев, не учитывается возникновение асимметрии крон как результат конкуренции между деревьями, хотя важность решения подобной задачи очевидна [14]. Асимметрия крон позволяет деревьям оптимальным образом использовать свободное пространство, закрывая возникающие в пологе «окна» и избегая чрезмерной конкуренции за свет [25]. Недооценка пластичности крон в моделях может приводить к неправильной оценке интенсивности конкуренции в разных частях древесного полога (как ее переоценке, так и недооценке) и, как следствие, к ошибкам в расчете продукции отдельных деревьев.

Цель данного исследования: изучить влияние конкуренции между деревьями на форму и размеры крон. Для этого было необходимо решить следующие задачи:

- 1) оценить видоспецифичную связь геометрических размеров (ширины и протяженности) крон деревьев с высотой и диаметром ствола;
- 2) оценить влияние конкуренции между деревьями на степень асимметрии крон деревьев разных видов;
- 3) оценить различия в удельной площади проекций крон для смешанных и моновидных древостоев;
- 4) проанализировать пространственное распределение оснований стволов и центроидов (геометрических центров масс) проекций крон на уровне древостоя.

Насколько известно авторам, подобная работа применительно к бореальным экосистемам центра европейской части РФ выполняется впервые. Исследование является частью работ по уточнению алгоритмов модели EFIMOD [22] для учета пластичности крон.

Материалы и методы

Районы исследований. Сбор полевых данных проводили в течение полевых сезонов 2015 г. на территориях Серпуховского района Московской области (март–июнь) и Пестовского района Новгородской области (июль) (рис. 1), расположенных в подзоне южной тайги [6].

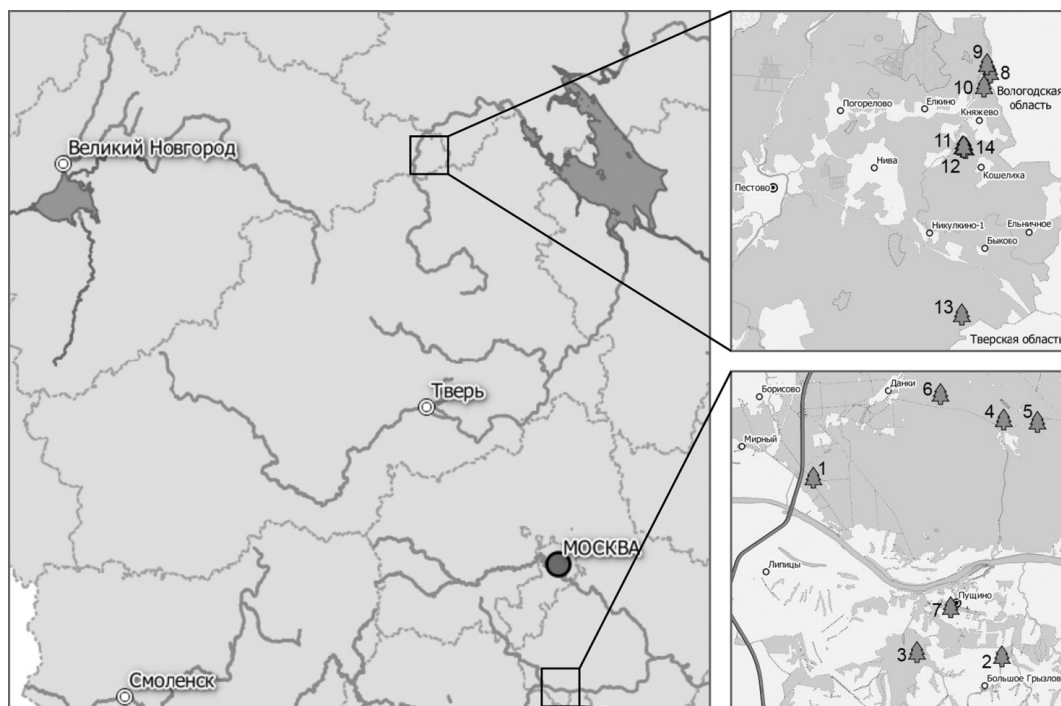


Рис. 1. Территории исследования и расположение пробных площадей

В Московской области пробные площади (№ 1–7) были заложены в окрестностях г. Пушкино в заказнике «Три ручья» и на прилегающих к нему территориях, а также на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника и в его охранной зоне. Лесной покров этих территорий сильно фрагментирован из-за антропогенных воздействий разной давности и в основном представляет собой заросшие сельскохозяйственные угодья и лесные культуры разного возраста. Преобладают сосновые, березовые и смешанные хвойно-мелколиственные леса с участием широколиственных видов деревьев.

В Новгородской области исследования проведены на территории Пестовского района в Никулинском участковом лесничестве (пробные площади № 8–14). Лесной покров этой территории представляет собой мозаику зарастающих вырубок и гарей различной давности, а также лесных культур разного возраста. Преобладают средневозрастные сосновые и смешанные хвойно-мелколиственные леса. Небольшие фрагменты средневозрастных и приспевающих ельников сохранились в водоохранных зонах малых рек, а также на труднодоступных участках водоразделов, часто заболоченных.

Методы полевых исследований. Для изучения пространственной структуры древостоев закладывались пробные площади размером 25×25 м, ориентированные по сторонам света.

Все измерения проводились от северо-западного угла пробной площади как начала прямоугольных координат. На пробной площади проводили сплошной пересчет всех живых деревьев с диаметром ствола на уровне груди не менее 6 см. Деревья, расположенные непосредственно на границе пробной площади, включали в учет, если более половины площади горизонтальной проекции их кроны (по визуальной оценке) находилось внутри пробной площади.

В каждом из регионов было заложено по семь пробных площадей (ПП). Для закладки пробных площадей выбирались участки древостоев с различной структурой полога (наличие ярусов и разрывов в пологе). Предпочтение отдавалось древостоям, сформированным елью европейской (*Picea abies* L.), сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березой (*Betula* spp.).

Характеристика объектов исследования приведена в табл. 1. Тип леса определяли по доминанту древостоя и преобладающей эколого-ценотической группе напочвенного покрова на основе принципов, изложенных в работе [7]. Географические координаты пробных площадей определяли при помощи GPS-ГЛОНАСС навигатора Garmin 64s с точностью около 10 м, координаты приведены в десятичных градусах системы координат WGS 84.

Таблица 1

Характеристика объектов исследования

№	Широта, град.	Долгота, град.	Формула древостоя, средний возраст деревьев, лет	Тип леса
1	54,88237	37,51868	10С, 65	Сосняк бореально-кустарничковый
2	54,81460	37,64394	10Б+Лп, 35	Березняк лугово-неморальный
3	54,81617	37,58763	6Б2Е2Ос+С, 100	Березняк неморальный
4	54,90451	37,64507	6Б3Е1С+Е+Ос, 75	Березняк неморальный
5	54,90342	37,66753	9С1Б, 80	Сосняк бореально-кустарничковый
6	54,91397	37,60319	9С1Б, 120	Сосняк бореально-кустарничковый
7	54,83318	37,60979	10С, 55	Сосняк нитрофильный
8	58,68341	36,11676	8Е1Б1С, 70	Ельник бореально-мелкотравный
9	58,68910	36,11198	7Е3С+Б, 80	Ельник бореально-кустарничковый
10	58,67322	36,10793	6С4Б, 85	Сосняк боровой
11	58,62973	36,07792	10Е, 90	Ельник бореально-мелкотравный
12	58,62895	36,08281	6Е3Ос1С, 110	Ельник бореально-мелкотравный
13	58,50882	36,07775	–, 35*	Березняк лугово-опушечный
14	58,62998	36,07991	9Е1Б, 70	Ельник бореально-кустарничковый

Примечание: * – зарастающий сенокосный луг: древостой не сомкнут, указан максимальный отмеченный возраст.

Определение высот и координат деревьев в пределах пробной площади проводили с помощью лазерного дальномера с функциями измерения высоты и магнитного азимута Laser Technology TruPulse 360В. Для каждой учетной

единицы (дерева) определяли полярные координаты, которые затем пересчитывали в прямоугольные. План древостоя составляли на месте. При обнаружении расхождений с фактическим расположением деревьев производили повтор-

ное измерение координат для отдельных деревьев. В результате погрешность определения координат составила не более 0,3 м. Для каждой учетной единицы с помощью мерной вилки проводили измерение диаметра ствола на уровне груди по двум взаимно перпендикулярным диаметрам. Также определяли возраст деревьев с помощью возрастного бурава Suunto по 1–3 (при возможности) деревьям каждого вида в каждом ярусе на пробной площади.

Для определения геометрических размеров крон у каждого дерева с помощью функции высотомера TruPulse 360В измеряли общую высоту и высоту точки прикрепления кроны. Под точкой прикрепления кроны понимали положение самой нижней ветви, листва которой визуально перекрывается с листвой других ветвей. В крону не включали ветви, если на одном уровне с ними не было других живых ветвей, отходящих от кроны в других горизонтальных направлениях. Выше точки прикрепления кроны не должно было наблюдаться более двух отмерших ветвей подряд [31].

Также у каждого дерева измеряли 4 радиуса проекции кроны на горизонтальную поверхность, ориентированные по сторонам света. Радиусы измеряли посредством визуального проецирования границы кроны на мерную рулетку. Дискретность измерений составила 0,05 м. Радиус кроны отсчитывали от внешней границы ствола дерева на уровне груди, поэтому в случае искривления ствола и, как следствие, значительного смещения проекции кроны относительно основания ствола, он может принимать отрицательные значения (основание ствола находится вне проекции кроны).

Пробную площадь разделяли на квадраты с шагом в 2,5 м при помощи маркированной бечевки. В каждом из узлов данной решетки проводили измерение сквозистости крон с помощью сквозистомера полуперископного типа Geographic Resource Solutions Densitometer с 25-точечным полем (авторская модификация). Сквозистость определяли как число точек в поле зрения сквозистомера, не перекрытых проекциями крон. Таким образом, для каждой пробной площади были получены значения сквозистости крон в 121 точках.

Анализ полевых данных. Обработку результатов измерений проводили в среде статистического программирования R [27] с подключением ряда пакетов (указаны ниже).

Для оценки связи геометрических размеров крон деревьев с высотой и диаметром ствола рассчитывали средний радиус, ширину и про-

тяженность крон для деревьев разных видов. Средний радиус кроны отдельного дерева рассчитывали как среднее арифметическое радиусов кроны по четырем направлениям, ширину кроны – как удвоенный средний радиус ее проекции, при этом к значениям радиусов проекции кроны предварительно прибавляли радиус ствола дерева. Протяженность кроны рассчитывали как разность между высотой дерева и высотой точки прикрепления кроны. Также рассчитывали отношение высоты точки прикрепления кроны к высоте дерева (удельная протяженность кроны), отношение ширины кроны к диаметру ствола на уровне груди (удельная ширина кроны) и отношение ширины кроны к ее протяженности (коэффициент формы кроны).

Далее анализировали тесноту связей между диаметром ствола и шириной кроны, высотой дерева и высотой точки прикрепления кроны, отношением ширины кроны к ее протяженности и полнотой древостоя, для чего рассчитывали линейный коэффициент корреляции Пирсона. Данный вид анализа проводили отдельно для деревьев разных ярусов. Выделение ярусов проводили посредством визуального анализа гистограммы распределения высот отдельно для каждой пробной площади. С этой целью после построения гистограммы высот, отсортированных по возрастанию, по резкому «перепадку» на гистограмме определяли границу между ярусами. Также вычисляли средний радиус кроны по сторонам света и варьирование данного показателя у разных видов деревьев.

Для оценки влияния конкуренции между деревьями на степень асимметрии крон вычисляли коэффициент асимметрии крон и индекс конкуренции. Коэффициенты асимметрии рассчитывали по сторонам света как отношение соответствующего радиуса проекции кроны к среднему значению радиуса проекции кроны данного дерева. Общий коэффициент асимметрии кроны рассчитывали как отношение расстояния между стволом и центроидом проекции кроны к среднему радиусу кроны [29]. Таким образом, для центрально симметричных фигур величина коэффициента асимметрии была равной нулю.

Индексы конкуренции (ИК) вычисляли по четырем 90-градусным секторам пространства вокруг каждого дерева (в каждом секторе по 45 ° в обе стороны от соответствующего радиуса). ИК определяли как долю площади каждого сектора, перекрытой проекциями крон других деревьев. Были выполнены расчеты ИК для

глубины сектора от 3,5 до 7,5 м с шагом в 0,5 м. Во избежание граничного эффекта, ИК для сектора не рассчитывался, если расстояние в данном направлении от дерева до границы ПП было меньше, чем принятая в расчетах глубина сектора. Устанавливали связь между коэффициентами асимметрии по сторонам света и индексами конкуренции в соответствующих секторах для каждого дерева.

Для оценки того, насколько форма кроны отличается от центрально-симметричной фигуры с центром, соответствующим положению

ствола, определяли координаты центроида (геометрического центра масс) проекции кроны и сравнивали их с положением основания ствола дерева. Координаты центроида проекции кроны рассчитывали как середины отрезков между конечными точками западного и восточного, северного и южного радиусов кроны соответственно (рис. 2,а). В ряде случаев (примерно для 6,5 % изученных деревьев) были отмечены отрицательные значения одного или двух радиусов проекции кроны (рис. 2,б).

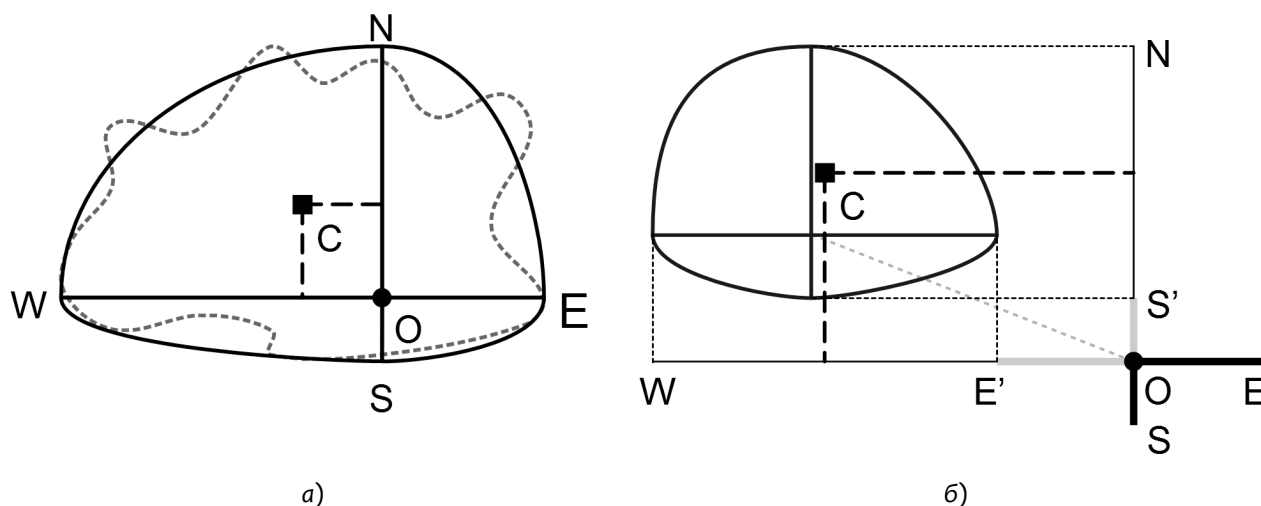


Рис. 2. Определение центроида проекции кроны С (квадратный маркер) при расположении основания ствола О (круглый маркер) внутри (а) и за пределами (б) проекции кроны. Координаты находятся как середины отрезков NS (NS') и EW (E'W), соединяющих конечные точки радиусов ON и OS (OS'), OE (OE') и OW соответственно. На рисунок для примера наложена схема более сложного представления профиля проекции кроны, приближенного к фактической форме проекции (темно-серая пунктирная линия)

Для оценки связи между асимметрией кроны и окружением дерева конкурентное давление со стороны соседних деревьев было представлено в виде вектора [13]. Данный вектор определяли как сумму векторов конкурентного давления всех соседних деревьев, находящихся на расстоянии не более 7,5 м от фокального дерева. Во избежание граничного эффекта из анализа были исключены все деревья, находящиеся ближе, чем 7,5 м от границы ПП. За начальную точку вектора конкурентного давления принимали основание ствола фокального дерева, а направление определяли от центроида проекции кроны воздействующего дерева к основанию ствола фокального дерева. Длина вектора определялась отношением площади проекции кроны воздействующего дерева S_i к произведению площади проекции кроны фокального дерева S_f на расстояние между двумя деревьями r (рис. 3,а): $V_i = S_i / (S_f * r)$. Смещение центроида проекции кроны относительно основания ствола дерева также было представлено в виде вектора (рис. 3,б). Далее для каждого дерева рас-

считывали угол между вектором смещения центроида проекции кроны относительно основания ствола и вектором конкурентного давления (рис. 3,а).

Для сравнения степени перекрытия проекций крон в смешанных и моnodоминантных древостоях рассчитывали удельную площадь проекций крон как отношение совокупной площади проекций крон всех деревьев к площади ПП. Древостой считали моnodоминантным, если более 75 % деревьев верхнего яруса принадлежали к одному виду. Для оценки роли асимметрии крон в формировании пространственной структуры древостоев рассчитывали суммарную площадь межкronовых пространств (участков, не имеющих общих точек ни с одной из крон, т.е. не перекрытых проекцией кроны ни одного из деревьев) [25]. Данные показатели рассчитывали отдельно для фактически измеренных проекций крон и отдельно – исходя из формы представления проекций крон в виде окружностей с радиусом, равным среднему радиусу [29].

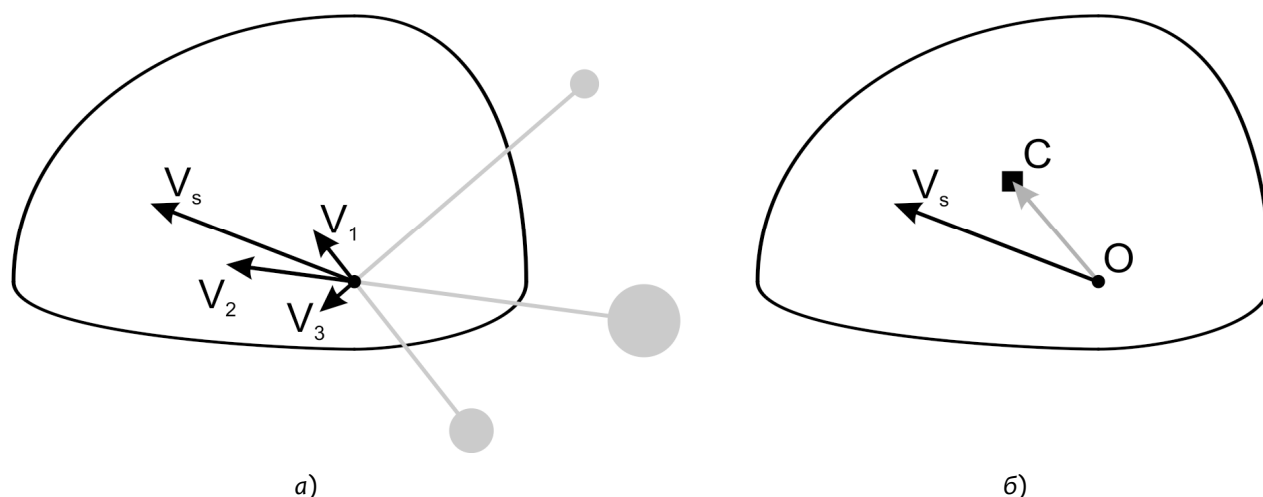


Рис. 3. Оценка связи между асимметрией кроны и окружением дерева:
а – вектор конкурентного давления V_s [13] как сумма частных векторов конкурентного давления (здесь – $V_1 - V_3$); б – вектор смещения центроида проекции кроны (серая стрелка) направлен от основания ствола дерева (О) к центроиду проекции кроны (С).
На рисунок наложен вектор конкурентного давления (черная стрелка)

При обработке точечных измерений сквозистости крон определяли принадлежность точки к проекции кроны конкретного дерева. Для точек, принадлежащих проекциям крон более чем одного дерева, учитывали ближайшее из них. Для каждой точки, принадлежащей проекции кроны какого-либо дерева, рассчитывали расстояние от нее до этого дерева. Если точка не принадлежала проекции кроны какого-либо дерева, данная точка в расчетах не учитывалась (кроме расчета среднего значения сквозистости на уровне ПП).

Для анализа пространственного распределения стволов деревьев и центроидов проекций крон использовали L -модификацию K -функции Рипли [29], реализованную в виде функции *Lest* в пакете *spatstat* среды статистического программирования *R*. На первом этапе анализа определяли минимальное значение центрированной L -функции ($L(r) - r$) на заданном интервале значений межточечных расстояний r для виртуального древостоя с чисто случайным расположением деревьев (что соответствует нулевой гипотезе о пуассоновском распределении деревьев на площадке) для каждого из 1000 повторений генерации случайного древостоя.

Далее полученные 1000 минимальных значений упорядочивали по возрастанию, и 10-е из них выбирали в качестве пороговой величины (что соответствует уровню значимости $P = 0,01$ при односторонней гипотезе). Пороговую величину сравнивали с минимумом центрированной L -функции для наблюдаемого пространственного расположения объектов (оснований стволов или центроидов проекций крон). Если минимум центрированной L -функции для фак-

тического расположения объектов на ПП был ниже порогового значения, мы отвергали нулевую гипотезу о чисто случайном расположении объектов в пользу более регулярного размещения [5, 16]. Данную процедуру выполняли независимо для каждой пробной площади, число объектов виртуального древостоя принимали равным фактическому числу стволов на пробной площади.

Кроме того, был проведен анализ взаимосвязей между различными характеристиками отдельных деревьев и ПП в целом. Определяли связь между значением сквозистости крон в конкретной точке и расстоянием от точки до ствола дерева, проекции кроны которого принадлежит данная точка. Мерой связи служил линейный коэффициент корреляции Пирсона.

Результаты и их обсуждение

Всего на 14 пробных площадях было измерено 698 деревьев. Распределение деревьев по видам было следующим: 328 – ель европейская (*Picea abies*), 197 – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), 137 – береза (*Betula* spp.), 16 – липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), 8 – осина (*Populus tremula* L.), 5 – рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), 4 – дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), по одному дереву ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench), лиственницы (*Larix* sp.) и клена остролистного (*Acer platanoides* L.).

Связь геометрических размеров крон деревьев с высотой и диаметром ствола. По результатам исследований, коэффициент корреляции Пирсона между высотой дерева и

протяженностью кроны составляет 0,48 ($P < 0,05$) для деревьев верхнего яруса, 0,71 ($P < 0,05$) – для деревьев других ярусов. Коэффициент корреляции между диаметром ствола дерева и шириной кроны составляет 0,80 ($P < 0,05$) для деревьев верхних ярусов и 0,59 ($P < 0,05$) – для остальных деревьев. Таким образом, можно предположить, что размеры стволов деревьев (высота и диаметр на уровне груди) не являются единственными показателями, определяющими размеры крон, так как на разрастание крон влияют также другие факторы, такие как возраст дерева, его онтогенетическое состояние и полнота древостоя. Однако в некоторых других исследованиях (например, для сосняков в Восточной Сибири [8]) была обнаружена тесная связь между диаметром ствола на уровне

груди и шириной кроны. Отметим здесь, что анализ связи размеров кроны с возрастом дерева не проводился в силу отсутствия в собранных данных репрезентативных рядов по возрасту для большинства из рассматриваемых видов деревьев.

По отношению ширины кроны к диаметру ствола на уровне груди можно выделить две группы видов: деревья с узкими кронами (осина, сосна и, в меньшей степени, береза), и деревья с относительно широкими кронами – дуб и липа (рис. 4,а). По критерию отношения высоты точки прикрепления кроны к общей высоте дерева также можно выделить виды деревьев с высоко расположенным основанием кроны – березу, дуб, осину, сосну, и виды с низко расположенным основанием кроны – ель, липу (рис. 4,б).

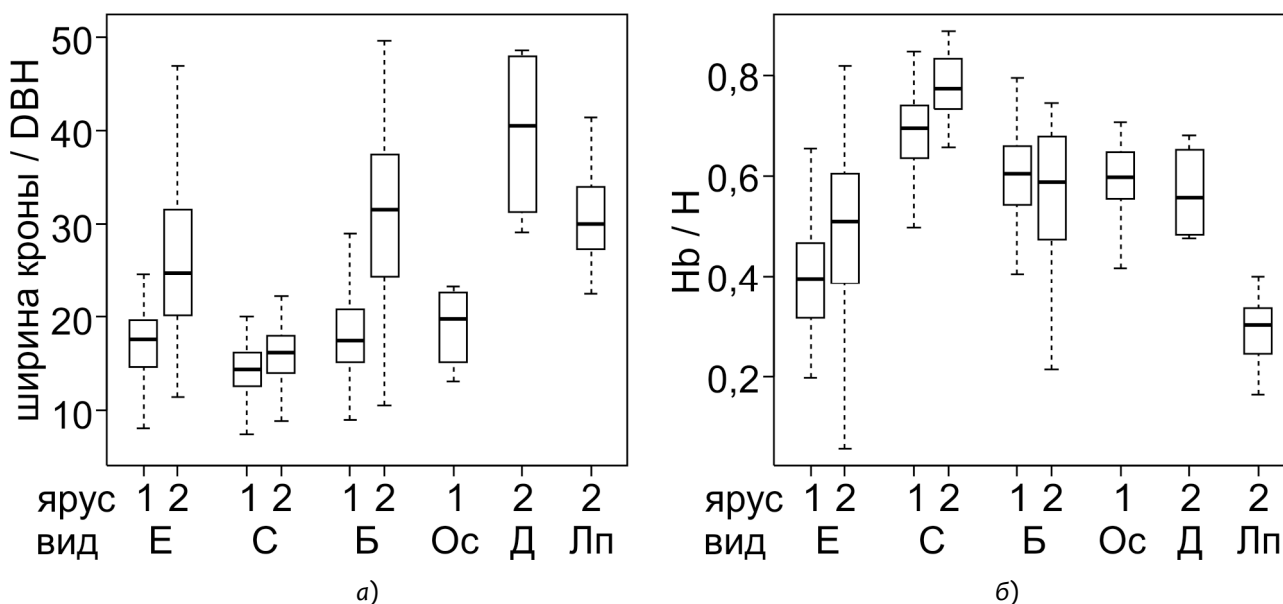


Рис. 4. Геометрические параметры крон для разных видов деревьев (отдельно для первого и второго ярусов древостоя):

а – отношение ширины кроны (удвоенный средний радиус) к диаметру ствола дерева на уровне груди (DBH); б – отношение высоты точки прикрепления кроны (Hb) к высоте дерева (H). Е – ель ($n = 101$ для яруса 1 и 227 – для яруса 2), С – сосна ($n = 181$ и 16), Б – береза ($n = 96$ и 41), Ос – осина ($n = 8$), Д – дуб ($n = 4$), Лп – липа ($n = 15$).
Приведены медианное значение, 1-й и 3-й квартили и размах

Обобщая два этих показателя, можно отметить, что раннесукцессионные виды, такие как береза, осина, сосна [3], характеризуются узкими и высоко расположенными кронами, тогда как позднесукцессионные виды (дуб и липа) имеют широкие (а в случае липы – еще и протяженные в вертикальном отношении) кроны. Отдельный случай представляет ель, которая демонстрирует очень высокую степень пластичности формы кроны в зависимости от возраста дерева и условий его произрастания. Подобная геометрия может быть связана с жизненными стратегиями деревьев: для пио-

нерных светолюбивых видов приоритетом является быстрый выход в верхний ярус, поэтому вертикальный рост преобладает над ростом кроны в ширину. Стратегия позднесукцессионных видов заключается в удержании жизненного пространства, для чего они формируют более широкие и плотные кроны. В то же время, показатель отношения ширины кроны к ее протяженности имеет схожие средние значения для всех видов. Однако обращает на себя внимание широкое варьирование данного показателя у березы, сосны и ели, которое может быть просто следствием большего объема выборки

для трех этих видов. Стоит также отметить существенные различия между ярусами: деревья верхнего яруса характеризуются более узкими кронами (рис. 4,а).

Корреляционный анализ связей характеристик крон с полнотой древостоя показал наличие умеренно выраженной положительной корреляции ($r = 0,52$, $P < 0,05$) между суммой площадей сечений и коэффициентом формы кроны (отношением ширины кроны к ее протяженности). Связь между полнотой древостоя и коэффициентом формы кроны может быть объяснена тем, что высокие значения абсолютной полноты характерны для спелых древостоев, сформированных деревьями с хорошо развитыми кронами. Также характерно, что удельная ширина крон отрицательно коррелирует с суммой площадей сечений ($r = -0,56$, $P < 0,05$), а удельная протяженность крон имеет положительную корреляцию как с суммой площадей сечений ($r = 0,73$, $P < 0,05$), так и с плотностью древостоя ($r = 0,54$, $P < 0,05$). Ранее было показано, что удельная ширина кроны снижается с ростом полноты древостоя в силу высокой конкуренции между соседними деревьями [8, 15, 32]; в древостоях с высокой полнотой наблюдается преимущественно вертикальный рост. Во-вторых, высокая полнота более характерна для молодых древостоев, в которых деревья имеют более узкие кроны.

Влияние конкуренции между деревьями на степень асимметрии крон. При анализе средних радиусов проекций кроны по сторонам света не было выявлено существенных различий между ними. Вместе с тем, показано значительное влияние соседних деревьев на степень асимметрии кроны. Анализ связи между коэффициентами асимметрии крон по сторонам света и индексами конкуренции в соответствующих секторах показал, что подобная связь существенным образом зависит от глубины сектора, для которого рассчитывали индекс конкуренции. Наиболее выраженную зависимость наблюдали при глубине сектора 4 м для северного и западного направлений и 7 м – для южного и восточного направлений. Значения коэффициентов корреляции Пирсона при этом находились в диапазоне 0,57–0,74 ($P < 0,05$) и были более высокими для южного и восточного направлений. Различия в глубине сектора, при которой наблюдается наиболее сильная корреляция между асимметрией кроны и конкурентным влиянием соседей, могут быть объяснены тем, что прямое солнечное излучение (и, соответственно, максимум общей солнечной радиации) поступает преимущественно с южной, в

меньшей степени – с восточной и западной сторон, а с северной поступает только рассеянное излучение. Как следствие, именно для этих направлений конкуренция за солнечную радиацию со стороны соседей оказывает наибольшее влияние. Однако для западного направления, как и для северного, корреляция выявлена не была ($r < 0,5$).

Анализ данных продемонстрировал хорошую степень соответствия между вектором смещения центроида проекции кроны и вектором конкурентного давления. Для 57 % деревьев данный угол не превышает 45° , а значение циклического коэффициента корреляции между направлением смещения центроида кроны и направленностью конкурентного давления составляет 0,87 ($P < 0,05$). Данные результаты демонстрируют смещение симметрии крон в сторону, противоположную направлению наиболее сильного конкурентного давления, что способствует снижению интенсивности конкуренции за свет. Таким образом, на асимметрию кроны влияет расположение соседних деревьев, расстояние до них и их размеры.

Реакция деревьев на конкуренцию заключается в ингибировании роста ветвей, оказавшихся в условиях низкой освещенности, что может в конечном итоге приводить к их отмиранию, и в одновременной интенсификации роста ветвей в условиях хорошей освещенности. Таким образом, локальные взаимодействия между особями играют ведущую роль в формировании облика растительных сообществ [20]. К примеру, исследования в буковых лесах южной Германии показали значительные различия между годичным приростом в длину у ветвей, растущих в направлении «окна» в пологе (9,2 см в год) и прочих ветвей (6,2 см в год) [21]. Аналогичные закономерности наблюдали у находящихся на свету и затененных ветвей сосны на осушенном болоте в северо-восточной части Швейцарии [30]. Наличие механизма адаптации к конкуренции со стороны соседних деревьев за счет асимметричного горизонтального роста кроны в разных направлениях способствует более эффективному перехвату ФАР на уровне сообщества и, как следствие, повышению продуктивности древостоев [4]. Данный эффект особенно заметен в смешанных древостоях, где сочетание деревьев разных видов позволяет им наиболее эффективно использовать пространство для размещения фотосинтезирующих органов, что способствует более высокой продуктивности по сравнению с монокультурами [25, 26]. Проявление подобных адаптаций на локальном уровне обеспечивает простран-

ственную непрерывность древесного полога и в то же время гетерогенность его структуры, тем самым повышая общую устойчивость лесных экосистем.

Также наблюдали умеренную отрицательную корреляцию ($r = -0,65$, $P < 0,05$) между суммой площадей сечений и средним коэффициентом асимметрии проекций крон на уровне пробной площади для деревьев второго яруса. Такой результат может быть связан с более интенсивными процессами конкуренции в высокополнотных древостоях, которые приводят к формированию сложной пространственной структуры как на уровне древостоя, так и на уровне крон отдельных деревьев.

Обращает на себя внимание явно выраженная обратная связь между удельной шириной кроны и коэффициентом асимметрии проекции кроны ($r = -0,82$, $P < 0,05$), в то время как между коэффициентом асимметрии проекции кроны и удельной протяженностью кроны наблюдается положительная связь ($r = 0,93$, $P < 0,05$). Иными словами, у деревьев с узкими кронами асимметрия крон выражена сильнее. Это может быть связано с тем, что наиболее широкие кроны имеют деревья, доминирующие в пологе, которые не испытывают существенного угнетения со стороны соседей. Закономерно, что у подобных деревьев не наблюдается значительной асимметрии проекции кроны. Отмечено, что увеличение объема листового аппарата у деревьев достигается в основном за счет увеличения геометрических размеров кроны, а не за

счет увеличения плотности размещения листы на единицу объема кроны [18].

Сравнение степени перекрытия проекций крон в смешанных и моновидовых древостоях. Связь между удельной площадью проекций крон и средним значением сквозистости крон на уровне пробной площади оказалась выражена слабо. Очевидно, на показатель сквозистости полога влияет не только суммарная площадь проекций крон, но и характеристики отдельных крон – в частности, их индивидуальная сквозистость, а также особенности пространственного расположения деревьев.

Показано, что удельная площадь проекций крон в смешанных древостоях значительно выше (t -критерий, $P < 0,05$), чем в моновидовых (рис. 5, а). Обращает на себя внимание тот факт, что в смешанных древостоях удельная площадь проекций крон существенно выше 1, что свидетельствует о более эффективном вертикальном распределении надземной фитомассы, при котором листва разных видов деревьев располагается на разных уровнях полога в силу видоспецифичных особенностей формы крон. Напротив, в одновидовых древостоях, особенно если они сформированы деревьями одного возраста, кроновая конкуренция между особями происходит на одном пространственном уровне. Аналогичные закономерности были теоретически обоснованы в работе [17] и эмпирически подтверждены на основе значительного объема экспериментальных данных для лесов Западной Европы [25, 26].

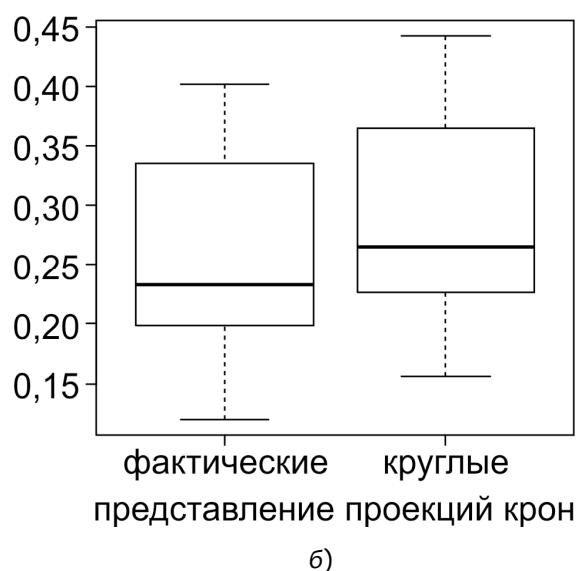
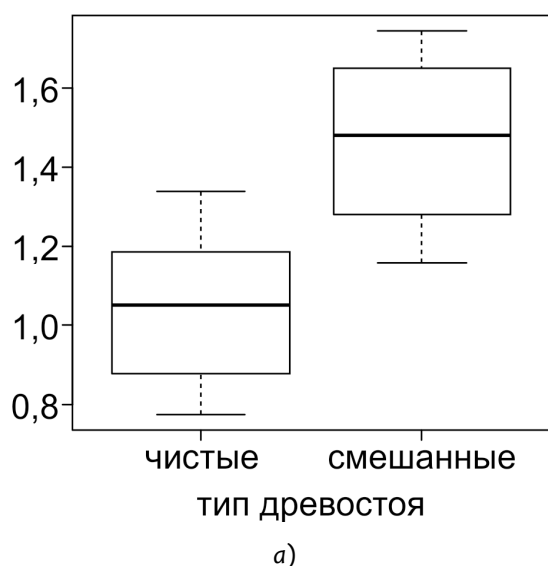


Рис. 5. Характеристики крон на уровне древостоя:

- а – сравнение удельной площади проекций крон (по оси ординат) как отношения суммарной площади проекций крон всех деревьев к площади ПП для моновидовых ($n = 8$) и смешанных ($n = 5$) древостоев;
б – сравнение доли межкronовых пространств в пологе (по оси ординат), т.е. участков, не перекрытых проекциями крон ни одного дерева для измеренных и «круглых» крон. $n = 13$ (ПП № 13 исключена из анализа).
Приведены медианное значение, 1-й и 3-й квантили и размах

Анализ связи между точечными измерениями сквозистости крон и расстоянием от точки измерения сквозистости до ближайшего дерева не показал наличия связи между этими характеристиками (значение коэффициента корреляции Пирсона менее 0,5). Можно лишь отметить, что 90 % всех наблюдений приходится на случаи, когда показатель сквозистости составляет выше 0,44, а расстояние до ствола – не более 2,99 м. В ряде работ были выявлены эмпирические зависимости в вертикальном распределении фитомассы внутри кроны [24, 31, 33]. Однако из полученных нами результатов можно сделать вывод, что радиальное распределение плотности фитомассы внутри кроны имеет сложный характер и зависит от индивидуальных особенностей формирования крон.

Пространственное распределение стволов деревьев и центроидов проекций крон. Для большинства пробных площадей было установлено, что основания стволов распределены в пространстве случайным образом, т.е. в согласии с моделью чисто случайного (пуассоновского) размещения [19]. Исключение составила ПП № 7, которая представляет собой парковые культуры сосны, посаженные по регулярной решетке. Напротив, анализ пространственного распределения точек, соответствующих центроидам проекций крон, показал, что оно отличается от пуассоновского в сторону более регулярного распределения в пространстве. Единственным исключением в данном случае является ПП № 13, представляющая собой зарастающий сенокос, где отсутствует сомкнутый полог и, как следствие, конкуренция между деревьями за свет. Высокая степень регулярности в расположении центроидов проекций крон отмечена также в ряде других работ [10, 23, 29].

Таким образом, проведенный анализ количественно показал, что деревья адаптируются к конкуренции со стороны соседей за счет асимметричного горизонтального роста кроны в разных направлениях. Вследствие этого достигается более равномерное пространственное распределение биомассы в древесном пологе, причем ранее было показано [29], что расстояние до соседних деревьев оказывает на асимметрию более существенное влияние, чем размер этих деревьев. В пионерной работе [19] было проведено сравнение пространственного распределения оснований стволов и центров крон деревьев с помощью методов пространственной статистики. В результате было показано, что центры крон деревьев, по сравнению с основаниями стволов, имеют тенденцию к от-

клонению в направлении участков, свободных от крон других деревьев, что может быть также интерпретировано как механизм адаптации к конкуренции со стороны соседей и согласуется с полученными нами результатами. Еще одной характерной закономерностью является возрастание доли асимметричных крон по мере увеличения возраста древостоев [3].

Результаты исследования были использованы при разработке алгоритма и оценке параметров индивидуально-ориентированной модели кроновой конкуренции [12]. В частности, количественные данные по геометрическим размерам крон использованы для уточнения значений видоспецифичных коэффициентов уравнений, описывающих связь ширины и протяженности кроны с диаметром ствола и высотой дерева. Влияние окружения отдельного дерева на размеры и форму его кроны реализовано в модели посредством разбиения пространства на полигоны Вороного. Таким образом, соответствующий дереву полигон определяет потенциальное пространство для размещения кроны дерева, в соответствии с которым модифицируется ширина крон деревьев в разных направлениях, что позволяет моделировать их асимметрию, возникающую вследствие конкуренции за ресурсы. Модель была интегрирована в систему моделей EFIMOD и позволила уточнить описание процессов конкуренции в смешанных разновозрастных древостоях.

Заключение

Анализ измерений для различных по видовому составу и возрасту древостоев позволил количественно оценить проявление наиболее общих закономерностей, определяющих вертикальную и горизонтальную структуру древостоев на уровне как индивидуального дерева, так и совокупности деревьев.

1. В ходе работы показано наличие видоспецифичных особенностей формирования крон у разных видов деревьев, связанных с различиями в их жизненных стратегиях: раннесукцессионные (реактивные) виды деревьев характеризуются более узкими, относительно размеров ствола, и высоко расположенными кронами, тогда как позднесукцессионные (виолентные и толерантные) виды имеют более широкие кроны.

2. Анализ пространственного расположения деревьев и геометрических размеров их крон в древостоях разной структуры позволил оценить влияние конкуренции между деревьями на размеры и форму их крон. Показано, что кроны деревьев демонстрируют преимущественный

рост в направлении наименьшего конкурентного давления со стороны соседей.

3. Сравнение удельной площади проекций крон для чистых и смешанных древостоев показало, что во втором случае данный показатель выше. Это свидетельствует о более эффективном вертикальном распределении массы надземных органов в пространстве.

4. Установлено, что основания стволов распределены в пространстве случайным образом, в то время как центроиды проекций крон, напротив, обладают более регулярным распределением в пространстве, что обеспечивает более эффективное использование пространства кронами деревьев.

Благодарности

Авторы благодарят за содействие в проведении полевых исследований руководство ФГБУ «Приокско-Тerrasный государственный природный биосферный заповедник», администрацию г. Пушкино, Комитет лесного хозяйства и лесной промышленности Новгородской области и сотрудников Пестовского центрального лесничества. Благодарим д.б.н., проф. О. В. Смирнову, д.б.н. М. В. Бобровского и к.ф.-м.н. Н. В. Белотелова за замечания и предложения по тексту статьи. Работа поддержана грантом РФФИ № 15-04-05400.

Список литературы

1. Алейников, А. А. Пространственная организация крупнопоротниковых лесов в верховьях реки Печоры (Печоро-Илычский заповедник) / А. А. Алейников, А. А. Лазников // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1 (5). – С. 1180–1183.
2. Бахур, О. С. Закономерности строения полога сосновых древостоев / О. С. Бахур // Труды Белорусского государственного технологического университета. Лесное хозяйство. – 2014. – № 1. – С. 11–14.
3. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с. ; Кн. 2. – 575 с.
4. Данилов, Д. А. Оценка конкурентных взаимоотношений сосны и ели в смешанных древостоях черничного типа леса, пройденных рубками ухода и комплексным уходом за лесом / Д. А. Данилов, Т. А. Ищук // Системы. Методы. Технологии. – 2013. – № 1 (17). – С. 176–181.
5. Грабарник, П. Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход / П. Я. Грабарник // Лесоведение. – 2010. – № 2. – С. 77–85.
6. Грибова, С. А. Растительность европейской части СССР / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. – Л. : Наука, 1980. – 426 с.
7. Заугольнова, Л. Б. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации / Л. Б. Заугольнова, О. В. Морозова // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 34–48.
8. Кузьмичев, В. В. Закономерности роста древостоев / В. В. Кузьмичев. – Новосибирск : Наука, 1977. – 160 с.
9. Пугачевский, А. В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции / А. В. Пугачевский. – Минск : Наука и техника, 1992. – 205 с.
10. Секретенко, О. П. Анализ пространственной структуры и эффектов взаимодействия в биологических сообществах : автореф. дис. ... к.ф.-м.н. / Секретенко О. П. – Красноярск, 2001. – 22 с.
11. Секретенко, О. П. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей / О. П. Секретенко, П. Я. Грабарник // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 3. – С. 32–44.
12. Шанин, В. Н. Модель конкуренции за свет между деревьями в смешанных древостоях бореальной зоны с учетом асимметрии крон / В. Н. Шанин, М. П. Шашков, Н. В. Иванова, С. С. Быховец, П. Я. Грабарник // Научные основы устойчивого управления лесами : материалы II Всерос. науч. конф. (с международным участием). – М. : ЦЭПЛ РАН, 2016. – С. 62–63.
13. Brisson, J. Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum* / J. Brisson // Canadian Journal of Forest Research. – 2001. – V. 31. – P. 2151–2159.
14. Cescatti, A. Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms / A. Cescatti // Ecological Modelling. – 1997. – V. 101. – P. 263–274.
15. Davies, O. The contribution of structural indices to the modelling of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and birch (*Betula* spp.) crowns / O. Davies, A. Pommerening // Forest Ecology and Management. – 2008. – V. 256. – P. 68–77.
16. Diggle, P. Statistical analysis of spatial point patterns / P. Diggle. – London : Academic Press, 1983. – 159 p.
17. Forrester, D. I. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process / D. I. Forrester // Forest Ecology and Management. – 2014. – V. 312. – P. 282–292.
18. Forrester, D. I. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young Eucalyptus nitens plantation / D. I. Forrester, J. J. Collopy, C. L. Beadle, T. G. Baker // Forest Ecology and Management. – 2013. – V. 288. – P. 21–30.
19. Gavrikov, V. L. Trunk-top relations in a Siberian pine forest / V. L. Gavrikov, P. Ya. Grabarnik, D. Stoyan // Biometrical Journal. – 1993. – V. 35 (4). – P. 487–498.

20. Green, D. G. Interactions matter—complexity in landscapes and ecosystems / D. G. Green, S. Sadedin // *Ecological Complexity*. – 2005. – № 2. – P. 117–130.
21. Haywood, A. Growth of advanced European beech trees in the transformation phase in the southern Black Forest. Dissertation / A. Haywood. – Freiburg : University of Freiburg, 2002. – 152 p.
22. Komarov, A. EFIMOD 2 – the system of simulation models of forest growth and elements cycles in forest ecosystems / A. Komarov, O. Chertov, S. Zudin, M. Nadporozhskaya, A. Mikhailov, S. Bykhovets, E. Zudina, E. Zubkova // *Ecological Modelling*. – 2003. – V. 170. – P. 373–392.
23. Longuetaud, F. Analysis of long-term dynamics of crowns of sessile oaks at the stand level by means of spatial statistics / F. Longuetaud, T. Seifert, J. Leban, H. Pretzsch // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – V. 255. – P. 2007–2019.
24. Olchev, A. Application of a three-dimensional model for assessing effects of small clear-cuttings on radiation and soil temperature / A. Olchev, K. Radler, A. Sogachev, O. Panferov, G. Gravenhorst // *Ecological Modelling*. – 2009. – V. 220. – P. 3046–3056.
25. Pretzsch, H. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands / H. Pretzsch // *Forest Ecology and Management*. – 2014. – V. 327. – P. 251–264.
26. Pretzsch, H. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands / H. Pretzsch, G. Schütze // *European Journal of Forest Research*. – 2016. – V. 135. – P. 1–22.
27. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R: Foundation for Statistical Computing. – Vienna, 2014. – 3464 p.
28. Rouvinen, S. Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest / S. Rouvinen, T. Kuuluvainen // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1997. – V. 27. – P. 890–902.
29. Schröter, M. Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an old-growth forest / M. Schröter, W. Härdtle, G. von Oheimb // *European Journal of Forest Research*. – 2012. – V. 131. – P. 787–798.
30. Stoll, P. Plant foraging and dynamic competition between branches of *Pinus sylvestris* in contrasting light environments / P. Stoll, B. Schmid // *Journal of Ecology*. – 1998. – V. 86. – P. 934–945.
31. Tahvanainen, T. Individual tree models for the crown biomass distribution of Scots pine, Norway spruce and birch in Finland / T. Tahvanainen, E. Forss // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – V. 255. – P. 455–467.
32. Thorpe, H. C. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species / H. C. Thorpe, R. Astrup, A. Trowbridge, K. D. Coates // *Forest Ecology and Management*. – 2010. – V. 259. – P. 1586–1596.
33. Weiskittel, A. R. Species differences in total and vertical distribution of branch- and tree-level leaf area for the five primary conifer species in Maine, USA / A. R. Weiskittel, J. A. Kershaw, P. V. Hofmeyer, R. S. Seymour // *Forest Ecology and Management*. – 2009. – V. 258. – P. 1695–1703.

References

1. Aleynikov A. A., Laznikov A. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of Samara research centre of the Russian Academy of Sciences]. 2012, vol. 14, no. 1 (5), pp. 1180–1183.
2. Bakhur O. S. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Lesnoe khozyaystvo* [Proceedings of Belarus State Technological University. Forestry]. 2014, no. 1, pp. 11–14.
3. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: history in Holocene and modern times]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 1, 479 p.; bk. 2, 575 p.
4. Danilov D. A., Ishchuk T. A. *Sistemy. Metody. Tekhnologii* [Systems. Methods. Technologies.]. 2013, no. 1 (17), pp. 176–181.
5. Grabarnik P. Ya. *Lesovedenie* [Forest Studies]. 2010, no. 2, pp. 77–85.
6. Gribova S. A., Isachenko T. I., Lavrenko E. M. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980, 426 p.
7. Zaugol'nova L. B., Morozova O. V. *Lesovedenie* [Forest Studies]. 2006, no. 1, pp. 34–48.
8. Kuz'michev V. V. *Zakonomernosti rosta drevostoev* [Regularities in the growth of forest stands]. Novosibirsk: Nauka, 1977, 160 p.
9. Pugachevskiy A. V. *Tsenopopulyatsii eli: struktura, dinamika, faktory regulyatsii* [Cenopopulations of pine spruce: structure, dynamics, factors of regulations]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1992, 205 p.
10. Sekretenko O. P. *Analiz prostranstvennoy struktury i effektivov vzaimodeystviya v biologicheskikh soobshchestvakh: avtoref. dis. k.f.-m.n.* [Analysis of space structure and effects of interaction in biological communities]. Krasnoyarsk, 2001, 22 p.
11. Sekretenko O. P., Grabarnik P. Ya. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian forest journal]. 2015, no. 3, pp. 32–44.
12. Shanin V. N., Shashkov M. P., Ivanova N. V., Bykhovets S. S., Grabarnik P. Ya. *Nauchnye osnovy ustoychivogo upravleniya lesami: materialy II Vseros. nauch. konf. (s mezhdunarodnym uchastiem)* [Scientific principles of sustainable forest management: proceedings of II Russian scientific conference (with international participation)]. Moscow: TsEPL RAN, 2016, pp. 62–63.
13. Brisson J. *Canadian Journal of Forest Research*. 2001, vol. 31, pp. 2151–2159.

14. Cescatti A. *Ecological Modelling*. 1997, vol. 101, pp. 263–274.
15. Davies O., Pommerening A. *Forest Ecology and Management*. 2008, vol. 256, pp. 68–77.
16. Diggle P. *Statistical analysis of spatial point patterns*. London: Academic Press, 1983, 159 p.
17. Forrester D. I. *Forest Ecology and Management*. 2014, vol. 312, pp. 282–292.
18. Forrester D. I., Collopy J. J., Beadle C. L., Baker T. G. *Forest Ecology and Management*. 2013, vol. 288, pp. 21–30.
19. Gavrikov V. L., Grabarnik P. Ya., Stoyan D. *Biometrical Journal*. 1993, vol. 35 (4), pp. 487–498.
20. Green D. G., Sadedin S. *Ecological Complexity*. 2005, no. 2, pp. 117–130.
21. Haywood A. *Growth of advanced European beech trees in the transformation phase in the southern Black Forest. Dissertation*. Freiburg: University of Freiburg, 2002, 152 p.
22. Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zubkova E. *Ecological Modelling*. 2003, vol. 170, pp. 373–392.
23. Longuetaud F., Seifert T., Leban J., Pretzsch H. *Forest Ecology and Management*. 2008, vol. 255, pp. 2007–2019.
24. Olchev A., Radler K., Sogachev A., Panferov O., Gravenhorst G. *Ecological Modelling*. 2009, vol. 220, pp. 3046–3056.
25. Pretzsch H. *Forest Ecology and Management*. 2014, vol. 327, pp. 251–264.
26. Pretzsch H., Schütze G. *European Journal of Forest Research*. 2016, vol. 135, pp. 1–22.
27. *R: Foundation for Statistical Computing*. Vienna, 2014, 3464 p.
28. Rouvinen S., Kuuluvainen T. *Canadian Journal of Forest Research*. 1997, vol. 27, pp. 890–902.
29. Schröter M., Härdtle W., von Oheimb G. *European Journal of Forest Research*. 2012, vol. 131, pp. 787–798.
30. Stoll P., Schmid B. *Journal of Ecology*. 1998, vol. 86, pp. 934–945.
31. Tahvanainen T., Forss E. *Forest Ecology and Management*. 2008, vol. 255, pp. 455–467.
32. Thorpe H. C., Astrup R., Trowbridge A., Coates K. D. *Forest Ecology and Management*. 2010, vol. 259, pp. 1586–1596.
33. Weiskittel A. R., Kershaw J. A., Hofmeyer P. V., Seymou R. S. *Forest Ecology and Management*. 2009, vol. 258, pp. 1695–1703.