

УДК 630*182.21

МОДЕЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ СМЕШАННЫХ ДРЕВОСТОЕВ (НА ПРИМЕРЕ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК» В СРЕДНЕМ ПРИАМУРЬЕ)

© 2015 г. А. Н. Колобов¹, Е. С. Лонкина², Е. Я. Фрисман¹

¹ Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
679016, ЕАО, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4

² Государственный природный заповедник «Бастак»
679016, ЕАО, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 69а

E-mail: alex_0201@mail.ru, lonkina83@mail.ru, frisman@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2015 г.

Рассмотрены результаты исследования модельных и реальных данных пространственного размещения деревьев в одновидовых, разновозрастных и смешанных древостоях. Моделирование горизонтальной структуры древостоя проведено на основе имитационной компьютерной модели. Исследование горизонтальной структуры древостоя позволяет сделать выводы о процессах внутри- и межвидовой конкуренции. Показано, что использованная для генерации пространственных данных модель отражает основные механизмы формирования ярусно-мозаичной структуры древостоя в природных сообществах. В дальнейшем это позволяет использовать ее для изучения особенностей формирования пространственной структуры смешанных древесных сообществ, развивающихся под действием внутренних (конкуренция) и внешних (рубки, ветровалы, фитофаги и т. д.) факторов. Статистический анализ пространственного размещения деревьев теневыносливых и светолюбивых видов относительно друг друга показал, что в среднем вокруг произвольно выбранного дерева теневыносливого вида существует область, в пределах которой возможность встретить дерево светолюбивого вида меньше, чем была бы при их случайном размещении. Вокруг произвольно выбранного «крупного» дерева теневыносливого вида существует область, в пределах которой возможность встретить «мелкое» или «среднее» дерево светолюбивого вида меньше, чем была бы при их случайном размещении. Показано, что взаимное расположение «крупных» светолюбивых деревьев и «мелких», «средних» теневыносливых не отличается от случайного. В результате действия процессов конкуренции пространственное расположение деревьев светолюбивых видов определяется размещением теневыносливых. Расположение светолюбивых деревьев не влияет на местоположение теневыносливых. Размещение теневыносливых деревьев разных видов, в частности ели, пихты и кедра, не зависит друг от друга.

Ключевые слова: *древостой, горизонтальная структура, пространственные данные, индивидуально-ориентированная модель, конкуренция.*

DOI: 10.15372/SJFS20150305

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в результате последовательных геоботанических исследований накоплено большое количество данных, в том числе характеристики как различных растительных ассоциаций (видовой состав, плотность покрова и т. п.), так и отдельных видов растений (возраст, диаметр, высота), составляющих эти ассоциации (Колесников, 1955, 1961; Куренцова, 1967; Рубцова и др., 2006).

Полученные базы данных обеспечивают возможность подробного количественного исследования закономерностей роста и особенностей развития растений в зависимости от характера и свойств растительных сообществ. В последние десятилетия появился значительный интерес к изучению горизонтальной структуры древостоя (Penttinen et al., 1992; Dieckmann et al., 2000; Getzin et al., 2006). Это связано с тем, что особенности формирования пространственной структуры древостоя от-

ражают различные процессы, протекающие в растительном сообществе. Например, конкурентные процессы влияют на рост, отпад и возобновление деревьев, что в итоге формирует определенную пространственную структуру древостоя. Процессы межвидовой конкуренции в сообществе определяют особенности взаимного пространственного расположения разных видов деревьев. При описании пробных площадей, как правило, проводят пространственную привязку каждого дерева, определяют его видовую принадлежность и размерные характеристики, что дает возможность исследовать пространственную структуру древостоя. В настоящее время математические методы анализа пространственных данных хорошо развиты (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Stoyan D., Stoyan H., 1994; Грабарник, 2010; Grabarnik et al., 2011) и доступны вследствие создания, например, таких пакетов программ, как spatstat (Baddeley, Turner, 2005; Baddeley, 2008). В работе приведены результаты исследования модельных и реальных материалов пространственного размещения деревьев в одновидовых, разновозрастных и смешанных древостоях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Моделирование горизонтальной структуры древостоя проводили на основе имитационной компьютерной модели (Kolobov, Frisman, 2012; Колобов, Фрисман, 2013; Колобов, 2014), позволяющей осуществлять вы-

числительные эксперименты с различными комбинациями видовой и возрастной структуры древесных сообществ, произрастающих на территории с умеренным климатом, где основным системообразующим фактором формирования и развития лесных экосистем является свет. В основе построения модели – индивидуально-ориентированный подход, согласно которому моделирование динамики древостоя складывается из описания роста каждого дерева с учетом его видовых характеристик и локально доступных ресурсов. Деревья размещены в пространстве и оказывают взаимное влияние через изменение в результате конкуренции доли световых ресурсов, приходящихся на растение. Горизонтальная плоскость моделируемого участка представляет собой целочисленную имитационную решетку с расположенными на ней деревьями (рис. 1, а). В каждой ячейке одновременно может находиться только одно дерево, которое не привязано к ее центру, а располагается случайным образом. Данные о содержимом ячейки записываются в таблицу, как показано на рис. 1, б.

Структурная схема модели состоит из нескольких программных блоков: исходные данные, промежуточные данные, модель динамики древостоя, выходные данные (рис. 2).

В блоке «Исходные данные» происходит считывание информации, которая хранится во внешних текстовых файлах и содержит в себе значения видоспецифичных параметров, отражающих различные характеристики дерева (коэффициентов уравнений его роста,

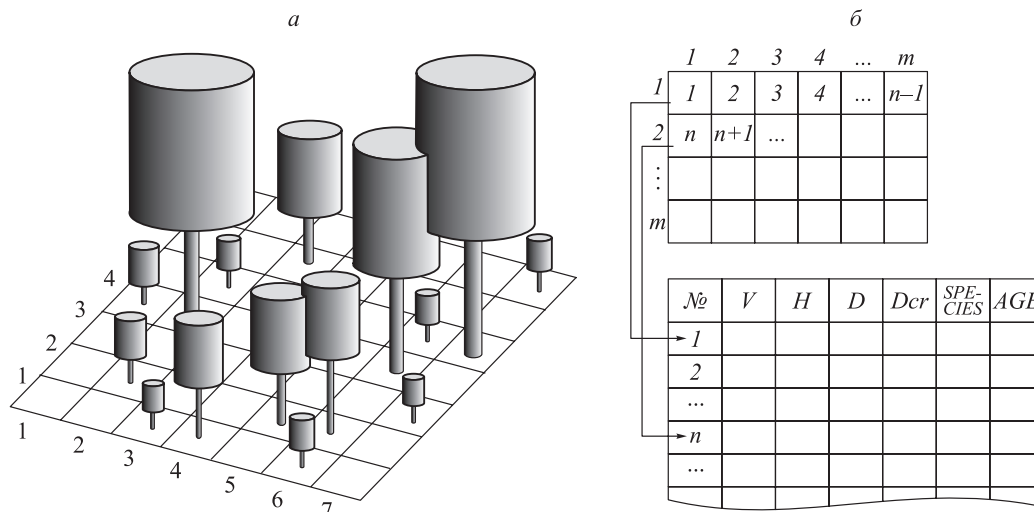


Рис. 1. Размещение деревьев на имитационной решетке (а), организация хранения и поиска информации содержимого ячеек координатной сетки моделируемого участка (б).

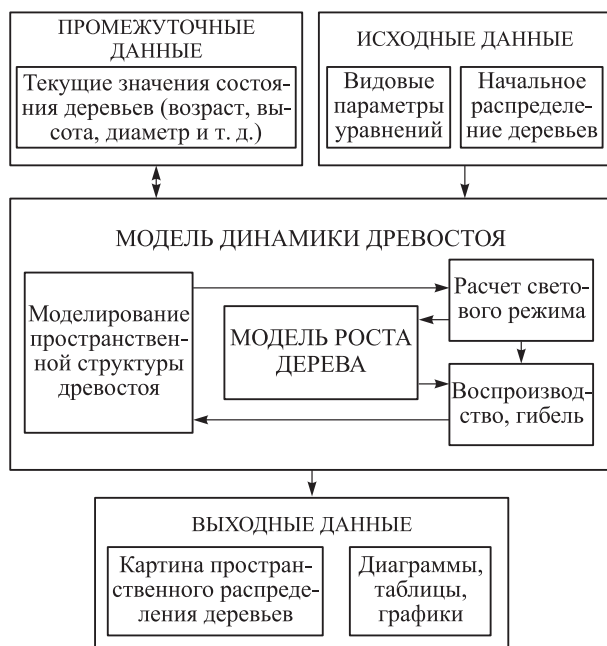


Рис. 2. Структурная схема модели динамики древостоя.

коэффициентов пропускания света, средней продолжительности жизни, репродуктивного возраста и т. д.), а также их начальное пространственное распределение.

«Модель динамики древостоя» включает в себя несколько блоков, отражающих процессы жизнедеятельности и взаимодействия деревьев. Пространственное расположение деревьев определяет распределение общих световых ресурсов, что вызывает напряженность конкурентных отношений между отдельными особями. Конкурентные процессы влияют на рост деревьев и в итоге приводят к их ослаблению и отпаду, что изменяет пространственную структуру, формируя новые конкурентные отношения. Взаимосвязь между пространственным распределением и процессами роста отдельных деревьев в совокупности определяет общую динамику древостоя. В качестве результатов моделирования исследователь получает различные статистические данные, характеризующие состояние изучаемого древесного сообщества, которые представлены в виде графиков, таблиц, диаграмм. Подробное описание модели изложено в работе (Колобов, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим результаты анализа пространственных данных размещения деревьев на площадке, полученных в процессе моде-

лирования одновидового, разновозрастного елового древостоя *Picea jezoensis* Fisch. ex Carr. Исходные данные представляли собой случайное, однородное по территории распределение одновозрастных саженцев ели на площадке размером 40×40 м. Время моделирования составило ~ 750 лет, в течение которого древостой достигает разновозрастной стадии развития (Колобов, 2014). Полученные пространственные данные обрабатывали с помощью статистических методов, вложенных в программу R-статистика, в частности пакет spatstat (Baddeley, Turner, 2005; Baddeley, 2008). Анализ характера размещения деревьев осуществляли с помощью парной корреляционной функции $g(r)$ (Stoyan D., Stoyan H., 1994), значения которой позволяют сделать заключение о типе пространственной структуры: случайный (отсутствие структуры в расположении деревьев: они распределены равномерно и независимо), кластерный (деревья образуют скопления), регулярный (находятся на определенном расстоянии друг от друга).

Парная корреляционная функция для однородного пуассоновского процесса имеет вид $g_{pois}(r) \equiv 1$. Свойства точечного процесса Пуассона соответствуют представлениям об отсутствии структуры в расположении точек некоторого множества. Его называют моделью полной пространственной случайности (ППС), для которой справедливо равномерное и независимое друг от друга распределение точек в произвольной области, поэтому значение $g(r) = 1$ соответствует модели полной пространственной случайности. Значение $g(r) > 1$ говорит о наличии кластерной структуры, $g(r) < 1$ предполагает относительно регулярное размещение точек.

В результате существующих случайных отклонений при генерации однородного точечного процесса Пуассона невозможно получить идеальное соотношение между эмпирическим $\hat{g}_{pois}(r)$ и теоретическим $g_{pois}(r)$ значениями функции парной корреляции. Поэтому g -функция для ППС модели имеет верхнюю и нижнюю границы, которые называют коридором типичности или областью принятия нулевой гипотезы. Если $g(r)$ находится внутри коридора, то принимается нулевая гипотеза о полной пространственной случайности размещения деревьев. В случае, когда значения

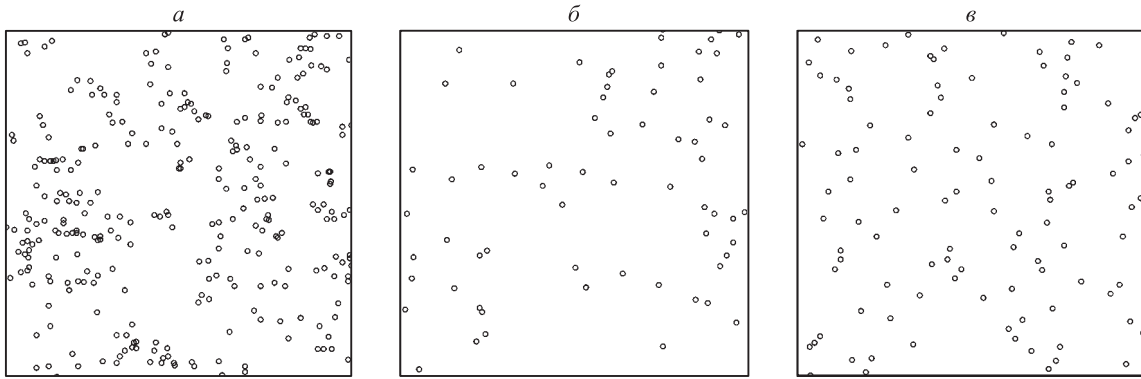


Рис. 3. Пространственное расположение деревьев ели аянской, относящихся к разным размерным классам: *а* – «мелким» (0–8 см); *б* – «средним» (8–16 см); *в* – «крупным» (более 16 см).

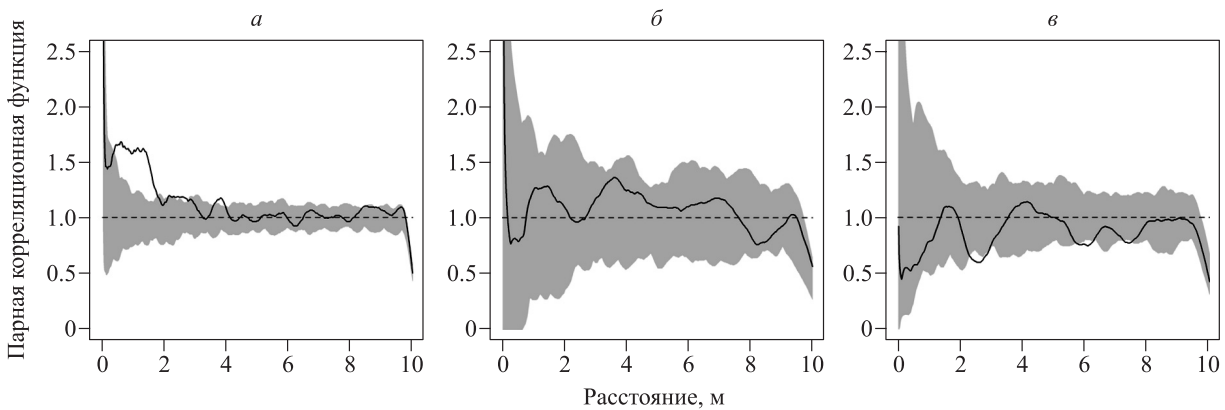


Рис. 4. Оценки парной корреляционной функции (черные линии) и 95%-й области принятия нулевой гипотезы о случайности размещения (серые области) деревьев трех размерных классов: *а* – «мелких»; *б* – «средних»; *в* – «крупных».

функции $g(r)$ выходят за верхнюю границу коридора, это свидетельствует о кластерном характере размещения деревьев, а когда за нижнюю – об относительно регулярном. Проверка нулевой гипотезы осуществляется методом Монте-Карло путем повторных генераций ППС модели. Для уровня значимости в 5 % достаточно 99 генераций модели (Dieckmann et al., 2000).

Для анализа пространственной структуры елового древостоя рассматривали характер размещения относительно «мелких», «средних» и «крупных» деревьев, а также их взаимное расположение (Грабарник, 2010). В первую группу вошли деревья с диаметром не больше 8 см, во вторую – от 8 до 16 см, в третью – все остальные (рис. 3). Пространственное распределение разных групп деревьев позволяет исследовать влияние конкурентных взаимоотношений растений на формирование ярусно-мозаичной структуры древостоя. Ви-

зуальный анализ позволяет говорить о том, что «мелкие» деревья образуют скопления, т. е. имеют групповой характер распределения; «крупные» имеют относительно регулярное размещение; размещение «средних» деревьев нельзя уверенно отнести ни к одному из этих типов.

Оценки парной корреляционной функции для группы «мелких» деревьев выходят за верхнюю границу коридора типичности, соответствующего ППС модели, что позволяет сделать вывод об их групповом характере размещения (рис. 4, *а*). Значения функции для «средней» группы находятся внутри области, что соответствует нулевой гипотезе о случайном распределении (рис. 4, *б*). «Крупные» деревья размещены более регулярно, чем это ожидается при нулевой гипотезе (рис. 4, *в*). Регулярность распределения в данном случае выражается в том, что в среднем на расстоянии 3 м вокруг произвольно выбранного

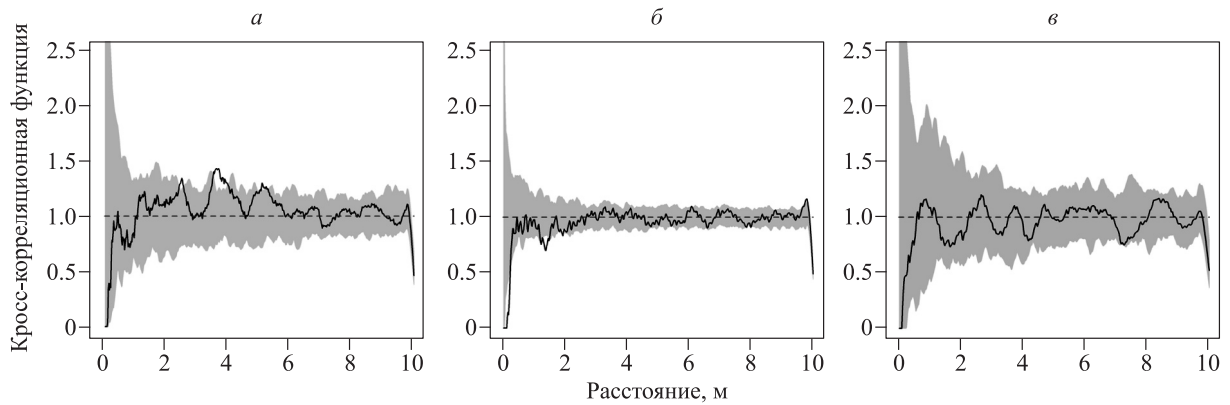


Рис. 5. Оценки кросс-корреляционной функции и 95%-й области принятия нулевой гипотезы о случайном взаимном размещении деревьев трех размерных классов: *а* – мелких/средних; *б* – мелких/крупных; *в* – средних/крупных.

«крупного» дерева возможность встретить другое «крупное» меньше, чем была бы при их случайном размещении. Групповое распределение «мелких» деревьев объясняется, во-первых, неоднородностью заселяемой территории в отношении пригодности для прорастания семян, укоренения проростков и сохранности молодых древесных растений. Это могут быть благоприятные световые условия, которые возникают в результате вывала одного или нескольких взрослых деревьев. Во-вторых, это связано с положительным влиянием микрогрупп на рост составляющих их растений, когда конкуренция между ними слабее, чем с более крупными деревьями. Равномерное распределение крупных деревьев образуется в результате зависящего от плотности отпада, при котором из группы молодых растений остается только одно или группа исчезает полностью (Бузыкин и др., 2009).

На следующем этапе проверяли наличие конкуренции между деревьями разных размерных классов с помощью кросс-корреляционной функции $g_{ij}(r)$, где i, j соответствуют разному типу точек (Грабарник и др., 1992). Значения этой функции позволяют проверить нулевую гипотезу о «случайном маркировании», или независимости взаимного расположения точек, относящихся к разному типу. В данном случае область принятия нулевой гипотезы вычисляется на основе размещений, полученных с помощью случайной перестановки размеров деревьев при сохранении координат деревьев. Значения функции $g_{ij}(r)$ в первом случае выходят за верхнюю границу области принятия

нулевой гипотезы (рис. 5, *а*). Это говорит о том, что «средние» и «мелкие» деревья расположены ближе друг к другу, чем наблюдалось бы при их случайном взаимном размещении. Взаимное положение «мелких» и «крупных» деревьев на расстоянии 2 м друг от друга не соответствует нулевой гипотезе (рис. 5, *б*). Это свидетельствует о наличии конкурентных взаимодействий, которые выражаются в том, что в среднем на расстоянии 2 м вокруг произвольно выбранного «крупного» дерева возможность встретить «мелкое» меньше, чем была бы при их случайном размещении. «Средние» и «крупные» деревья расположены независимо друг от друга (рис. 5, *в*).

Далее проверяли наличие конкуренции между светолюбивыми и теневыносливыми деревьями, а также теневыносливыми деревьями разных видов. Для этого проводили исследование горизонтальной структуры елово-березового и елово-пихтового древостоя. Начальные условия моделирования исследуемых древесных сообществ представляли собой случайное, однородное по территории распределение одновозрастных саженцев ели аянской и березы желтой, а также ели аянской и пихты белокорой на площадке размером 40×40 м. Период моделирования – 150 лет, в течение которого древостой остается в одновозрастной стадии развития. На рис. 6 разным цветом обозначена степень плотности деревьев. Из рисунка видно, что участки с низкой плотностью березы соответствуют участкам с высокой плотностью ели. Оценки кросс-корреляционной функции показыва-

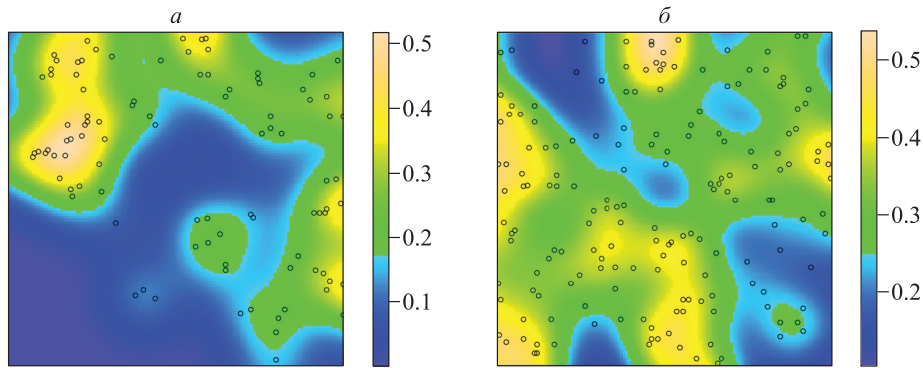


Рис. 6. Пространственное расположение деревьев березы желтой (а) и ели аянской (б) в елово-березовом древостое.

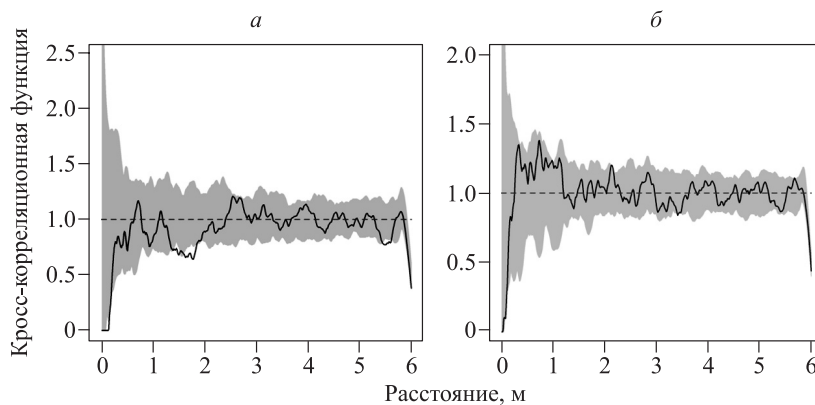


Рис. 7. Оценки кросс-корреляционной функции и 95%-й области принятия нулевой гипотезы о случайном взаимном размещении разных видов деревьев: а – березы/ели; б – ели/пихты.

ют наличие конкуренции между деревьями березы и ели, которая проявляется в том, что они расположены дальше друг от друга, чем наблюдалось бы при их случайном взаимном размещении (рис. 7, а). Взаимное расположение теневыносливых деревьев ели и пихты не зависит друг от друга (рис. 7, б). Это можно объяснить тем, что они оказывают примерно равное взаимное затенение и одинаково требовательны к условиям освещенности.

Исследование особенностей формирования горизонтальной структуры смешанных древесных сообществ проводили на основе фактических данных, собранных с четырех постоянных пробных площадей (ПП), расположенных в заповеднике «Бастак» Еврейской автономной области. Данные включают в себя координаты каждого дерева, диаметр ствола и его видовую принадлежность. Размер пробных площадей составляет: ПП 1 – 100 × 50 м, ПП 2, 3, 4 – 80 × 80 м. Количественное описание их видового состава приведено в табл. 1.

Аналогично анализу, проведенному для модельных данных, рассматривали характер размещения относительно «мелких» ($D \leq 12$ см), «средних» ($12 < D \leq 28$ см) и «крупных» ($D > 28$ см) деревьев темнохвойных видов (ель, пихта, кедр), а также их взаимное расположение на ПП 1. На рис. 8 показано пространственное расположение деревьев на участке для каждого размерного класса. «Мелкие» деревья имеют групповой характер распределения, а «крупные» размещены на расстоянии 4 м друг от друга более регулярно, чем это ожидается при нулевой гипотезе (рис. 9, а, в). Про размещение «средних» деревьев можно сказать, что они образуют слабо выраженные группы размером до 4 м (рис. 9, б). «Мелкие» и «крупные» деревья расходятся друг от друга на расстояние до 3.5 м, что вызвано влиянием конкурентных взаимодействий (рис. 10, б).

Далее, используя кросс-корреляционную функцию, проверяли наличие конкуренции

Таблица 1. Видовой состав и количество деревьев каждого вида для четырех пробных площадей

| Вид | ПП 1 | ПП 2 | ПП 3 | ПП 4 |
|----------------------|------|------|------|------|
| Пихта белокорая | 282 | 212 | 350 | 0 |
| Кедр корейский | 56 | 16 | 343 | 3 |
| Ель аянская | 17 | 10 | 213 | 0 |
| Береза желтая | 22 | 112 | 0 | 0 |
| Клен мелколистный | 71 | 45 | 1 | 67 |
| Дуб монгольский | 1 | 0 | 13 | 85 |
| Ясень маньчжурский | 36 | 17 | 1 | 13 |
| Клен зеленокорый | 15 | 14 | 22 | 22 |
| Клен желтый | 47 | 48 | 14 | 0 |
| Береза даурская | 0 | 0 | 0 | 19 |
| Береза плосколистная | 0 | 0 | 133 | 10 |
| Маака амурская | 1 | 7 | 0 | 29 |
| Бархат амурский | 9 | 19 | 1 | 12 |
| Черемуха Маака | 0 | 1 | 6 | 0 |
| Тополь | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Ива козья | 0 | 1 | 6 | 4 |
| Рябина амурская | 0 | 0 | 3 | 1 |
| Липа амурская | 30 | 22 | 38 | 31 |
| Аралия маньчжурская | 5 | 0 | 0 | 0 |
| Береза шерстистая | 1 | 0 | 130 | 0 |
| Ольха | 0 | 0 | 11 | 18 |
| Орех маньчжурский | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Лиственница даурская | 1 | 0 | 27 | 26 |

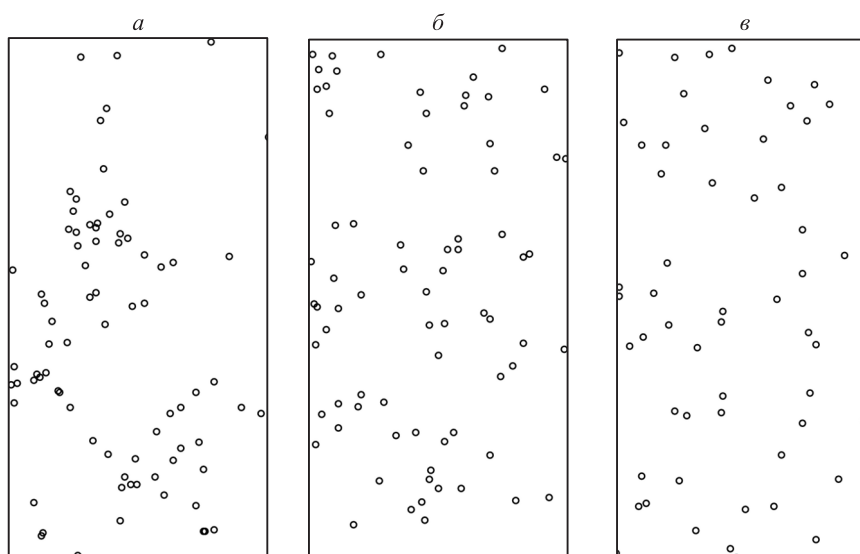


Рис. 8. Пространственное расположение на участке деревьев ели аянской, относящихся к разным размерным классам: *a* – «мелким» (0–12 см); *б* – «средним» (12–28 см); *в* – «крупным» (более 28 см).

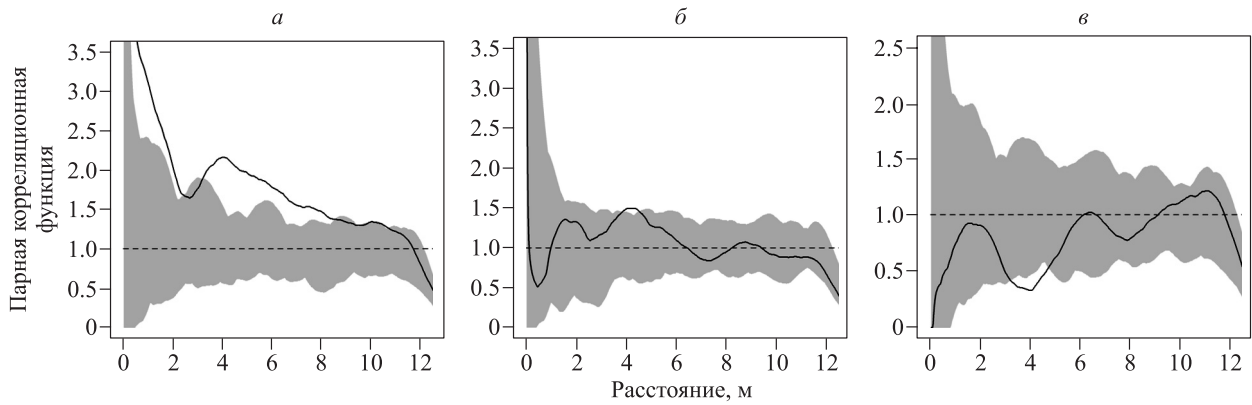


Рис. 9. Оценки парной корреляционной функции и области принятия нулевой гипотезы о случайности размещения для деревьев трех размерных классов: *a* – «мелких»; *б* – «средних»; *в* – «крупных».

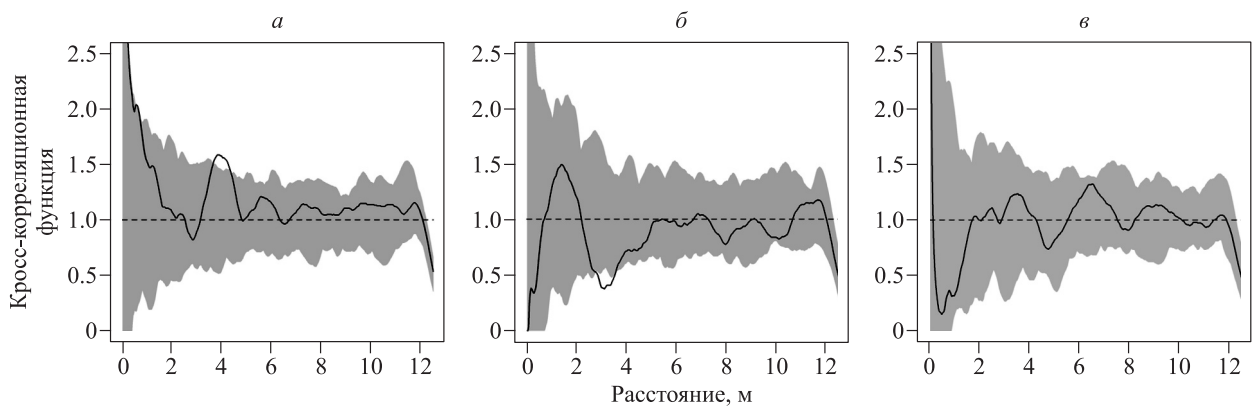


Рис. 10. Оценки кросс-корреляционной функции и области принятия нулевой гипотезы о случайном взаимном размещении деревьев трех размерных классов: *a* – мелких/средних; *б* – мелких/крупных; *в* – средних/крупных.

между светолюбивыми и теневыносливыми деревьями, а также теневыносливыми деревьями разных видов (рис. 11). Как видно из рисунка, виды с разной требовательностью к условиям освещения расположены таким образом, что участки с низкой плотностью светолюбивых видов соответствуют преимущественно участкам с высокой плотностью теневыносливых. Взаимное положение светолюбивых и теневыносливых деревьев не соответствует нулевой гипотезе, что свидетельствует о наличии конкурентных взаимодействий (рис. 12). Расположение деревьев теневыносливых видов ели аянской и пихты белокорой, а также ели аянской и кедра корейского не зависит друг от друга, что говорит об отсутствии межвидовой конкуренции (рис. 13).

На следующем этапе проверяли гипотезу о том, что пространственное расположение

«крупных» теневыносливых деревьев влияет на местоположение «мелких» и «средних» светолюбивых. Расположение «крупных» светолюбивых деревьев не влияет на размещение «мелких» и «средних» теневыносливых. Деревья теневыносливых (ель аянская, пихта белокорая, кедр корейский) и светолюбивых (береза плосколистная и шерстистая, лиственница даурская) видов, произрастающих на ПП 3, разбили на две группы по диаметру ствола. В первом случае рассматривали взаимодействие «крупных» ($D > 26$ см) теневыносливых и «мелких», «средних» ($D \leq 48$ см) светолюбивых деревьев (рис. 14, *a*), во втором – «крупных» ($D > 48$ см) светолюбивых и «мелких», «средних» ($D \leq 26$ см) теневыносливых (рис. 14, *б*).

В результате проведенного статистического анализа показано, что в среднем вокруг произвольно выбранного «крупного» дерева

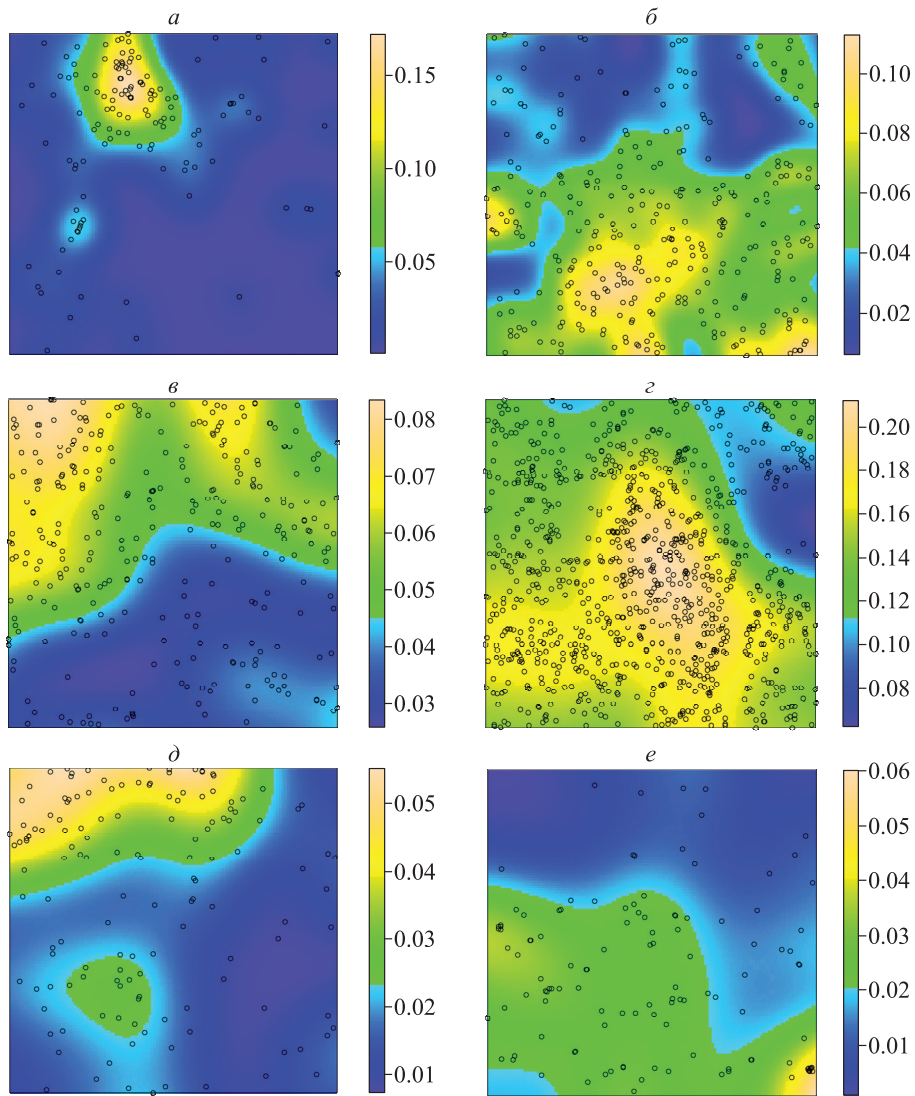


Рис. 11. Пространственное расположение светолюбивой и теневыносливой группы деревьев на трех пробных площадях. Светолюбивая группа: ПП 2 – береза желтая (*a*); ПП 3 – береза плосколистная и шерстистая, лиственница даурская (*б*); ПП 4 – дуб монгольский, береза даурская и шерстистая, лиственница даурская (*д*). Теневыносливая группа: ПП 2 – ель аянская, пихта белокорая, кедр корейский (*б*); ПП 3 – ель аянская, пихта белокорая, кедр корейский (*з*); ПП 4 – клен мелколистный и зеленокорый, липа амурская (*e*).

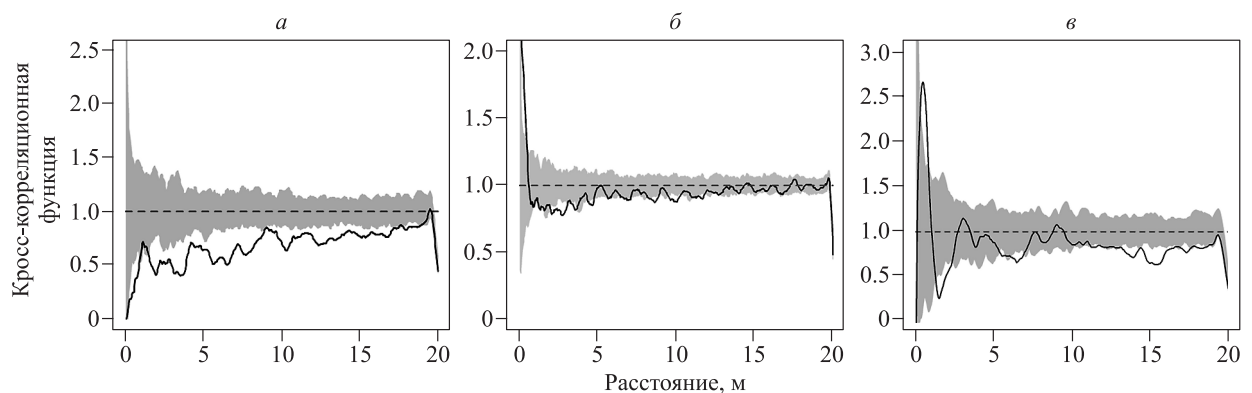


Рис. 12. Оценки кросс-корреляционной функции и области принятия нулевой гипотезы о случайном взаимном размещении светолюбивой и теневыносливой группы деревьев на трех пробных площадях: *a* – ПП 1; *б* – ПП 2; *в* – ПП 3.

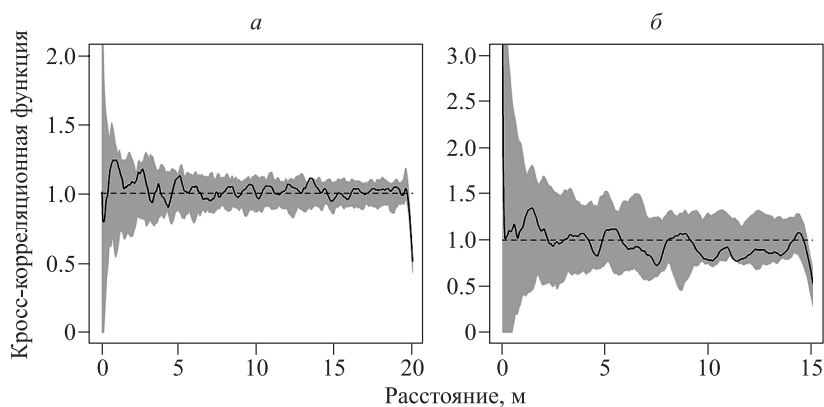


Рис. 13. Оценки кросс-корреляционной функции и области принятия нулевой гипотезы о случайном взаимном размещении деревьев разных теневыносливых видов: *а* – ели/пихты; *б* – ели/кедра.

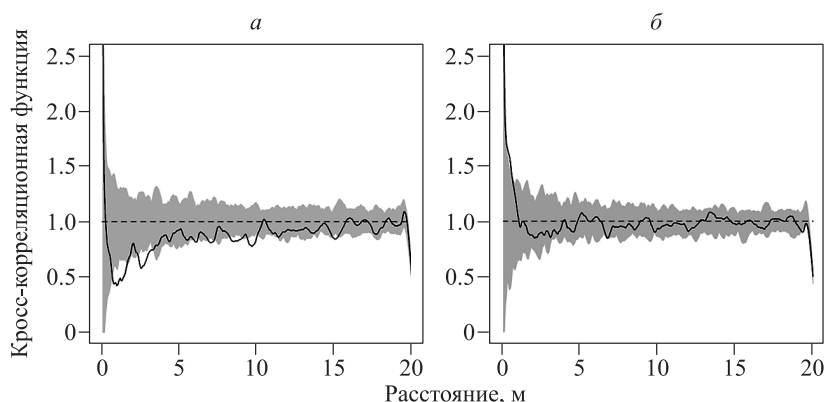


Рис. 14. Оценки кросс-корреляционных функций, характеризующие взаимное расположение теневыносливых и светолюбивых деревьев, относящихся к разным размерным группам: *а* – ели аянской, пихты белокорой, кедра корейского ($D > 26$) / березы плосколистной и шерстистой, лиственницы даурской ($D \leq 48$); *б* – ели аянской, пихты белокорой, кедра корейского ($D \leq 26$) / березы плосколистной и шерстистой, лиственницы даурской ($D > 48$).

теневыносливого вида существует область, в пределах которой возможность встретить «мелкое» или «среднее» дерево светолюбивого вида меньше, чем была бы при их случайном размещении. При этом взаимное расположение «крупных» светолюбивых деревьев и «мелких», «средних» теневыносливых не отличается от случайного.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ пространственных данных размещения деревьев на реальной и модельной площадках выявил групповой характер распределения «мелких» деревьев и относительно регулярное размещение «крупных». Таким

образом, показано, что использованная для генерации пространственных данных модель отражает основные механизмы формирования ярусно-мозаичной структуры древостоя, которая наблюдается в природных сообществах. В дальнейшем это позволяет использовать ее для изучения особенностей формирования пространственной структуры смешанных древесных сообществ, развивающихся под действием внутренних (конкуренция) и внешних (рубки, ветровалы, фитофаги и т. д.) факторов.

Статистический анализ пространственного размещения деревьев теневыносливых и светолюбивых видов относительно друг друга показал, что в среднем вокруг произвольно выбранного дерева теневыносливого вида су-

шествует область, в пределах которой возможность встретить дерево светолюбивого вида меньше, чем была бы при их случайном размещении. Аналогичная связь обнаруживается во взаимном расположении «крупных» теневыносливых деревьев и «мелких», «средних» светолюбивых. При этом показано, что взаимное расположение «крупных» светолюбивых деревьев и «мелких», «средних» теневыносливых не отличается от случайного размещения. Таким образом, в результате действия процессов конкуренции пространственное расположение деревьев светолюбивых видов определяется размещением теневыносливых. Расположение светолюбивых деревьев не влияет на местоположение теневыносливых. Размещение теневыносливых деревьев разных видов, в частности ели, пихты и кедра, не зависит друг от друга.

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-29-02658 офи-м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бузыкин А. И., Секретенко О. П., Хлебпрос Р. Г. Данные наблюдений и анализ горизонтальной структуры на пяти пробных площадях в одновозрастных древесных ценозах. Препринт. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2009. 80 с.
- Грaбарник П. Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.
- Грaбарник П. Я., Комаров А. С., Носова Л. М., Радин А. И. Анализ пространственной структуры древостоя: подход с использованием корреляционных мер // Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов. М.: Наука, 1992. С. 74–84.
- Колесников Б. П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск: Дальневосточное кн. изд-во, 1955. 104 с.
- Колесников Б. П. Растительность // Дальний Восток: физико-географическая характеристика. М.: Наука, 1961. С. 183–298.
- Колобов А. Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- Колобов А. Н., Фрисман Е. Я. Моделирование процесса конкуренции за свет в одновозрастных древостоях // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 4. С. 463–473.
- Куренцова Г. Э. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1967. 64 с.
- Рубцова Т. А., Крестов П. В., Майоренкова О. С., Фрисман Е. Я. Описание разнообразия и классификация лесной растительности Еврейской автономной области // Научные основы сохранения биоразнообразия Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН по программе Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» / под ред. А. В. Адрианова. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 141–156.
- Baddeley A. Analyzing spatial point Patterns in R. Workshop Notes, Version 3. Australia: CSIRO, 2008. 199 p.
- Baddeley A., Turner R. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns // J. Statistical Software. 2005. V. 12. N. 6. P. 1–42.
- Dieckmann U., Law R., Metz J. A. J. The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 2000. 564 p.
- Diggle P. J. Statistical analysis of spatial point patterns. London: Acad. Press, 1983. 148 p.
- Getzin S., Dean C., He F., Trofymow J. A., Wiegand K., Wiegand T. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver island // Ecography. 2006. V. 29. P. 671–682.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D. Correct testing of mark independence for marked point patterns // Ecol. Model. 2011. V. 222. P. 3888–3894.
- Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H. M. Marked point processes in forest statistics // For. Sci. 1992. V. 38. P. 806–824.
- Ripley B. D. Spatial Statistics. N.Y.: Wiley, 1981. 252 p.
- Stoyan D., Stoyan H. Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics. Chichester: Wiley, 1994. 388 p.

Modeling and Analysis of Horizontal Structure of a Mixed Tree Stands (On Example of Sample Plots in the «Bastak» Nature Reserve in the Middle Amur River Area)

A. N. Kolobov¹, E. S. Lonkina², E. Ya. Frisman¹

¹ *Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Russian Academy of Sciences,
Far Eastern Branch*

Sholom-Aleykhem str., 4, Birobidzhan, 679016 Russian Federation

² *State Nature Reserve «Bastak»*

Sholom-Aleykhem str., 69a, Birobidzhan, 679016 Russian Federation

E-mail: alex_0201@mail.ru, lonkina83@mail.ru, frisman@mail.ru

The results of the research model and real data spatial distribution of trees in single-species, ages and mixed stands are studied. Modeling of the horizontal structure of the stand was based on a computer simulation model. Investigation of the horizontal structure of the stand allows drawing of conclusions about the processes of intraspecific and interspecific competition. It is shown that the model used to generate spatial data model reflects the basic mechanisms of stacked-mosaic structure of the stand, which is observed in natural communities. It allows future use of this model to study the characteristics of the formation of the spatial structure of mixed forest communities, developing under the influence of internal (competition) and external (logging, windfalls, herbivores, etc.) factors. Statistical analysis of the tree spatial distribution for shade-tolerant and light-loving species relative to each other showed that, on average, around an arbitrarily chosen shade-tolerant tree species, there is an area within which the opportunity to meet the tree light-loving species is less than it would be under their random placement. Around an arbitrarily chosen «large» tree of shade-tolerant species there is an area within which the opportunity to meet the «small» or «medium» light-loving tree species is less than would have been at their random placement. It is shown that the mutual arrangement of «large» light-loving trees and «small», «medium» shade-tolerant trees is no different from a random allocation. As a result of competitive processes of spatial arrangement for light-loving tree species is determined by the placement of shade-tolerant trees. Location of light-loving trees does not affect the location of shade-tolerant trees. The relative placement of different types of shade-tolerant trees, especially spruce, fir and pine, are independent of each other.

Keywords: *tree stand, horizontal structure, spatial data, individual-based model, competition.*

How to cite: *Kolobov A. N., Lonkina E. S., Frisman E. Ya. Modeling and analysis of horizontal structure of a mixed tree stands (on example of sample plots in the «Bastak» nature reserve in the Middle Amur river area) // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 45–56 (in Russian with English abstract).*