Научная статья
УДК 574.42
DOI: 10.37482/0536-1036-2026-5-74-88

# Теоретическая модель стабилизации приростов сосны в биогруппах

***О.В. Максимова*[1,2]*, канд. техн. наук, вед. науч. сотр., доц.;*** ResearcherID: AAB-8632-2020, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-0569-8650
***А.Е. Кухта*[1]✉*, канд. биол. наук, вед. науч. сотр.;*** ResearcherID: A-9570-2016, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-3710-3578
[1]Институт глобального климата и экологии им. академика Ю.А. Израэля, Москва, Россия; o-maximova@yandex.ru, anna_koukhta@mail.ru✉
[2]Национальный исследовательский технологический университет МИСИС, Москва, Россия; o-maximova@yandex.ru

*Поступила в редакцию 29.04.25 / Одобрена после рецензирования 23.06.25 / Принята к печати 26.06.25*

***Аннотация.*** Целью работы служит изучение длительности стабилизации изменчивости приростов сосны обыкновенной в зависимости от структуры древостоя на основе как теоретической модели, так и натурных данных. Используемая модель базируется на цепях Маркова и позволяет оценить длительность исследуемой стабилизации. В качестве рассматриваемых параметров модели выбраны коэффициенты вариации, которые сглаживают влияние климатических факторов и возраста дерева. Показано, что длительность стабилизации изменчивости приростов сосны зависит от количества доминантов в биогруппах. Выявлено, что стабилизация замедляется при увеличении числа этих доминантов. Проведена верификация теоретических результатов на 3 особо охраняемых природных территориях с бореальными фитоценозами. Выявлены сходства и различия динамик вариабельности параметров хода роста в разных лесорастительных условиях. Для всех биогрупп влажных и свежих биотопов показана стабилизация изменчивости. В сухих биотопах выход на стабилизацию в пределах периода наблюдений не обнаружен; причиной этого является дефицит влаги и усиление дифференциации в древостоях. Подтвержден результат моделирования, что длительность рассматриваемого процесса зависит от количества господствующих деревьев в биогруппах; приведены коэффициенты соответствующих трендов. Выявлено, что, чем ближе сосны произрастают к северной границе ареала, тем медленнее стабилизируется изменчивость. Полученные в работе результаты целесообразно использовать при осуществлении экологического мониторинга лесных экосистем для оценки отклика древостоев как на изменение климата, так и на антропогенное загрязнение.

***Ключевые слова:*** сосна обыкновенная, *Pinus sylvestris*, линейный прирост, изменчивость прироста, стабилизация, стабилизация прироста, биотопы, цепи Маркова

***Финансирование:*** Исследование выполнено в рамках темы НИОКТР АААА-А20-120013190049-4 «Развитие методов и технологий мониторинга загрязнения природной среды вследствие трансграничного переноса загрязняющих веществ (ЕЭК ООН: ЕМЕП, МСП КМ) и кислотных выпадений в Восточной Азии (ЕАНЕТ)».

***Для цитирования:*** Максимова О.В., Кухта А.Е. Теоретическая модель стабилизации приростов сосны в биогруппах // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 5. С. 74–88. https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-5-74-88

© Максимова О.В., Кухта А.Е., 2026
Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

Original article

# A Theoretical Model of Pine Increment Stabilization in Biogroups

***Olga V. Maksimova***[1,2]***,*** *Candidate of Engineering, Leading Research Scientist, Assoc. Prof.;*
ResearcherID: AAB-8632-2020, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-0569-8650
***Anna E. Koukhta***[1]✉***,*** *Candidate of Biology, Leading Research Scientist;*
ResearcherID: A-9570-2016, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-3710-3578
[1]Yu.A. Izrael Institute of Global Climate and Ecology, Moscow, Russia; o-maximova@yandex.ru, anna_koukhta@mail.ru✉
[2]MISIS University of Science and Technology, Moscow, Russia; o-maximova@yandex.ru

*Received on April 29, 2025 / Approved after reviewing on June 23, 2025 / Accepted on June 26, 2025*

***Abstract.*** The research is aimed at examining the time required for the variability stabilization of Scots pine radial growth increments in relation to stand structure, based both on a theoretical model and field data. The employed model is based on Markov chains and allows to assess the stabilization duration. Variation coefficients which smooth the climatic factors and tree age influence, are chosen as the studied model parameters. It is shown that the duration of pine increment variability stabilization depends on the number of dominants in the biogroups. It is found that stabilization slows down with an increase in the number of dominants. The theoretical results were verified at three specially protected natural areas (SPNA) with boreal phytocoenoses. Similarities and differences were revealed in the variability dynamics of growth rate parameters in different forest growth conditions. Stabilization of variability is observed for all biogroups of humid and fresh biotopes. In dry biotopes, no stabilization was observed within the study period; this is attributed to moisture deficit and increasing differentiation within the tree stands. The simulation result confirming that the process duration depends on the dominant tree number in the biogroups has been verified; and the coefficients of the corresponding trends are presented. The variability has been found to stabilize slower when the pines grow closer to the northern edge of their range. The obtained results can usefully be applied in the environmental monitoring of forest ecosystems to assess the response of tree stands to both climate change and anthropogenic pollution.

***Keywords:*** Scots pine, *Pinus sylvestris*, linear increment, increment variability, stabilization, increment stabilization, biotopes, Markov chains

***Funding:*** The study was carried out within the framework of the R&D topics AAAA-A20-120013190049-4 “Development of Methods and Technologies for Monitoring Environmental Pollution Due to Transboundary Transport of Pollutants (UNECE: EMEP, ICP IM) and Acid Deposition in East Asia (EANET)”.

***For citation:*** Maksimova O.V., Koukhta A.E. A Theoretical Model of Pine Increment Stabilization in Biogroups. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 5, pp. 74–88. (In Russ.). https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-5-74-88

## *Введение*

Таежный биом Европейской территории России расположен широкой (до 800 км) полосой, протянувшейся с запада на восток от границы с Финляндией до водораздельного хребта Уральских гор. Биом характеризуется преоблада-

This is an open access article distributed under the CC BY 4.0 license

нием хвойных лесов, образованных бореальными видами, в т. ч. елями европейской, сибирской и финской, сосной обыкновенной. Данная природная зона приурочена к субарктическому и умеренному климатическим поясам и подразделена на северную, среднюю и южную тайгу [1, 10, 17].

Средообразующими факторами в бореальных биогеоценозах являются гумидный климат, а также высокий уровень мозаичности форм микро- и мезорельефа [2]. К многообразию типов леса и, следовательно, местообитаний таежного биома применима классификация В.Н. Сукачева [17]. При этом типологически сходные, согласно данной классификации, биотопы северной, средней и южной тайги в разных климатических областях будут различаться по уровню обеспеченности растительности ресурсами [1]. Получается, и отклик древостоев на воздействие внешних факторов в зависимости от климатических и экологических условий может быть неодинаков [7].

Вследствие мозаичности условий произрастания в лесных экосистемах в процессе роста формируются биогруппы деревьев, которые образуют микропопуляции с устойчивыми внутренними связями, ранговой структурой и саморегуляцией [2, 9, 12, 17]. В этих локальных группах рост каждого дерева является прямой функцией его рангового статуса, а особи, составившие группу доминантов в первые годы роста, не теряют своего преимущества и в дальнейшем [8, 13, 14]. Распределение особей по биогруппам способствует выживанию подроста, поскольку для подобных микрогруппировок характерны отношения кооперации, т. е. партнерства и обмена ресурсами (до смыкания полога и усиления внутривидовой конкуренции в насаждении). При этом неоднородность пространственной структуры фитоценоза определяет высокий уровень его ценотической устойчивости [3, 9, 13].

Следует отметить, что характер взаимодействия деревьев в биогруппах до настоящего времени не исследован в достаточной степени [12]. В частности, мало изучены особенности изменчивости приростов деревьев в микропопуляциях в зависимости от условий произрастания. Ранее нами было показано, что структура биогрупп (соотношение количества доминантов и подчиненных деревьев) оказывает воздействие на длительность процесса стабилизации (сходимости) изменчивости параметров роста деревьев [6]. Однако и этот аспект рассматриваемой проблемы требует дальнейшего более глубокого изучения. Понимание указанных процессов позволит улучшить качество оценки откликов лесных экосистем на прогнозируемые и регистрируемые изменения климата, а таже оптимизировать методологию лесовосстановления и лесоразведения [20, 21, 23, 25, 26].

В работе рассматривается динамика стабилизации вариабельности линейных приростов в биогруппе через результаты теоретической модели, построенной на основе цепей Маркова, и выполняется ее верификация на примере разных особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Эффективность применения марковских цепей при моделировании динамики экосистем обоснована трудоемкостью проведения длительных натурных измерений и сложностью «скрытых» в этой структуре взаимодействий [18, 22]. Ранее авторами показано, что информативность дендрохронологий обусловлена преимущественно приростами текущего и предыдущего лет, что в цепях Маркова заложено в матрице переходов за 1 период [5, 19]. Поэтому применение такого аппарата дает возможность получения обобщенных выводов о динамическом взаимодействии деревьев в биогруппах.

Цель исследования – на основе теоретической модели и натурных данных изучить процесс стабилизации изменчивости приростов сосны обыкновенной в биогруппах, а также выявить сходство и различия рассматриваемых динамик вариабельности параметров хода роста в разных лесорастительных условиях.

*Объекты и методы исследования*

Изучалась динамика изменчивости линейных приростов, т. е. междоузлий стволов и стволиков сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., 1753 (класс *Pinopsida*, порядок *Pinales*, семейство *Pinaceae*) [24]. Измерения параметров роста сосен проводились на 3 ООПТ Европейской территории России (рис. 1): в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (56°31′ с. ш. 56°26′ в. д.), в государственном природном заповеднике «Кивач» (62°15′–62°22′ с. ш. 33°47′–34°03′ в. д.), в государственном комплексном (ландшафтном) заказнике регионального значения «Полярный круг» (66°34′ с. ш. 33°08′ в. д.).




Рис. 1. Карта расположения изучаемых ООПТ

Fig. 1. Map showing the locations of the SPNA

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (далее – ЦЛГЗ) находится в Тверской области, в северо-западной части европейской России, на водоразделе верховий рек Волги и Западной Двины, на юго-западе Валдайской возвышенности. Во флоре представлены бореальные (голарктические, евроазиатские и восточноевропейско-сибирские) и неморальные виды. Фитоценозы заповедника характеризуются как южнотаежные [7].

Государственный природный заповедник «Кивач» расположен в подзоне северной тайги на южной границе Гипоарктического ботанико-географического пояса, на территории Кемского и Выгозерского флористических районов. ООПТ входит в южную часть полосы осветленных лесов с элементами бореального, гипоарктического, неморального и арктоальпийского флористических комплексов [11].

Комплексный заказник регионального значения «Полярный круг» расположен в Мурманской области, на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря, в Пяозерско-Топозерском округе. Территория относится к северной тайге и характеризуется наличием разреженных осветленных бореальных лесов [11].

Объектом исследования служили годичные приросты в высоту (междоузлия) стволиков/стволов подроста, молодняка и приспевающих деревьев *P. sylvestris*. Пробные площади закладывались маршрутным методом в различных типах леса. В пределах каждой пробной площади изучалось по 5 деревьев без видимых дефектов. На каждом экземпляре измерялись междоузлия главной оси, начиная с верхнего и до последнего уверенно выделяемого по направлению к шейке корня [4–6].

В результате индексации приростов получен массив данных за следующие периоды: «Полярный круг» – 1978–2023 гг.; «Кивач» – 1975–2004 гг.; ЦЛГЗ – 1985–2001 гг. Всего подвергнуто анализу 54 биогруппы по 5 экземпляров в каждой: 39 – сосняки сфагновые (влажные биотопы); 1 – сосняки зеленомошные (свежие биотопы); 4 – сосняки беломошные (сухие биотопы).

В работе [6] представлена модель, основанная на регулярных цепях Маркова, позволяющая анализировать изменчивость приростов сосны в биогруппе из 5 деревьев. Модель описывает динамику обмена ресурсами в биогруппе. Основными параметрами этой модели служат:

– входной начальный вектор коэффициентов вариации приростов деревьев биогруппы

$$V_0 = (V_{01}, \ldots, V_{0n}),$$

где $V_{0i} = \frac{\sigma_{0i}}{\bar{x}_{0i}} 100\%$; $\bar{x}_{0i}$ и $\sigma_{0i}$ – средний прирост и стандартное отклонение этой величины для $i$-го дерева биогруппы за первые 5 лет соответственно;

– переходная матрица вероятностей $P = (p_{ij})$, задающая правило изменения вектора коэффициентов вариации на каждом шаге (за каждый год).

Выбор коэффициентов вариации вместо самих приростов сосны оправдан неравномерностью хода роста дерева, который коэффициенты вариации сглаживают. Компоненты вектора $V_0$ показывают долю изменчивости приростов каждого дерева за 5 лет относительно среднего значения. Суть компонент переходной матрицы $P$ – это вероятности, которые задают распределение ресурсов между деревьями биогруппы связанными отношениями партнерства (кооперации) до этапа смыкания полога и усиления внутривидовой конкуренции [3, 9, 13]. За каждый шаг происходит изменение параметров обмена ресурсами, которое теоретически отражается на изменении переходной матрицы $P$. Регулярность матрицы $P$ служит необходимым и достаточным условием сходимости к финальной матрице; в этом случае переходная матрица достигает финальной матрицы, в которой поэлементно все строки становятся равными (система стабилизируется, т. е. достигается равенство коэффициентов вариации) [19]. При разных конфигурациях переходной матрицы $P$ в сериях моделирований замерялось число шагов $m$ до сходимости $P^m$ с заданной точностью $\delta = 0{,}001$.

Как было указано выше, распределение деревьев по классам господства оказывает воздействие на параметры роста деревьев в биогруппах [6]. Для ве-

рификации результатов модели используется классификация особей по классам господства по методу, изложенному в «Руководстве по комплексному мониторингу» [15]. Согласно данной классификации особи в популяции делятся на 4 класса господства, которые определяются для биогруппы, а не для всего древостоя:

1-й класс – господствующие, сверхдоминирующие деревья, имеющие наиболее толстый ствол, превосходящую высоту и самую широкую, мощную крону;

2-й класс – господствующие, доминирующие деревья, обычно самые высокие или почти самые высокие, но с более тонким стволом и не такой мощной кроной, как у особей 1-го класса;

3-й класс – содоминирующие деревья, более мелкие, но имеющие открытую для солнца вершину;

4-й класс – угнетенные под пологом, мелкие, тонкие деревья.

Следует отметить, что указанная методика применяется к разновозрастным древостоям. Кроме того, из рассмотрения исключаются отмирающие и погибшие особи (в отличие, например, от классификации по Крафту) [15].

*Результаты исследования и их обсуждение*

Опишем, что понимается под стабилизацией изменчивости линейных приростов в биогруппе. Различные условия среды и климатические воздействия могут вызывать неодинаковый отклик линейного прироста дерева. Однако изменчивость этого отклика со временем может демонстрировать сходные результаты (без учета индивидуальной возрастной компоненты). Именно схожесть с течением времени изменчивости линейных приростов деревьев биогруппы будем понимать как их стабилизацию (сходимость).

Приведем основные теоретические результаты, полученные в модели авторов [5]:

1) независимо от числа деревьев 1-го класса вариабельность линейных приростов в биогруппе стабилизируется;

2) длительность стабилизации зависит от структурных характеристик биогрупп:

2а) увеличение количества деревьев 1-го класса в биогруппе замедляет стабилизацию изменчивости; это замедление более значимо при увеличении количества деревьев 1-го класса от 1 к 2;

2б) неоднородность биогруппы по классам доминирования деревьев ускоряет процесс сходимости изменчивости лишь в случае наличия только 1 дерева 1-го класса.

Выполним верификацию полученных модельных результатов на примере линейных приростов 3 ООПТ.

На первом этапе деревья в биогруппах классифицировались по числу деревьев 1-го класса (табл. 1). Замерялась высота каждого дерева на период, когда самому молодому экземпляру в биогруппе было 5 лет, и определялся первоначальный класс каждого дерева (деревья 1-й квартили по росту среди всех в биогруппе – 4-й класс, 2-й квартили – 3-й класс, 3-й – 2-й класс, 4-й – 1-й класс). Отметим, что при продвижении к северу разнообразие строения микропопуляций по количеству классов господства растет. Вероятно, это связано с активизацией процессов дифференциации деревьев при ужесточении условий произрастания на краях ареала породы [4–7, 16].

Таблица 1

**Распределение биогрупп (%) по числу деревьев 1-го класса**
**Distribution of Biogroups (%) by the Number of the First Class Trees**

| ООПТ | Число деревьев 1-го класса | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| ЦЛГЗ | 28,6 | 33,3 | 21,4 | 14,3 | 2,4 |
| «Кивач» | 36 | 36 | 24 | 4 | – |
| «Полярный круг» | 70 | 30 | – | – | – |

При продвижении к югу увеличивается разнообразие биогрупп по числу деревьев 1-го класса. Для самого южного из заповедников на рис. 2 представлены биотопы с различным числом деревьев 1-го класса. При этом встречаются биогруппы как с высоким уровнем разнообразия классов, так и с низким.



*а* *б* *в*

Рис. 2. Примеры различных биогрупп в ЦЛГЗ: *а* – 1 дерево 1-го класса и несколько деревьев 2-го и 3-го классов; *б* –1 дерево 1-го класса и деревья 4-го класса; *в* – 2 дерева 1-го класса и деревья 3-го и 4-го классов

Fig. 2. Examples of different biogroups in the Central Forest Nature Reserve (CFNR): *а* – 1 first class tree and several second and third class trees; *б* – 1 first class tree and fourth class trees; *в* – 2 first class trees and several third and fourth class trees

На втором этапе для каждого дерева биогруппы производился расчет скользящих коэффициентов вариации с шириной окна в 5 лет. После формирования временны́х рядов коэффициентов вариации для каждого дерева биогруппы анализировалась динамика изменения их размаха во времени. Основной теоретический вывод, полученный в модели (результат 1), касается стабилизации вариабельности приростов, который хорошо подтверждается при верификации на изучаемых ООПТ: для ЦЛГЗ процент выборок (биогрупп) с подтвержденной стабилизацией изменчивости коэффициентов вариаций, составил 96 %, для заповедника «Кивач» − 78 %, а для заказника «Полярный круг» − 71,5 %. Доля биогрупп, для которых по натурному материалу не подтвердилась стабилизация, растет по направлению к северу и составляет меньше 30 % (от 4 % в ЦЛГЗ до 28,5 % в заказнике «Полярный круг»). Вероятно, причина усиления изменчивости приростов сосны обыкновенной с течением времени на северной границе распространения этой породы состоит в неблагоприятности условий произрастания по сравнению с местообитаниями в центре ареала. Из-за ограниченности запаса ресурсов особи в биогруппах не в состоянии в полной мере

обмениваться ресурсами, что усиливает процесс дифференциации в древостое. В результате смыкания полога в определенный момент времени стабилизация параметров хода роста наступает, но длин имеющихся рядов, как мы полагаем, недостаточно для обнаружения этого результата. Данное предположение тем более верно для сосняков беломошных (сухих биотопов), в которых происходит жесткое лимитирование подроста по фактору наличия влаги. В данном типе леса на всех ООПТ стабилизация приростов не наблюдается [4–7, 16].

Далее по размахам коэффициентов вариаций каждой биогруппы, для всех экземпляров которой имелось 10 и более расчетных коэффициентов вариации, строился временной линейный тренд. Затем проводился расчет средних коэффициентов наклона трендов (табл. 2) с учетом количества деревьев 1-го класса в биогруппах. Отметим, что изученные авторами экосистемы ЦЛГЗ представлены лишь сосняками сфагновыми (влажными биотопами), в то время как в «Кивач» и «Полярном круге» есть как сосняки сфагновые (влажные местообитания), так и беломошники (сухие биотопы) и зеленомошники (свежие биотопы). Выявлено, что с увеличением числа деревьев 1-го класса в биогруппе стабилизация в среднем протекает медленнее, что подтверждает результат 2а) теоретической модели. Наибольшие изменения в наклоне тренда, которые мы можем наблюдать на натурном материале ЦЛГЗ ввиду разнообразия в нем микропопуляций по структуре, выявляются при переходе от биогрупп с 1 деревом 1-го класса к биогруппам с 2 деревьями 1-го класса: коэффициент наклона стремится от –2,29 к –0,28. Вероятно, 2 и более доминанта конкурируют между собой, снижая уровень кооперации в древостое и усиливая процессы дифференциации. В случае с 4 деревьями 1-го класса для ЦЛГЗ мы полагаем, что длины рядов измерений недостаточно, чтобы лучше оценить медленно убывающий тренд, хотя изменения, согласно данным табл. 2, также существенны.

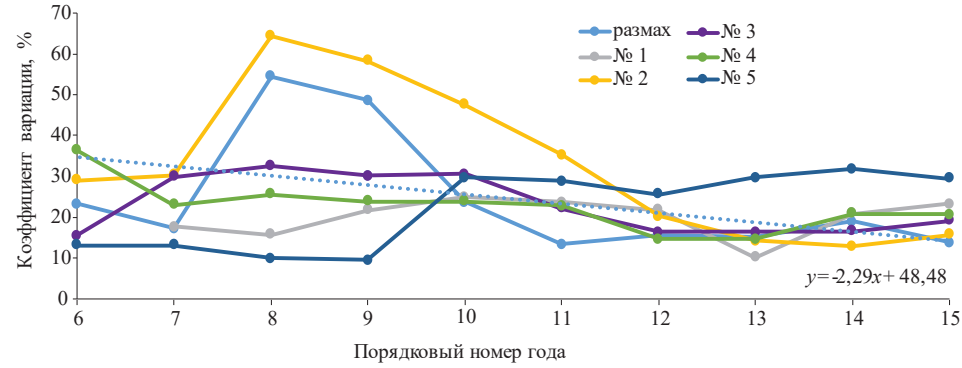
Таблица 2

**Средние углы наклона трендов для размахов коэффициентов вариации линейных приростов в биогруппах**
**Average Trend Slopes for the Variation Coefficient Ranges of Linear Increments in Biogroups**

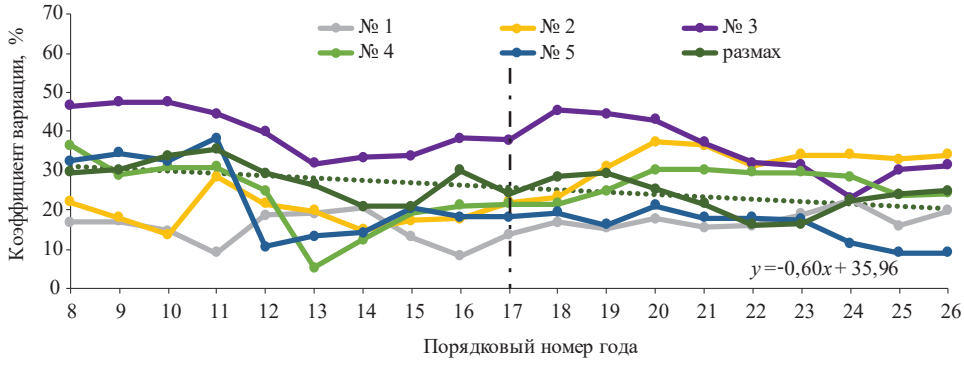
| ООПТ | Число деревьев 1-го класса, свежий биотоп | | | | Число деревьев 1-го класса, влажный биотоп | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| ЦЛГЗ | – | – | – | – | −2,0 | −1,6 | −1,5 | −0,3 |
| «Кивач» | −1,6 | −1,5 | – | – | – | −0,4 | – | – |
| «Полярный круг» | −1,0 | −0,7 | – | – | −0,7 | – | – | – |

На рис. 3–6 представлены самые длинные полученные динамические ряды для биогрупп с различным числом деревьев 1-го класса на разных ООПТ с целью сравнения (с указанием номеров пробных площадей). На рис. 3 можно увидеть графики для микропопуляций с 1 деревом 1-го класса заповедников «Полярный круг» и ЦЛГЗ во влажных биотопах, причем для наглядности на рис. 3, *б* пунктиром отмечено окончание периода, по длине соответствующего периоду на рис. 3, *а*. Самые длинные ряды для ЦЛГЗ существенно короче, чем для северных ООПТ. Однако и выход на стабилизацию на последних следует ожидать в среднем дольше, чем в ЦЛГЗ, ввиду более длительного процесса дифференциации особей на фоне постоянного недостатка ресурсов для роста деревьев. На

рис. 4 представлены графики также для влажного биотопа, но с 2 деревьями 1-го класса в биогруппах, для ЦЛГЗ и заповедника «Кивач». На рис. 5–6 приведены данные по такой же классификации для свежих биотопов заповедника «Кивач» и заказника «Полярный круг».



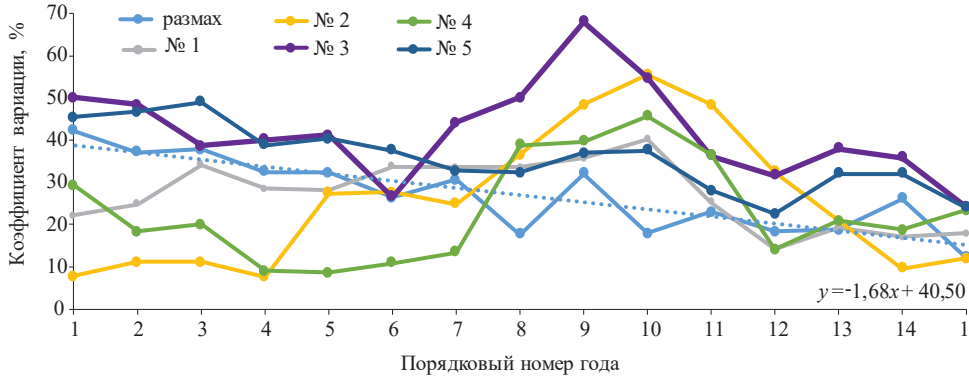

*а*



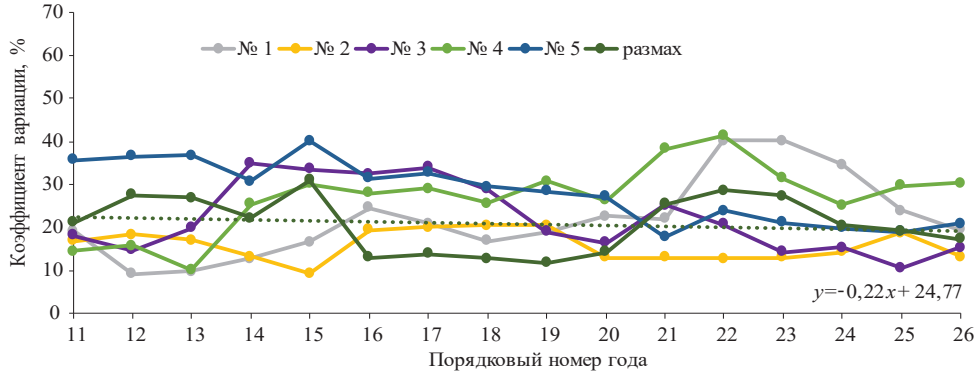

*б*

Рис. 3. Ряды скользящих коэффициентов вариации и их размахов для линейных приростов сосны во влажном биотопе в биогруппах с 1 деревом 1-го класса: *а* – ЦЛГЗ (3 дерева 2-го класса и 1 дерево 3-го класса); *б* – «Полярный круг» (по 2 дерева 2-го и 3-го классов)

Fig. 3. Series of sliding variation coefficients and their ranges for linear pine increments in a humid biotope in biogroups with 1 first class tree: *a* – CFNR (3 second class trees and 1 third class tree); *б* – “Arctic Circle” (2 second class trees and 2 third class trees)



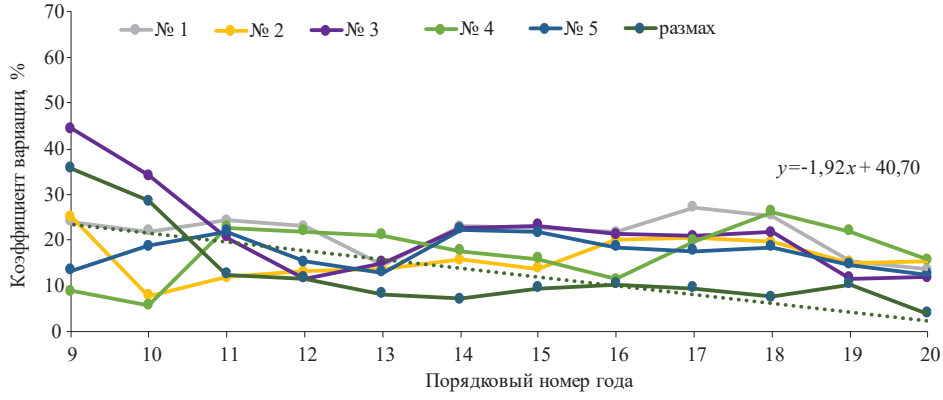

*а*



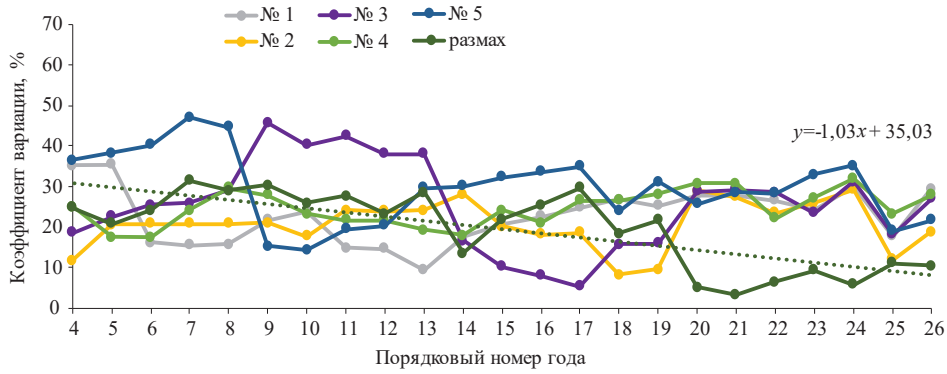

*б*

Рис. 4. Ряды скользящих коэффициентов вариаций и их размахов для линейных приростов сосны во влажном биотопе в биогруппах с 2 деревьями 1-го класса: *а* – ЦЛГЗ; *б* – «Кивач» (2 дерева 2-го класса и 1 дерево 3-го класса)

Fig. 4. Series of sliding variation coefficients and their ranges for linear pine increments in a humid biotope in biogroups with 2 first class trees: *a* – CFNR; *б* – "Kivach" (2 second class trees and 1 third class tree)




*а*




*б*

Рис. 5. Ряды скользящих коэффициентов вариации и их размахов для линейных приростов сосны в свежих биотопах в биогруппах с 1 деревом 1-го класса: *а* – «Кивач» (3 дерева 2-го или 1 дерево 3-го классов); *б* – «Полярный круг» (по 2 дерева 2-го и 3-го классов)

Fig. 5. Series of sliding variation coefficients and their ranges for linear pine increments in fresh biotopes in biogroups with 1 first class tree: *a* – "Kivach" (3 second class trees and 1 third class tree); *б* – "Arctic Circle" (2 second class trees and 2 third class trees)

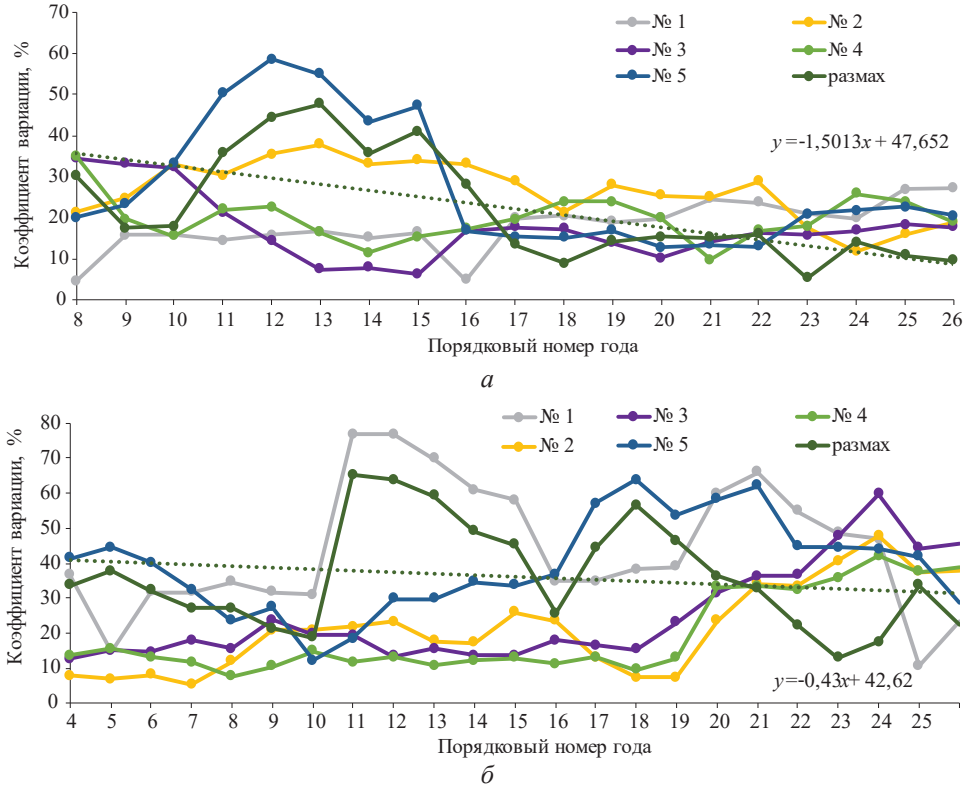



Рис. 6. Ряды скользящих коэффициентов вариации и их размахов для линейных приростов сосны в свежих биотопах в биогруппах с 2 деревьями 1-го класса: *а* – «Кивач» (1 дерево 2-го или 2 дерева 3-го классов); *б* – «Полярный круг» (по 1 дереву 2-го, 3-го и 4-го классов)

Fig. 6. Series of sliding variation coefficients and their ranges for linear pine increments in fresh biotopes in biogroups with 2 first class trees: *a* – "Kivach" (1 second class tree or 2 third class trees); *б* – "Arctic Circle" (1 second class tree, 1 third class tree, and 1 fourth class tree)

Сравнение длительности стабилизации в зависимости от структуры биогруппы выявляет, что увеличение числа деревьев 1-го класса в биогруппе в среднем замедляет сходимость. Это можно увидеть при сравнении для всех ООПТ:

− для влажного биотопа ЦЛГЗ (рис. 3, *а*; 4, *а*) коэффициент угла наклона $b = -2{,}29$ для биогруппы с 1 деревом 1-го класса и $b = -1{,}68$ для биогруппы с 2 деревьями 1-го класса;

− для свежего биотопа заповедника «Кивач» (рис. 5, *а*; 6, *а*) $b = -1{,}92$ для биогруппы с 1 деревом 1-го класса и $b = -1{,}50$ с 2 деревьями 1-го класса;

− для свежего биотопа заказника «Полярный круг» (рис. 5, *б*; 6, *б*) $b = -1{,}03$ для биогруппы с 1 деревом 1-го класса и $b = -1{,}43$ с 2 деревьями 1-го класса.

Тем самым подтверждены результаты 1) и 2а) теоретической модели. Модель позволила оценить и спрогнозировать динамику изменчивости приростов сосны независимо от условий произрастания на всех изучаемых ООПТ.

Верификация результатов влияния разброса классов в биогруппе на длительность стабилизации (результат 2б) более сложная ввиду отсутствия большого объема сравнимого натурного материала, относящегося к разнообразию

классов деревьев внутри биогруппы. Частично такая верификация для некоторых площадок ЦЛГЗ проведена при описании модели [6]. Но ввиду положительных результатов, полученных при верификации базовых результатов на разных ООПТ, можно развивать модель и получать достоверные выводы, которые сложно получить на натурном материале. Дополнительно теоретическая модель позволила выявить результаты, которые, вероятно, реализуются в натурных наблюдениях при обращении к очень длительному периоду, для которого динамика экологических состояний часто может быть «скрытой» и ее сложно наблюдать:

1. Неоднородность биогруппы по классам доминирования деревьев ускоряет стабилизацию изменчивости. Например, при максимальной неоднородности классов в биогруппе стабилизация почти в 1,5 раза быстрее, чем при минимальной [6]. Более однородная группа предполагает наличие деревьев, близких по классу к 1-му, что усиливает взаимодействие и замедляет стабилизацию изменчивости.

2. Наиболее сильная связь скорости стабилизации с числом деревьев 1-го класса в биогруппе наблюдается только при увеличении числа деревьев 1-го класса от 1 к 2: время сходимости растет от 48 до 84 % [6]. Рост числа деревьев 1-го класса в биогруппе оказывает менее значимое влияние от 2 к 3, от 3 к 4 и т. д. Это означает, что доминирование в биогруппе 1 особи устанавливается быстро, а наличие 1 и более деревьев 1-го класса инициирует процесс их конкуренции, который требует определенного времени.

За пределами области действия модели оказалось возможным получение оценок динамики приростов в зависимости от условий произрастания. Так, выявлено, что при движении к северным ООПТ сходимость достигается медленнее: например, во влажных биотопах при наличии 1 дерева 1-го класса в биогруппе средний угол наклона тренда для ЦЛГЗ составляет −2,0, для заповедника «Полярный круг» – −0,7; в свежих биотопах для заповедника «Кивач» – −1,6, а для заказника «Полярный круг» – −1,0. При сравнении графиков для одинаковых ООПТ сразу можно отметить, что в свежих местообитаниях стабилизация идет быстрее, чем во влажных, как и отмечалось при анализе табл. 2. Это продемонстрировано как для влажных биотопов:

− по данным рис. 3, *а* и 3, *б* для ЦЛГЗ и заказника «Полярный круг» (1 дерево 1-го класса) $b = -2{,}29$ и $b = -0{,}60$ соответственно; рис. 4, *а* и 4, *б* для ЦЛГЗ и заповедника «Кивач» (2 дерева 1-го класса) $b = -1{,}68$ и $b = -0{,}22$ соответственно, так и для свежих:

− по графикам рис. 5, *а* и 5, *б* для 1 дерева 1-го класса $b = -1{,}92$ для заповедника «Кивач» и $b = -1{,}03$ для заказника «Полярный круг»; на графиках рис. 6, *а* и 6, *б* для биогрупп с 2 деревьями 1-го класса $b = -1{,}50$ для заповедника «Кивач» и $b = -0{,}43$ для заказника «Полярный круг».

Таким образом, в близких к оптимальным условиях, т. е. в сосняках зеленомошных (в свежих биотопах), стабилизация изменчивости приростов вследствие комфортности условий произрастания происходит быстрее, чем на краях экологической ниши вида при дефиците ресурсов (например, в сосняках сфагновых во влажных биотопах).

Что касается сухих биотопов, то на протяжении исследованного периода стабилизация вариабельности не только не была достигнута, но даже и не наблюдались ее первые признаки. Как было указано выше, причиной этого

является дефицит влаги и невозможность осуществления в полной мере кооперации в биогруппе, что, в свою очередь, влечет усиление дифференциации в древостоях.

*Заключение*

С использованием результатов натурных измерений, выполненных на территории 3 особо охраняемых природных территорий: в государственном комплексном (ландшафтном) заказнике регионального значения «Полярный круг», в государственном природном заповеднике «Кивач», в государственном природном биосферном Центрально-Лесном заповеднике – проведена верификация модели динамики изменчивости линейных приростов стволов (стволиков) сосны обыкновенной в биогруппах с различной структурой.

Построенная модель основана на цепях Маркова и позволяет оценить длительность стабилизации изменчивости биометрических показателей деревьев в микропопуляциях в зависимости от их структуры. Моделирование показало, что длительность этой стабилизации зависит от количества в них доминантов. Обнаружено, что данный процесс замедляется при увеличении числа деревьев 1-го класса в биогруппах.

Проведенная верификация выявила стабилизацию изменчивости во всех биогруппах влажных и свежих биотопов (доля подтвержденных результатов для рассматриваемых территорий составила 71,5–96,0 %), а в сухих биотопах выход на стабилизацию в пределах имеющегося короткого периода наблюдений не обнаружен. Подтвержден результат моделирования, что длительность рассматриваемого процесса зависит от количества господствующих деревьев в биогруппах.

При дополнительном анализе установлено, что тип лесорастительных условий оказывает воздействие на период стабилизации изменчивости приростов. Продемонстрировано, что, чем ближе сосны произрастают к северной границе ареала, тем медленнее протекает процесс.

Полученные результаты целесообразно использовать при экологическом мониторинге лесных экосистем для оценки отклика древостоев как на изменение климата, так и на антропогенное загрязнение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Алисов Б.П.* Климат СССР. М.: Моск. ун-т, 1956. 128 с.

Alisov B.P. *Climate of the USSR*. Moscow, Moscovskiy universitet Publ., 1956. 128 p. (In Russ.).

2. *Берг Л.С.* Климат и жизнь. М.: Госиздат, 1922. 196 с.

Berg L.S. *Climate and Life*. Moscow, Gosizdat Publ., 1922. 196 p. (In Russ.).

3. *Бурцев Д.С.* Динамика ранговой структуры групповых культур сосны // Тр. С.-Петерб. науч.-исследоват. ин-та лесн. хоз-ва. 2012. № 1–2. С. 32–38.

Burtsev D.S. Dynamics Rang Structure of Group Pine Forest Plants. *Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute*, 2012, no. 1–2, pp. 32–38. (In Russ.).

4. *Кухта А.Е., Максимова О.В., Кузнецова В.В.* Воздействие климатических факторов на приросты сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на побережье Кандалакшского залива Белого моря // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 4. С. 105–119.

Koukhta A.E., Maksimova O.V., Kuznetsova V.V. Influence of Climatic Factors on Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Growth on the Coast of the Kandalaksha Bay of the White

Sea. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2023, no. 4, pp. 105–119. (In Russ.). https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-4-105-119

5. *Максимова О.В., Кухта А.Е.* Статистическое обоснование оптимальности пятилетней нормы прироста линейных дендрохронологий для экологического мониторинга лесных экосистем // Экологические системы и приборы. 2024. № 6. С. 10–21.

Maksimova O.V., Koukhta A.E. Optimality Statistical Justification of Fiveyear Increment Norm of Linear Dendrochronologies for Forest Ecosystems Ecological Monitoring. *Ekologicheskiye sistemy i pribory*, 2024, no. 6, pp. 10–21. (In Russ.). https://doi.org/10.25791/esip.1.2024.1424

6. *Максимова О.В., Кухта А.Е.* Моделирование изменчивости приростов сосны в биогруппах с разной структурой // Экологические системы и приборы. 2025. № 3. С. 20–32.

Maksimova O.V., Koukhta A.E. Simulation the Variability of Pine Growth in Biogroups with Different Structure. *Ekologicheskiye sistemy i pribory*, 2025, no. 3, pp. 20–32. (In Russ.). https://doi.org/10.25791/esip.3.2025.1509

7. *Максимова О.В., Кухта А.Е., Суслова С.Б.* О стабилизации изменчивости приростов сосны обыкновенной в разных географических условиях Европейской территории России // Проблемы региональной экологии. 2023. № 1. С. 17–27.

Maksimova O.V., Kukhta A.E., Suslova S.B. On Growth Variability Stabilization of the Scots Pine in Different Geographical Conditions of the European Territory of Russia. *Problemy regional'noy ekologii*, 2023, no. 1, pp. 17–27. (In Russ.). https://doi.org/10.24412/1728-323X-2023-1-17-27

8. *Маслаков Е.Л.* Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 165 с.

Maslakov E.L. *Formation of Young Pine Stands*. Moscow, Lesnaya promyshlenost' Publ., 1984. 165 p. (In Russ.).

9. *Мелехов И.С.* Лесная типология. М: МЛТИ, 1976. 72 с.

Melekhov I.S. *Forest Typology*. Moscow, MLTI Publ., 1976. 72 p. (In Russ.).

10. Национальный атлас России / отв. ред. Г.В. Поздняк, Н.Н. Полункина, Н.В. Смурова Т. 1. М.: Роскартография, 2004. 496 с.

*National Atlas of Russia*. Ed. by G.V. Pozdnyak, N.N. Polunina, N.V. Smurova. Vol. 1. Moscow, Roskartografiya Publ., 2004. 496 p. (In Russ.).

11. *Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука: Ленингр. отд-ние, 1983. 215 с.

Ramenskaya M.L. *Analysis of the Flora in the Murmansk Region and Karelia*. Leningrad, Leningradskoe otdelenie Nauka Publ., 1983. 215 p. (In Russ.).

12. *Рогозин М.В*. Площадь питания дерева: анализ методов // Бюл. науки и практики. 2018. Т. 4, № 7. С. 34–47.

Rogozin M.V. Nutrition Area of Tree: Analysis of Methods. *Bulletin of Science and Practice*, 2018, vol. 4, no. 7, pp. 34–47. (In Russ.). https://doi.org/10.5281/zenodo.1312153

13. *Рогозин М.В.* Биогруппы в старых насаждениях сосны // Вестн. Пермск. ун-та. Сер.: Биология. 2018. Вып. 2. С. 150–158.

Rogozin M.V. Biography in Old Stands of Pine. *Bulletin of Perm University. Biology*, 2018, iss. 2, pp. 150–158. (In Russ.). https://doi.org/10.17072/1994-9952-2018-2-150-158

14. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* Поиски закономерностей для общей теории развития древостоев // Вестн. МГУЛ. – Лесн. вестн. 2015. Т. 19, № 6. С. 63–74.

Rogozin M.V., Razin G.S. Searching Regularities for the General Theory of Forest Stand Development. *Lesnoy vestnik* = Forestry Bulletin, 2015, vol. 19, no. 6, pp. 63–74. (In Russ.).

15. Руководство по комплексному мониторингу / пер. с англ. М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН, 2013. Режим доступа: http://downloads.igce.ru/publications/ICP_IM_Manuals/Manual_rus_04122013.pdf (дата обращения: 02.09.24).

*Guidelines to Integrated Monitoring*. Transl. from English. Moscow, IGCE Roshydromet and RAS Publ., 2013. (In Russ.).

16. *Сеннов С.Н.* Итоги экспериментального изучения конкуренции в древостоях // Изв. С.-Петерб. лесотехн. акад. 1993. № 11. С. 160–172.

Sennov S.N. Results of an Experimental Study of Competition in Tree Stands. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotehniceskoj akademii*, 1993, no. 11, pp. 160–172. (In Russ.).

17. *Сукачев В.Н.* Избранные труды: в 3 т. Т. 1: Основы лесной типологии и биогеоценологии / под ред. Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1972. 419 с.

Sukachev V.N. *Selected Papers*: In 3 Vol. Vol. 1: Fundamentals of Forest Typology and Biogeocenology. Ed. E.M. Lavrenko. Leningrad, Nauka Publ., 1972. 419 p. (In Russ.).

18. Balzter H. Markov Chain Models for Vegetation Dynamics. *Ecological Modelling*, 2000, vol. 126, iss. 2–3, pp. 139–154. https://doi.org/10.1016/s0304-3800(00)00262-3

19. Kemeny J.G., Snell J.L. *Finite Markov Chains*. Princeton, NJ, D. Van Nostraand, 1960. 210 p.

20. Krajick K. All Downhill from Here? *Science*, 2004, vol. 303, no. 5664, pp. 1600–1602. https://doi.org/10.1126/science.303.5664.1600

21. Kullman L. 20th Century Climate Warming and Tree-Limit Rise in the Southern Scandes of Sweden. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2001, vol. 30(2), pp. 72–80. https://doi.org/10.1579/0044-7447-30.2.72

22. McClintock B.T., Langrock R., Gimenez O., Cam E., Borchers D.L., Glennie R., et al. Uncovering Ecological State Dynamics with Hidden Markov Models. *Ecology Letters*, 2020, vol. 23, iss. 12, pp. 1878–1903. https://doi.org/10.1111/ele.13610

23. Mosandl R., Freising F.P. Rationelle Pflege junger Eichenbestände. *AFZ-DerWald*, 2002, no. 11, pp. 581–584.

24. *Pinus sylvestris* L. (1753). *Gymnosperm Database*. Available at: https://www.conifers.org/pi/Pinus_sylvestris.php (accessed 21.03.22).

25. Shugart H.H., French N.H.F., Kasischke E.S., Slawski J.J., Dull C.W., Schuchman R.A., et al. Detection of Vegetation Change Using Reconnaissance Imagery. *Global Change Biology*, 2001, vol. 7, iss. 3, pp. 247–252. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00379.x

26. Strobel G. Eichen-Biogruppen. *AFZ-DerWald*, 2000, no. 8, pp. 390–398.

***Конфликт интересов:*** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
***Conflict of interest:*** The authors declare no conflict of interest

**Вклад авторов:** Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
**Authors' Contribution:** All authors contributed equally to the manuscript