

УДК 581.524.342:574.32 (582.475 + 582.632.1) (1-924.82)

ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В ПРОЦЕССЕ ПОСЛЕПОЖАРНОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ

Н. И. Ставрова, В. В. Горшков, П. Н. Катютин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Представлены результаты сравнительного анализа возрастной, размерной и виталитетной структуры ценопопуляций двух основных лесообразующих видов европейских северотаежных лесов – *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. на разных стадиях послепожарных сукцессий. Исследование выполнено на территории Кольского полуострова, в еловых и сосново-еловых лесах кустарничково-зеленомошных и сосняках лишайниково-зеленомошных с давностью пожара 82–83, 146–155 и 376 лет. Показано, что два изученных вида имеют сходные общие закономерности формирования возрастной, размерной и виталитетной структуры ценопопуляций в процессе послепожарных сукцессий, что свидетельствует о наличии единых механизмов структурных преобразований, в основе которых лежат законы внутривидового конкурентного взаимодействия особей и эколого-ценотической регуляции возобновительных процессов.

Ключевые слова: ценопопуляции; возрастная структура; размерная структура; виталитетная структура; *Picea obovata*; *Pinus sylvestris*; послепожарные сукцессии; Кольский полуостров.

N. I. Stavrova, V. V. Gorshkov, P. N. Katyutin. STRUCTURE FORMATION OF FOREST TREE SPECIES COENOPOPULATIONS DURING POST-FIRE RECOVERY OF NORTHERN TAIGA FOREST

The goal of this study was to compare the coenopopulation structure of two main stand-forming tree species of European northern taiga forest – *Picea obovata* Ledeb. and *Pinus sylvestris* L. at different stages of post-fire successions. Investigations were carried out in the Kola Peninsula (67°30'–68°10' N, 33°57'–34°21' E) in Siberian spruce forest of the true moss site type with fire age of 82 and 146, Scots pine forest of the lichen-true moss site type with a similar fire age (83 and 155), and in mixed pine-spruce forest of the true moss site type with fire age of 376. Five 0.1–0.2-ha permanent sample plots were surveyed. In order to register living tree individuals > 0.1 m high, the sample plots were divided into 5 x 5 m squares. Tree individuals < 0.1 m high (aged > 1 yr.) were sampled from 40–100 1x1 m squares. To analyze the age and size distributions we chose three key parameters: range of values, skewness and kurtosis. The vitality of the trees was determined on the basis of relative crown density, using a five-category classification: I – healthy individuals, II – moderately weak individuals, III – very weak individuals, IV – declining individuals, V – dead individuals.

According to our data, *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* showed similar patterns in the formation of the age, size and vitality structure of the coenopopulations during post-fire succession despite the differences in biological and ecological properties. Hence, there

exist common mechanisms of coenopopulation structure transformation, based on the laws of competition among tree individuals within a population and coenotic regulation of regeneration processes. The established structural differences are not significant and mostly manifest themselves during the first half of the succession. The distinctive feature of pine coenopopulations is discontinuity of the age and diameter class distribution over a period from ~100–150 to at least 400–500 yrs. after a fire. At later stages of a post-fire succession (>350 yrs. after the fire) one observes a convergence of the age, size and vitality structure of coenopopulations of the two species. This result can be regarded as evidence of uniformity of the main tree species structural organization in subclimax and climax northern taiga forest.

Key words: coenopopulations; age structure; size structure; vitality structure; *Picea obovata*; *Pinus sylvestris*; Kola Peninsula.

Начиная со второй половины прошлого века на смену анализу структуры древостоев все чаще приходит исследование структурных характеристик ценопопуляций древесных растений, что можно проследить, в частности, на примере европейских темнохвойных лесов [Siren, 1955; Волков, 1967, 2003; Дыренков, 1967, 1984; Ågren et al., 1983; Steijlen, Zackrisson, 1987; Пугачевский, 1992; Linder et al., 1997; Рубцов и др., 2000; Kuuluvainen et al., 2002; Doležal et al., 2006]. При этом следует отметить два обстоятельства: первое – довольно часто анализируются все-таки неполные («усеченные», по терминологии С. А. Дыренкова [1984]) ценопопуляции; второе – наименее изученным остается динамический аспект проблемы – исследование сукцессионно-системных ценологических популяций [Работнов, 1995]. В последнем случае речь идет о сериях ценопопуляций, входящих в состав сменяющих друг друга в процессе сукцессии сообществ и различающихся количественно (по плотности, соотношению отдельных групп особей – возрастных, размерных, виталитетных) и качественно (по средообразующей роли, способности к самовозобновлению, степени устойчивости при внешних воздействиях).

Мы использовали динамический подход при изучении структуры ценопопуляций *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. в условиях северной тайги [Ставрова, 2007; Ставрова и др., 2010а, б, 2012; Горшков и др., 2013]. Накопленные данные позволили поставить вопрос о выявлении общих закономерностей и видовой специфики формирования ценопопуляций этих видов. По мнению авторов, полноценное сравнение может быть выполнено на основе анализа разных категорий структуры ценопопуляций (возрастной, размерной, виталитетной, онтогенетической и т. д.) на разных стадиях восстановления сообществ после катастрофических нарушений. Удовлетворительного

ответа на сформулированный таким образом вопрос, по крайней мере для территории Европейского Севера, пока нет.

Цель исследования состояла в выявлении общих закономерностей и видовой специфики возрастной, размерной и виталитетной структуры ценопопуляций двух основных лесообразующих видов европейских северотаежных лесов – *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на разных стадиях послепожарных сукцессий в условиях северной тайги.

Материалы и методы

Исследования выполнены на территории Кольского полуострова (67°30'–68°10' с. ш., 33°57'–34°21' в. д.) в северотаежных ельниках (*Picea obovata*) кустарничково-зеленомошных с давностью пожара 82 и 146 лет и сосняках (*Pinus sylvestris*) лишайниково-зеленомошных, имеющих аналогичную давность последнего пожара (83 и 155 лет), а также в елово-сосновом сообществе кустарничково-зеленомошном с давностью пожара 376 лет.

Изученные кустарничково-зеленомошные еловые леса занимают ровные участки и нижние части пологих склонов моренных равнин, сложенных супесчаными и песчаными завалунными отложениями. В этих условиях при относительно неглубоком (около 1,5–2 м) залегании уровня грунтовых вод под еловыми лесами формируются Al-Fe-гумусовые подзолистые почвы со значительной толщиной грубогумусной подстилки (до 10 см) и относительно высоким содержанием гумуса (более 5–7 %) в иллювиальном горизонте [Переверзев, 2004].

Лишайниково-зеленомошные сосновые леса формируются в средних и нижних частях склонов холмов на песчаных, часто завалунных, почвообразующих породах при глубине уровня грунтовых вод более 2 м. Характерные для них иллювиально-железистые подзолистые

Таблица 1. Таксационные характеристики компонентов ценопопуляций *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* в северотаежных лесах с различной давностью пожара

Давность пожара, лет	Компонент*	Средние				S, м ² /га	Число особей, экз./га
		Возраст, лет	D _{1,3} , см	D ₀ , см	Высота, м		
<i>Picea obovata</i>							
82	I	62	7,7	12,7	6,8	3,0	640
	II	57	2,5	4,8	2,9	0,22	460
	III	25	–	1,0	0,50	–	1100
146	I	118	13,8	21,4	12,5	10,8	730
	II	75	2,6	4,6	2,6	0,07	130
	III	37	–	1,1	0,56	–	120
376	I	229	16,2	28,0	14,4	3,7	185
	II	46	1,9	5,0	2,7	0,03	110
	III	18	–	0,7	0,32	–	3400
<i>Pinus sylvestris</i>							
83	I	70	11,9	24,7	11,5	12,88	1155
	II	52	2,9	5,3	4,3	0,27	410
	III	10	–	0,5	0,30	–	600
155	I	146	17,8	29,0	15,5	17,0	680
	III	15	–	0,37	0,23	–	110
376	I	310	32,2	53,1	17,6	5,84	70
	II	41	1,5	3,5	2,6	0,01	40
	III	17	–	0,7	0,3	–	860

Примечание. * I – древостой, II – крупный подрост, III – мелкий подрост. D_{1,3} – диаметр на высоте 1,3 м; D₀ – диаметр у основания ствола; S – сумма площадей сечений. Прочерк означает, что параметр не мог быть определен.

почвы имеют среднюю (до 4–5 см) толщину подстилки и содержание гумуса в иллювиальном горизонте до 3 % [Переверзев, 2004].

Древесный ярус (особи с диаметром ствола более 4 см на высоте 1,3 м) в еловых лесах сформирован *Picea obovata* и *Betula pubescens* Ehrh. (доля березы 30–40 % по запасу), в сосновых лесах – *Pinus sylvestris* с участием *Betula pubescens* (не более 15 % по запасу), в сосново-еловом сообществе – тремя указанными видами (доля березы 25 %). Особенности эдификаторного яруса изученных сообществ являются разреженность, низкие значения средней высоты и диаметра древостоев ели и сосны (табл. 1) и общей относительной суммы площадей сечений (13–17 м²/га).

В составе полога подростов выделялись два компонента: крупный подрост – особи с диаметром ствола менее 4 см на высоте 1,3 м и мелкий подрост – особи высотой менее 1,3 м. В изученных лесах в составе полога подростов представлены те же виды, что и в древесном ярусе.

Основу травяно-кустарничкового яруса во всех изученных сообществах формируют *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup.; общее покрытие яруса в еловых и сосново-еловых лесах составляет от 30 до 40 % с максимумом в интервале от 50 до 100 лет, в сосновых лишайниково-зеленомошных – 18–30 % [Горшков, Баккал, 2009].

Видовой состав и проективное покрытие напочвенного покрова в изученных сообществах определяются давностью нарушения. В мохово-лишайниковом ярусе еловых и сосново-еловых лесов доминирует *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., участвуют виды р. *Dicranum* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. Проективное покрытие яруса составляет 70–90 %. В сосняках лишайниково-зеленомошных доминируют *Pleurozium schreberi* и *Cladina rangiferina* (L.) Nyl.; при давности пожара менее 100 лет в составе яруса участвует *C. mitis* (Sandst.) Hustich, более 150 лет – *C. stellaris* (Opiz.) Brodo [Горшков, Баккал, 2009].

Давность пожара в изученных еловых и сосновых лесах устанавливалась по кернам, которые отбирались у живых деревьев с пожарными повреждениями стволов в радиусе 50–100 м от пробной площади (не менее пяти особей). В елово-сосновом сообществе продолжительность беспожарного периода была оценена на основе протяженности непрерывного возрастного ряда, составленного из особей двух изученных лесообразующих видов.

Во всех сообществах были заложены постоянные пробные площади размером 0,1–0,2 га. На каждой из них по квадратам размером 5 × 5 м был проведен учет всех особей древесных растений высотой более 0,1 м. Учет особей меньшего размера (в возрасте более

1 года) был выполнен на 40–100 площадках размером 1 × 1 м, равномерно расположенных в пределах пробной площади. У всех особей определялись основные размерные параметры (диаметр на высоте 1,3 м и у основания ствола, высота) и категория жизненного состояния. Возраст деревьев в составе древесного яруса определялся по кернам, отобранным у основания ствола или (при невозможности получения этих данных) по кернам, отобранным на высоте 1,3 м с дальнейшим определением возраста у основания ствола по калибровочным кривым, отражающим связь возраста особей на двух указанных уровнях. Возраст особей меньшего размера устанавливался по калибровочным кривым, построенным на основе определения возраста (по спилам и срезам у основания ствола) и размерных параметров модельных растений, которые отбирались в 5-метровой зоне, расположенной по периметру пробной площади.

Базовыми показателями для анализа и типизации возрастных и размерных распределений особей были выбраны: диапазон возраста и диаметра у основания ствола, коэффициент асимметрии и коэффициент эксцесса. В качестве дополнительных показателей – степень дискретности возрастного и размерного ряда, суммарная частота двух низших градаций возраста или диаметра и величина индекса выравнивания Пилу [Ставрова, 2007, 2012].

Масштаб возрастных и размерных распределений оценивался на основе величины диапазона возраста и диаметра ствола особей. В результате сопоставления диапазона возраста (A_i) и диаметра (D_i) особей ели сибирской и сосны обыкновенной в конкретных ценопопуляциях со средним максимальным возрастом (A_{max}) и диаметром (D_{max}) в условиях региона (соответственно 350 и 400 лет; 48 и 66 см) выделялись четыре группы распределений: 1 – узкого диапазона – $A_i(D_i) < 0,2 A_{max}(D_{max})$; 2 – значительно суженного диапазона – $0,5 A_{max}(D_{max}) > A_i(D_i) > 0,2 A_{max}(D_{max})$; 3 – умеренно суженного диапазона – $0,85 A_{max}(D_{max}) > A_i(D_i) > 0,5 A_{max}(D_{max})$ и 4 – полного диапазона – $A_i(D_i) > 0,85 A_{max}(D_{max})$.

Форма возрастных и размерных распределений отражает соотношение особей разного возраста и размера в составе ценопопуляций и позволяет в определенной мере судить о происходящих в них процессах. На основе результатов многолетних исследований на территории Кольского полуострова было выделено несколько основных форм возрастных и размерных распределений особей в ценопопуляциях лесобразующих видов, количественной мерой

различия которых могут служить величины коэффициентов асимметрии (As) и эксцесса (Ex).

Первая из выделенных форм распределений (форма А) отличается положительной асимметрией ($As > 0,5$) и преимущественно положительными (иногда небольшими отрицательными) значениями эксцесса ($Ex > -0,5$). Эта форма отмечена как для возрастных, так и для размерных распределений и характеризуется повышенными частотами низших возрастных или размерных градаций. В этом случае преобладающим по численности компонентом ценопопуляций является мелкий подрост, доля которого составляет не менее 40 % от всех особей.

В зависимости от доли участия в составе ценопопуляций особей двух низших возрастных (до 20 лет) или размерных (до 4 см в диаметре основания ствола) градаций различались три категории распределений формы А:

A_1 – умеренно и слабо положительно асимметричные с долей особей двух низших градаций возраста и диаметра до 50 %;

A_2 – выражено положительно асимметричные с долей особей двух низших градаций 50–75 %;

A_3 – резко положительно асимметричные с долей особей двух низших градаций более 75 %.

Распределения формы В отличаются выраженной отрицательной асимметрией ($As < -1,0$) и положительными значениями эксцесса ($Ex > 0$). Эта форма характерна для возрастных распределений и отражает преобладание особей высших возрастных градаций. Доминирующим компонентом ценопопуляций является древостой, его доля по числу особей составляет не менее 70 %. В отдельных случаях крупный подрост может полностью отсутствовать.

Третью выделенную форму (форма С) отличает симметричность и унимодальность, т. е. небольшие по абсолютной величине значения коэффициента асимметрии ($|As| < 0,6$) при положительных значениях коэффициента эксцесса ($Ex > 0$). Распределения характеризуются повышенными частотами средних градаций изучаемых параметров, т. е. близки к нормальному распределению. Для ценопопуляций лесобразующих видов эта форма распределений нехарактерна, но довольно часто выявляется при анализе размерной структуры условно разновозрастных древостоев, отражая наиболее вероятный характер размерной дифференциации особей в их составе.

Отличительными чертами распределений формы D являются симметричность ($|As| < 0,6$) и бимодальность. Последняя находит свое

Таблица 2. Характеристики возрастной структуры ценопопуляций основных лесобразующих видов в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	N	Dd	As	Ex	F ₂	Тип и подтип	Вариант
<i>Picea obovata</i>							
82	127	57	-0,36	-1,35	12	1D	Непрерывное
146	143	128	-1,42	1,21	3	2B	Непрерывное
376	513	370	4,98	26,7	56	4A ₂	Непрерывное
<i>Pinus sylvestris</i>							
83	198	80	-0,60	-1,21	28	1D	Непрерывное
155	118	150	-2,11	2,61	10	2B	Умеренно дискретное
376	487	370	4,12	15,86	67	4A ₂	Резко дискретное

Примечание. N – объем выборки, Dd – диапазон; As – коэффициент асимметрии; Ex – коэффициент эксцесса, F₂ – доля особей двух низших размерных градаций, %.

отражение в значительной отрицательной величине коэффициента эксцесса ($Ex < -1,2$). Эта форма отмечается как у возрастных, так и у размерных распределений и свидетельствует о пониженной доле участия (не более 15–20 %) особей средних возрастных или размерных градаций. Доминирующими по числу особей компонентами ценопопуляций являются мелкий подрост и древостой.

Пятая форма распределений (форма E) характеризуется симметричностью ($|As| < 0,6$) и умеренными отрицательными значениями эксцесса ($-1,0 < Ex < 0$), более низкими по абсолютной величине, чем у распределений формы D. Эта форма характерна для размерных распределений. Ее отличительная черта – высокая степень выравнивания распределения особей по градациям диаметра или высоты, что отражается в величине индекса Пилу ($E > 0,90$). Распределения формы E свидетельствуют о хаотичности размерной структуры ценопопуляций.

По степени дискретности возрастного или размерного ряда выделялись распределения: резко дискретные – с разрывом, составляющим более шести 10-летних градаций возраста или 2-сантиметровых градаций диаметра; умеренно дискретные с разрывом, составляющим четыре-шесть градаций; слабо дискретные – с разрывом, составляющим две-три градации; условно непрерывные – с разрывом, составляющим не более одной градации.

Категория жизненного состояния древесных растений устанавливалась на основе комплекса индикаторных признаков, характеризующих состояние кроны (протяженность живой части, радиус, доля сухих ветвей, густота охвоения). С учетом этих показателей для каждой особи определялся интегральный параметр: плотность кроны по отношению к плотности кроны

эталонной особи (развивающейся на открытом участке или в крупном окне древостоя) соответствующей возрастной группы, принятой за 1,0. Выделялось пять категорий состояния: I – неугнетенные (здоровые) особи – относительная плотность кроны (CD) $> 0,75-1,0$; II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) особи – $CD > 0,5-0,75$; III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) особи – $CD > 0,25-0,5$; IV – усыхающие особи – $CD > 0-0,25$; V – сухие особи [Ярмишко и др., 2003].

Для оценки жизненного состояния компонентов ценопопуляций использовался индекс жизненного состояния (L_n), который рассчитывался по формуле, предложенной В. А. Алексеевым [1990] с модификациями [Ярмишко и др., 2003]:

$$L_n = \sum_{i=1}^5 k_i f_i,$$

где k_i – коэффициент массы хвои, определенный на основе величины средней относительной плотности кроны и составляющий 1,0; 0,71; 0,43; 0,14 и 0 соответственно для здоровых, умеренно ослабленных, сильно ослабленных, усыхающих и сухих особей; f_i – доля здоровых, умеренно ослабленных, сильно ослабленных, усыхающих и сухих особей, рассчитанная по их числу. Максимальное значение индекса составляет 1,0.

По соотношению особей разных категорий состояния в составе компонентов ценопопуляций ели и сосны были выделены следующие типы виталитетных спектров:

I тип – преобладание здоровых и (или) ослабленных особей ($L_n > 0,7$); II тип – преобладание ослабленных и сильно ослабленных особей ($L_n = 0,45-0,7$); III тип – преобладание сильно ослабленных и усыхающих особей

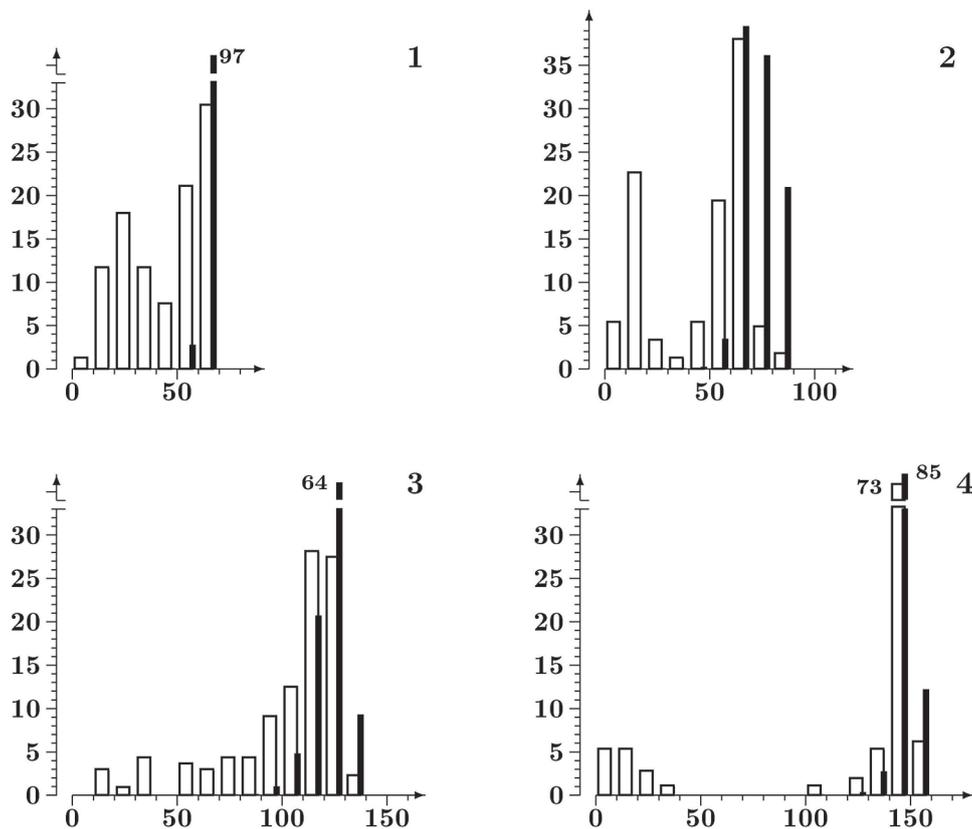


Рис. 1. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (черные столбики) по градам возраст в ценопопуляциях *Picea obovata* (1, 3) и *Pinus sylvestris* (2, 4) в северотаежных еловых и сосновых лесах с давностью пожара ~80 лет (1, 2) и ~150 лет (3, 4).

Здесь и на рис. 2: по оси абсцисс – возраст, лет; по оси ординат – доля участия, %

($L_n = 0,2-0,45$); IV тип – преобладание усыхающих особей ($L_n = 0,1-0,2$); V тип – преобладание сухих особей.

Результаты и обсуждение

Возрастная структура

В северотаежных ельниках зеленомошных и сосняках лишайниково-зеленомошных с давностью пожара 82–83 года возрастные распределения ели сибирской и сосны обыкновенной относятся к одному типу – 1D непрерывное (табл. 2). Их отличает выраженная бимодальность, связанная с доминированием в составе ценопопуляций особей старшей (50–70 лет) и младшей (от 10 до 20–30 лет) возрастных групп при пониженной доле промежуточных градаций возраста (рис. 1: 1, 2). Абсолютный возрастной диапазон у сосны (80 лет) является более широким, чем у ели (57 лет), из-за характерного для ели более позднего заселения после пожара. Это объясняется частым послепожарным дефицитом семян, обусловленным низкой устойчивостью видов *Picea* к воздействию огня [Молчанов, 1954; Koolström, Kellomäki, 1993] и практически полной гибелью

еловых древостоев при пожарах [Wallenius, 2005], а также высокой чувствительностью всходов ели к микроклимату открытых гарей [Мелехов, 1948; Корчагин, 1954]. Однако относительный диапазон возраста у сосны и ели идентичен и является, согласно предложенной шкале, узким. Следует отметить, что древостои обоих видов по принятой в лесоводстве классификации являются одновозрастными: более 90 % запаса древесины приходится на один-два смежных класса возраста (рис. 1: 1, 2).

Формирование этого типа структуры является следствием конкурентного воздействия первых послепожарных поколений, формирующих древостой, на последующие поколения [Санников, 1964; Рысин, 1970; Листов, 1986; Juntnen, Neuvonen, 2006] при продолжающемся появлении новых генераций. Последние отличаются слабым приростом [Катютин, Горшков, 2009] и низкой выживаемостью, что и является причиной пониженной доли участия в составе ценопопуляции особей средних возрастных градаций. Согласно полученным данным, эта черта возрастной структуры более резко выражена у сосны обыкновенной (рис. 1: 2) по сравнению с елью сибирской (рис. 1: 1).

В возрастной структуре ценопопуляций ели и сосны, сформировавшихся в сообществах с давностью пожара 80–85 лет, обращает на себя внимание пониженная доля участия наиболее молодых особей в возрасте до 10 лет (рис. 1: 1, 2), что свидетельствует о подавлении возобновительного процесса в последнее десятилетие. Наблюдаемое явление обусловлено восстановлением в рассматриваемый период сукцессии в северотаежных лесах сплошного покрова из зеленых мхов и лишайников [Горшков, Баккал, 2009], который, как хорошо известно, существенно затрудняет проникновение семян хвойных к поверхности почвы и подавляет развитие всходов [Рысин, 1970; Ипатов, Голубицкая, 1987; Steijlen et al., 1995].

Сравнение возрастной структуры ценопопуляций ели сибирской и сосны обыкновенной в северотаежных лесах с давностью пожара ~150 лет, так же как в сообществах с давностью пожара 80–85 лет, обнаруживает сходство основных индикационных параметров и идентичность типа распределений – 2В (табл. 2). Распределения отличаются значительно суженным диапазоном и выраженной отрицательной асимметрией: в составе ценопопуляций абсолютно доминируют особи старших градаций возраста (110–130 лет у ели и 140–150 лет у сосны), на долю которых приходится не менее 70 % от их общего числа (рис. 1: 3, 4). С уменьшением возраста наблюдается быстрое снижение частот: участие особей в возрасте до 50 лет в ценопопуляциях обоих видов составляет 10–15 %.

Следует отметить, что распределение числа особей и запаса древесины сосны и ели по градациям возраста в изученных лесах с давностью пожара 80–150 лет подтверждает мнение о преимущественной одновозрастности послепожарных сосновых и еловых древостоев, характерной как для средней, так и для северной тайги [Казимиров, 1971; Дыренков, 1984; Зябченко, 1984].

Характер возрастной структуры отражает высокую напряженность внутривоупуляционной конкуренции при очень низкой активности возобновительного процесса. Крайне низкая численность новых генераций сосны и ели в рассматриваемый период сукцессии связана не только с наличием высокого и плотного покрова из зеленых мхов и лишайников, но и с восстановлением грубогумусной лесной подстилки. Согласно имеющимся данным, через 150–200 лет после пожара на стадии стабилизации ее толщина в северотаежных лишайниково-зеленомошных сосновых лесах достигает в среднем 5–6 см при максимальных значениях до

10 см [Горшков и др., 2005], а в зеленомошных еловых лесах составляет в среднем около 10 см при максимальных значениях до 18–20 см.

В ценопопуляции ели сибирской практически во всех поколениях, появившихся через 50 и более лет после пожара, часть особей оказалась способной к длительному выживанию в условиях жесткой конкуренции со стороны первых послепожарных генераций, что обеспечило непрерывность возрастного ряда (рис. 1: 3). Как показывают полученные нами данные, в северотаежных еловых лесах отдельные особи ели, отличающиеся слабым ростом и угнетенным состоянием, могут сохранять жизнеспособность до 150–180 лет.

Для сосны, в отличие от ели, характерна дискретность возрастного ряда; ценопопуляция состоит, по сути, из двух резко различающихся по возрасту фракций: менее 40 и более 120 лет (рис. 1: 4). Согласно имеющимся оценкам, максимальный возраст подроста в северо- и среднетаежных сосновых лесах средних стадий сукцессии не превышает 40–50 лет [Листов, 1986]. Таким образом, даже в условиях разреженных северотаежных лесов особи сосны, появившиеся через 50 и более лет после пожара, испытывая недостаток света и элементов питания, полностью погибают через относительно небольшой промежуток времени.

На поздней стадии сукцессии при давности пожара ~380 лет возрастная структура ценопопуляций ели сибирской и сосны обыкновенной, так же как в первой половине сукцессионного периода, отличается высокой степенью сходства и относится к одному типу и подтипу – 4A₂ (табл. 2). У обоих видов возрастные распределения имеют полный относительный диапазон и резко выраженную положительную асимметрию: в составе ценопопуляций доминирует младшая возрастная группа – на долю особей в возрасте до 20 лет приходится от 55 до 65 % всех особей (рис. 2: 1, 2). Различие наблюдается на уровне варианта структуры: у ели возрастной ряд является практически непрерывным, у сосны – так же как и на средней стадии сукцессии, дискретным.

Численное доминирование молодых особей в составе ценопопуляций хвойных в рассматриваемый период сукцессии обусловлено наличием большого числа ветровальных комплексов, на которых создаются благоприятные условия для появления семенного возобновления [Санников, 1964; Казанская и др., 1979; Hörnberg et al., 1995; Kuuluvainen, Juntunen, 1998; Grenfell et al., 2011]. Многими исследователями [Казимиров, 1971; Дыренков, 1984; Leemans, 1991; Громцев, 2000; Коротков и др.,

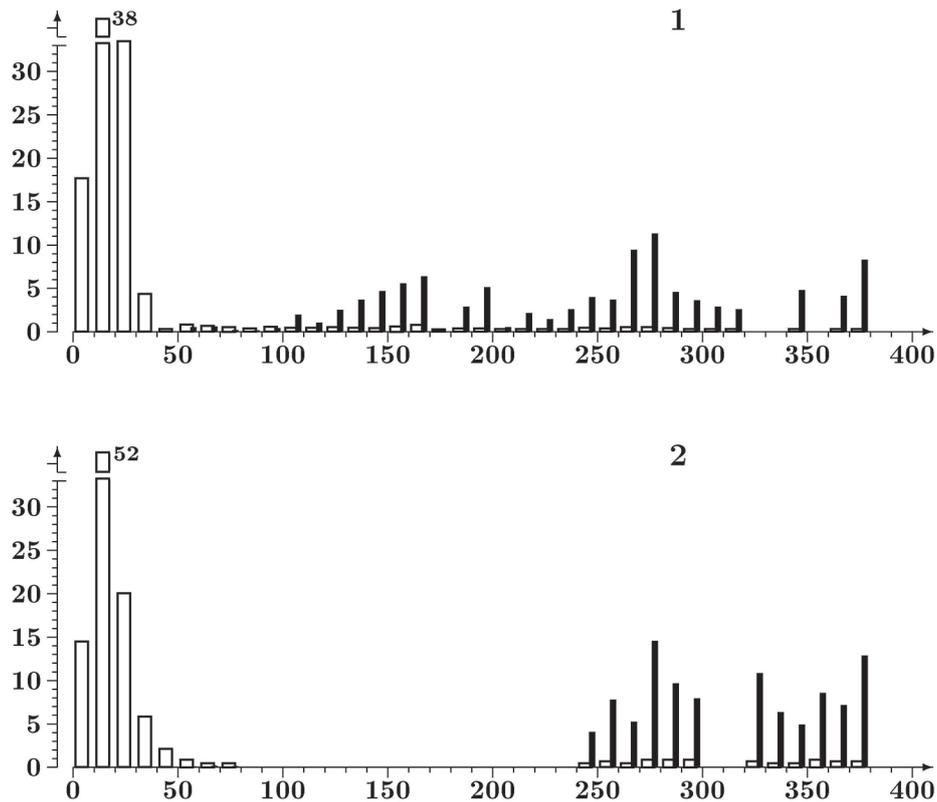


Рис. 2. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (черные столбики) по градам возрастa в ценопопуляциях *Picea obovata* (1) и *Pinus sylvestris* (2) в северотаежных сосново-еловых лесах с давностью пожара 376 лет

2004; Смирнова, Торопова, 2008; Kuuluvainen et al., 2014; и др.] отмечалось, что мелко- и среднemasштабные нарушения представляют собой характерное и важное структурообразующее явление, как на уровне отдельных сообществ, достигших субклимаксовой стадии, так и на ландшафтном уровне.

Процессы «оконной» динамики создают условия для включения в состав древостоя новых поколений, что приводит к формированию возрастной структуры, которая по классификации С. А. Дыренкова [1984] является разновозрастной с выраженными поколениями. В изученном елово-сосновом сообществе с давностью пожара 376 лет формирование этого типа структуры древостоев, как у сосны, так и у ели сибирской (рис. 2: 1, 2), ускорил распад (в период от 80 до 120 лет после пожара) допожарного компонента, входившего в состав ценопопуляции сосны. Наблюдаемая четкая ступенчатая разновозрастность соснового древостоя является, прежде всего, следствием распада его допожарного компонента. Возрастная структура современного древостоя ели сформировалась в результате распада допожарного соснового и послепожарного одновозрастного елового.

В условиях начавшегося процесса «оконной» динамики максимальная продолжительность жизни молодых поколений сосны возрастает по сравнению с предшествующим периодом сукцессии примерно в два раза (рис. 2: 2), однако разрыв возрастного ряда остается значительным. Непрерывность возрастного ряда северотаежных ценопопуляций ели сибирской, в отличие от ценопопуляций сосны обыкновенной, а также ценопопуляций ели европейской в высокополнотных южнотаежных ельниках [Казимиров, 1971], сохраняется на протяжении всего периода (более 500 лет) послепожарного восстановления [Ставрова, 2012]. Следует отметить, что во второй половине сукцессии существенным фактором, поддерживающим непрерывность возрастного ряда в ценопопуляциях ели сибирской, может выступать вегетативное возобновление, характерное для видов *Picea* в условиях Севера [Wang et al., 2003; Ставрова, 2012]. Есть все основания считать, что особи вегетативного происхождения в силу наличия дополнительного снабжения питательными веществами отличаются более высокой по сравнению с семенными особями конкурентоспособностью и выживаемостью.

Таблица 3. Характеристики размерной структуры ценопопуляций основных лесобразующих видов (на примере распределений по диаметру основания ствола) в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	N	Dd	As	Ex	F ₂	E	Тип и подтип	Вариант
<i>Picea obovata</i>								
82	127	21	1,23	0,83	58	0,77	2A ₂	Непрерывное
146	143	32	0,36	-0,82	17	0,95	3E	Непрерывное
376	513	41	4,45	20,94	92	0,19	4A ₃	Непрерывное
<i>Pinus sylvestris</i>								
83	198	41	1,64	3,29	34	0,80	3A ₁	Слабо дискретное
155	118	48	-0,05	-0,62	14	0,94	3E	Слабо дискретное
376	487	69	4,51	18,91	90	0,22	4A ₃	Умеренно дискретное

Примечание. E – индекс выравненности Пилу. Прочие обозначения – см. примечание к табл. 2.

Принимая во внимание все особенности возрастной структуры двух изученных видов в сообществе с давностью пожара ~380 лет, можно заключить, что на позднем этапе сукцессии ценопопуляция ели сибирской оказалась существенно ближе по сравнению с ценопопуляцией сосны обыкновенной к стационарному состоянию, отвечающему критерию «равномерного восстановительного процесса» [Сукачев, 1964].

Размерная структура

Сопряженный анализ возрастной и размерной структуры древостоев и ценопопуляций лесобразующих видов является традиционным для отечественных исследований [Казимиров, 1971; Дыренков, 1984; Волков, 2003]. Как будет показано ниже, при очевидной связи между возрастом и размерными параметрами особей характер размерной и возрастной структуры ценопопуляций древесных растений часто существенно различается.

В сообществах с давностью пожара 80–85 лет распределения особей сосны обыкновенной и ели сибирской по величине диаметра ствола в отличие от возрастных распределений имеют выраженную положительную асимметрию, обусловленную доминированием особей низших размерных градаций (табл. 3; рис. 3: 1, 2). При сходстве формы размерные распределения обнаруживают и ряд различий. Ценопопуляция ели отличается более узким относительным размерным диапазоном (значительно суженный против умеренно суженного у сосны) и в 1,5–2 раза более высокой долей участия малоразмерных особей, относящихся к двум нижним градациям диаметра (рис. 3: 1, 2). В соответствии с этим распределения относятся к разным типам и подтипам (табл. 3).

Более широкий относительный диапазон диаметров у сосны обыкновенной по

сравнению с елью является следствием низкой плотности особей первых послепожарных генераций (рис. 1: 2). Это обеспечило их изначальный интенсивный рост при низком уровне конкуренции. В составе древостоя эти особи образуют четко выделяющуюся размерную фракцию с диаметром от 32 до 42 см (рис. 3: 2). Указанная структурная особенность не является облигатной: при рассматриваемой давности нарушения распределения диаметров в ценопопуляциях сосны обыкновенной, отличающихся массовым послепожарным заселением, имеют более узкий относительный диапазон [Горшков и др., 2013], соответствующий диапазон в ценопопуляциях ели сибирской.

Второе различие распределений диаметров двух видов, связанное с долей участия в составе ценопопуляций особей низших градаций диаметра, следует рассматривать как закономерное. Оно является отражением уже упоминавшейся выше более низкой продолжительности жизни мелкого подроста сосны по сравнению с подростом ели в первой половине сукцессионного периода даже в условиях относительно высокого светового довольствия, характерного для разреженных северотаежных лесов. В соответствии с этим в ценопопуляциях изученных видов доминирующими по численности являются разные размерные компоненты: в ценопопуляции сосны – древостой, в ценопопуляции ели – мелкий подрост (табл. 1). При этом следует подчеркнуть, что численность крупного подроста в обеих ценопопуляциях является практически одинаковой (табл. 1).

В сообществах с давностью пожара ~150 лет распределения диаметров в ценопопуляциях ели сибирской и сосны обыкновенной имеют одинаковый относительный диапазон и характеризуются высокой степенью выравненности: практически во всех случаях на одну

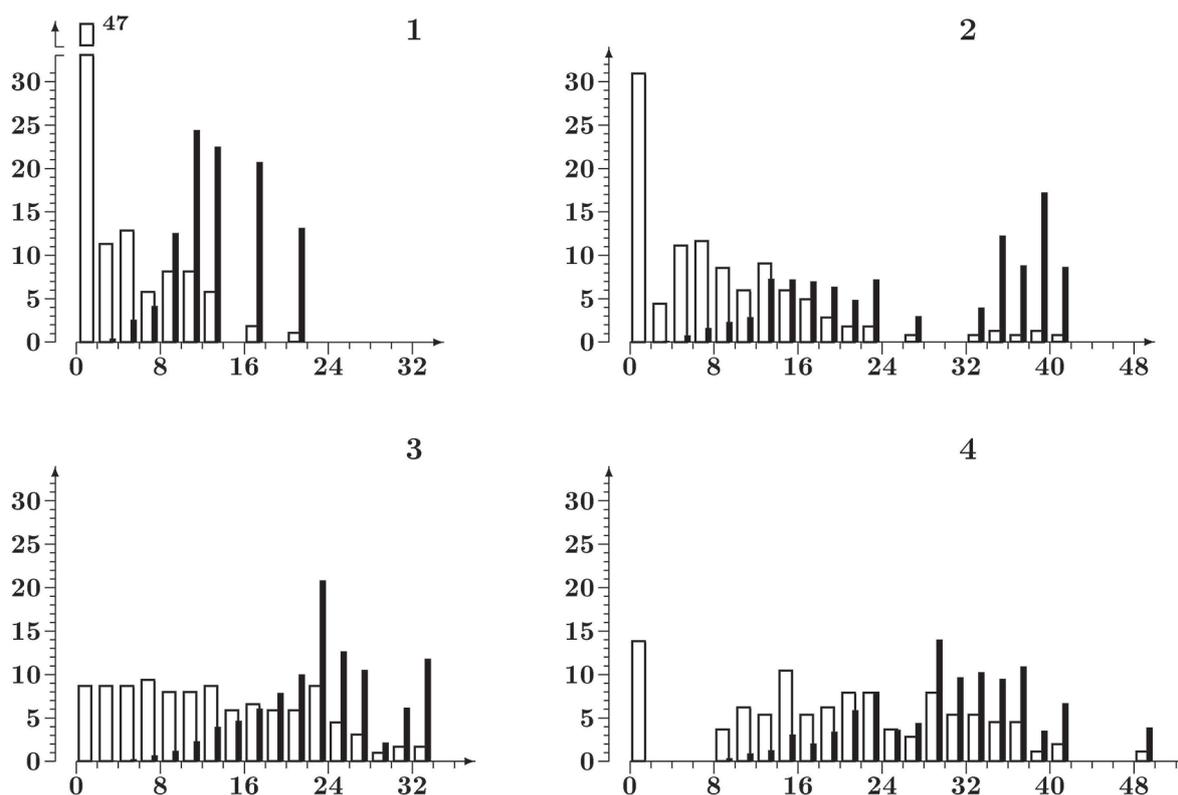


Рис. 3. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (черные столбики) по градациям диаметра основания ствола в ценопопуляциях *Picea obovata* (1, 3) и *Pinus sylvestris* (2, 4) в северотаежных еловых и сосновых лесах с давностью пожара ~80 лет (1, 2) и ~150 лет (3, 4).

Здесь и на рис. 4: по оси абсцисс – диаметр, см; по оси ординат – доля участка, %

2-сантиметровую градацию диаметра приходится не более 10 % особей (рис. 3: 3, 4). Оба распределения относятся к одному типу – ЗЕ, но различаются на уровне варианта: распределение диаметров у ели сибирской является непрерывным, у сосны обыкновенной – слабо дискретным.

Следствием низкой жизнеспособности молодых поколений сосны обыкновенной в условиях конкуренции с древостоем является то, что на средней стадии сукцессии в составе ценопопуляции этого вида представлены только два компонента – древостой и мелкий подрост, причем доля последнего является в шесть раз более низкой (табл. 1). Ценопопуляция ели в сообществе с давностью пожара ~150 лет отличается наличием всех трех основных компонентов (древостоя, крупного и мелкого подраста), однако доминирующим по числу особей компонентом, так же как у сосны, является древостой (табл. 1). Интенсивный отпад и снижение доли участия крупного подраста и мало-размерных деревьев в северотаежных ценопопуляциях ели сибирской отмечается в более поздний период и проявляется в размерной структуре примерно через 200–220 лет после пожара [Ставрова и др., 2010а]. Однако полного

исключения этих компонентов из состава ценопопуляций ели не происходит: размерный ряд особей, так же как возрастной, остается непрерывным.

Следует подчеркнуть высокую степень размерной хаотичности ценопопуляций двух видов, о которой свидетельствуют величины индекса выравненности Пилу (табл. 3). Длительно сохраняющаяся (до 150 лет после пожара) высокая выравненность долей участия особей разного размера в составе послепожарных условно одновозрастных сосновых и еловых древостоев является характерной особенностью разреженных лесов северной тайги.

На поздней стадии сукцессии в сообществе с давностью пожара ~380 лет распределения диаметров в ценопопуляциях сравниваемых видов характеризуются абсолютным доминированием (~90 %) особей низшей размерной градации с диаметром основания ствола менее 2 см и последующим резким снижением частот (рис. 4: 1, 2). Диапазон диаметров в обеих ценопопуляциях достигает максимальных для региона значений. Оба распределения относятся к одному типу и подтипу – $4A_3$ (табл. 3). Различие распределений связано с дискретностью размерного ряда особей в ценопопуляции

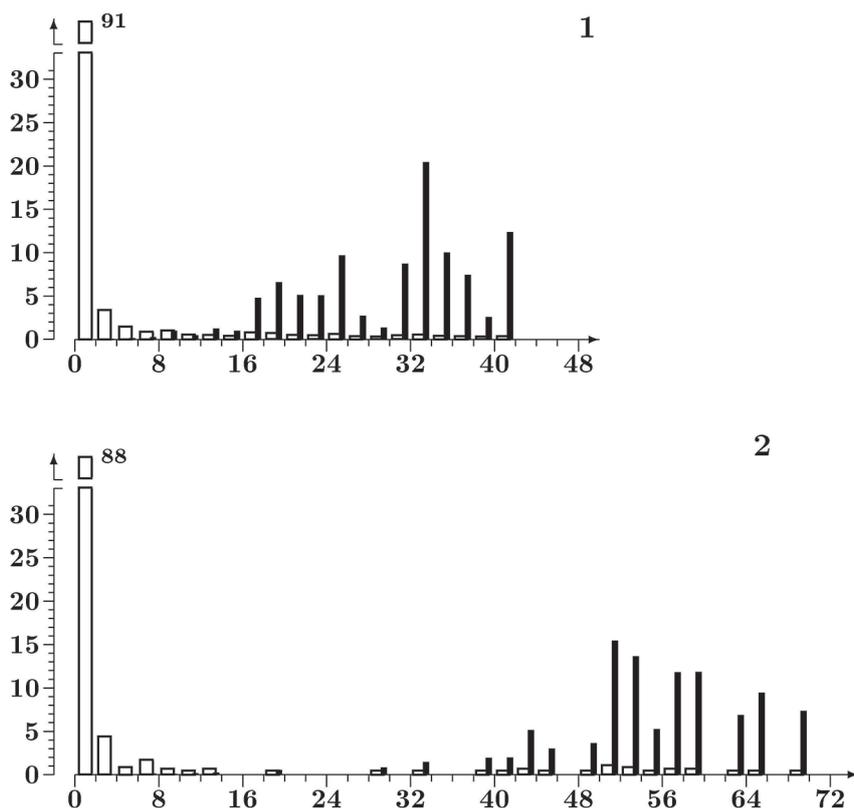


Рис. 4. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (черные столбики) по градам диаметра основания ствола в ценопопуляциях *Picea obovata* (1) и *Pinus sylvestris* (2) в северотаежных сосново-еловых лесах с давностью пожара 376 лет

сосны, унаследованной от предшествующего периода.

В то же время необходимо отметить важную особенность размерной структуры ценопопуляции сосны на рассматриваемой стадии сукцессии: восстановление компонентной полнотности (древостой, крупный и мелкий подрост). Это явление, а также переход к абсолютному численному доминированию мелкого подроста свидетельствует о том, что в условиях северной тайги в рассматриваемом типе местообитания основное направление сукцессионной динамики ценопопуляции сосны совпадает с направлением динамики ценопопуляции ели и состоит в формировании полнотной возрастной и размерной структуры, обеспечивающей способность к самоподдержанию и устойчивость.

Виталитетная структура

Предшествующие исследования показали, что виталитетная структура всех компонентов ценопопуляций ели сибирской существенно и неоднаправленно изменяется в процессе восстановительных послепожарных сукцессий [Ставрова и др., 2010б].

В лесах с давностью пожара 80–85 лет виталитетная структура древостоев ели

сибирской и сосны обыкновенной имеет существенные различия. Более высоким уровнем жизненного состояния отличается еловый древостой, в составе которого по числу преобладают (50 %) умеренно ослабленные особи и около 30 % составляют здоровые деревья, причем доля последних в общем запасе древесины достигает 60 % (рис. 5: 1). Сосновый древостой в отличие от елового характеризуется численным преобладанием сильно ослабленных деревьев (около 40 %) и в два раза более низкой долей здоровых и умеренно ослабленных (рис. 6: 1). Кроме того, в его составе около 20 % по числу составляют усыхающие и сухие особи, которые отсутствуют в еловом древостое. Индекс жизненного состояния соснового древостоя на рассматриваемом этапе сукцессии является существенно более низким, чем индекс древостоя ели сибирской, и их виталитетные спектры относятся к разным типам (табл. 4).

Еще более существенный контраст представляет виталитетная структура крупного подроста сравниваемых видов. В составе крупного подроста ели представлены особи всех категорий состояния кроме здоровых, при существенном преобладании сильно ослабленных (рис. 5: 2), тогда как крупный подрост

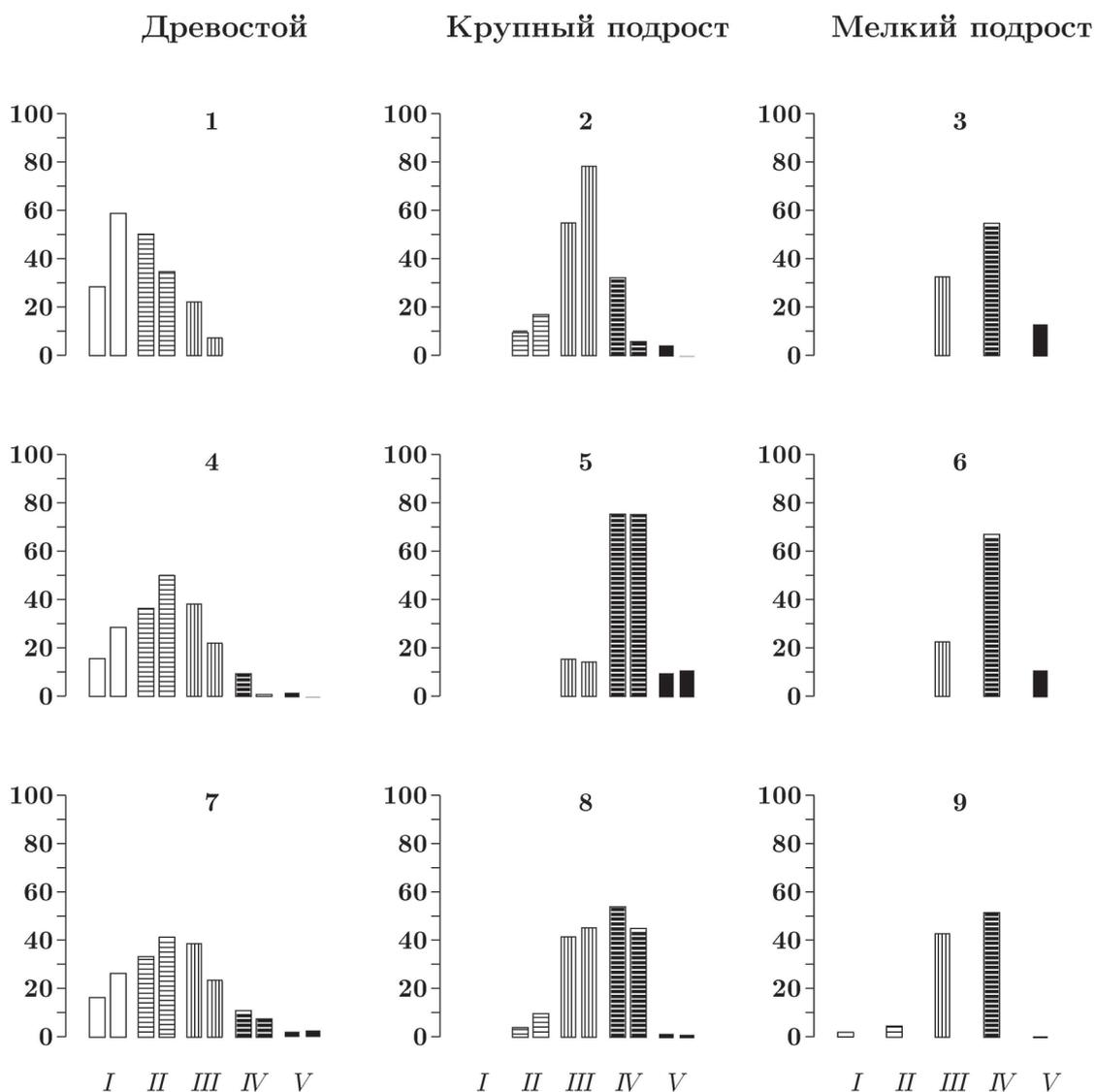


Рис. 5. Виталитетные спектры компонентов ценопопуляций *Picea obovata* в еловых лесах Кольского полуострова с давностью пожара ~80 лет (1–3), ~150 лет (4–6) и 376 лет (7–9). Здесь и на рис. 6: по горизонтали – категории состояния (I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие, V – сухие); по оси ординат – доля участия, %. Первый столбик – доля участия по числу особей, второй столбик – доля участия по объему древесины

Таблица 4. Характеристики виталитетной структуры компонентов ценопопуляций основных лесообразующих видов в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	Древостой		Крупный подрост		Мелкий подрост	
	L_n	Тип спектра	L_n	Тип спектра	L_n	Тип спектра
<i>Picea obovata</i>						
82	0,72	I	0,38	III	0,19	IV
146	0,59	II	0,17	IV	0,19	IV
376	0,58	II	0,28	III	0,31	III
<i>Pinus sylvestris</i>						
83	0,51	II	0,00	V	0,14	IV
155	0,47	II	–	–	0,12	IV
376	0,57	II	0,35	III	0,15	IV

Примечание. L_n – индекс жизненного состояния.

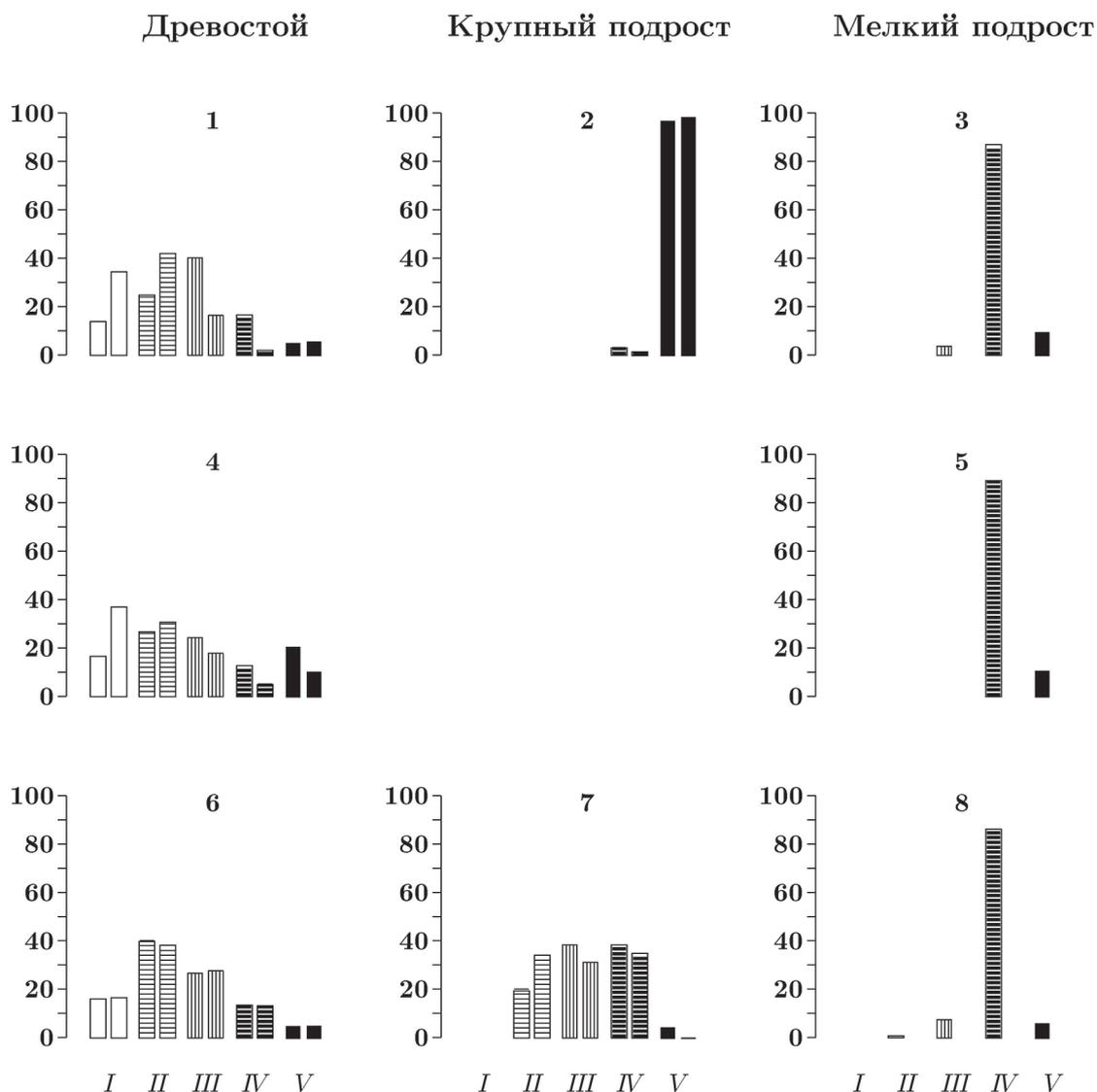


Рис. 6. Виталитетные спектры компонентов ценопопуляций *Pinus sylvestris* в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах Кольского полуострова с давностью пожара ~80 лет (1–3), ~150 лет (4–6) и 376 лет (7–8)

сосны практически полностью состоит их сухих особей (рис. 6: 2). Эти различия отражаются на величине индекса жизненного состояния и типе виталитетного спектра (табл. 4). Значительно более высокая степень сходства выявляется при сравнении виталитетной структуры мелкого подроста двух видов: и в том, и в другом случае в его составе преобладают особи, относящиеся к категории усыхающих (рис. 5: 3; рис. 6: 3), виталитетные спектры мелкого подроста двух видов однотипны (табл. 4). Следует заметить, что на рассматриваемом этапе сукцессии у сосны обыкновенной уровень жизненного состояния мелкого подроста является более высоким, чем крупного, для ели сибирской характерно обратное соотношение (табл. 4).

Установленные различия являются следствием более раннего заселения сосны, более

высокой плотности и суммы площадей сечений ее послепожарного древостоя и более жесткой внутривидовой конкуренции, о чем говорилось выше. Следует отметить, что в наименьшей степени указанные особенности отразились на жизненном состоянии мелкого подроста и в наибольшей степени – на состоянии крупного, особи которого вступают в критическую фазу, связанную с резким повышением потребностей во влаге и элементах питания [Рысин, 1970].

При давности пожара ~150 лет наблюдается снижение и сближение уровня жизненного состояния деревьев изученных видов: виталитетные спектры относятся к II типу (табл. 4), для которого характерно преобладание по числу умеренно и сильно ослабленных особей при низком (15–20 %) участии здоровых (рис. 5: 4;

рис. 6: 4). В то же время основу запаса древесины в древостоях обоих видов формируют здоровые и умеренно ослабленные деревья.

Отличительной особенностью древостоя сосны является существенно (примерно в три раза) более высокая суммарная доля усыхающих и сухих особей. При этом следует отметить, что и в сосновом, и в еловом древостоях отпад происходит за счет отставших в росте особей, о чем свидетельствует соотношение числа и запаса усыхающих и сухих деревьев (рис. 5: 4; рис. 6: 4).

Что касается крупного подроста, то, как отмечалось выше, на рассматриваемом этапе сукцессии в составе ценопопуляций сосны он полностью отсутствует. В ценопопуляциях ели крупный подрост представлен, однако имеет небольшую плотность (табл. 1) и отличается низким уровнем жизненного состояния (табл. 4): его основу по числу и запасу составляют усыхающие особи (рис. 5: 5). Жизненное состояние мелкого подроста ели и сосны, испытывающего значительное конкурентное подавление со стороны господствующего компонента ценопопуляций, существенно не различается (табл. 4), оставаясь на том же уровне, что и в сообществах с давностью пожара 80–85 лет (рис. 5: 6; рис. 6: 6).

На поздней стадии послепожарной сукцессии при давности пожара ~380 лет жизненное состояние древостоев ели сибирской и сосны обыкновенной идентично, виталитетные спектры относятся к одному типу (табл. 4). В древостоях преобладают умеренно и сильно ослабленные особи, суммарная доля которых по числу и запасу достигает 65–75 %, при этом численное участие здоровых деревьев составляет не более 15–17 %, а их доля в общем запасе не более 25 % (рис. 5: 7; рис. 6: 7).

Значительным сходством характеризуются и виталитетные спектры крупного подроста двух видов (табл. 4). Этот компонент состоит в основном из сильно ослабленных и усыхающих особей, однако присутствуют и умеренно ослабленные, причем их доля является более высокой у сосны обыкновенной (рис. 5: 8; 6: 8). Мелкий подрост ели характеризуется лучшим жизненным состоянием по сравнению с подростом сосны (табл. 4), который состоит почти исключительно из усыхающих особей (5: 9; рис. 6: 9), однако в данном случае в качестве причины различий выступает поражение вредителями и болезнями, которое значительно реже встречается у мелкого подроста ели.

Следует отметить, что приведенные оценки жизненного состояния древостоев в лесах

с давностью пожара ~80 и ~150 лет не согласуются с результатами ряда других исследований [Ярмишко и др., 2003; Торлопова, Ильчуков, 2007], в которых указывается на преобладание здоровых или содоминирование здоровых и умеренно ослабленных особей в северотаежных древостоях сосны обыкновенной близкого возраста. Указанные различия могут быть обусловлены методическими причинами, неучтенным влиянием низовых пожаров и лесохозяйственных мероприятий, а также циклическими изменениями погодных условий.

В отношении виталитетной структуры древостоев в малонарушенных (с давностью нарушения не менее 300 лет) бореальных лесах можно отметить совпадение мнений большинства авторов, отмечающих преобладание умеренно и сильно ослабленных особей [Алексеев, 1990; Бебия, 2000; Демидко, 2006; Ставрова и др., 2010б].

В заключение еще раз укажем на некоторые важные подзонально-географические особенности, отличающие структуру ценопопуляций изученных видов в северной тайге от структуры, формирующейся на тех же стадиях сукцессии в условиях средней и южной тайги. Ими являются: отсутствие существенных возрастных различий у разных структурных компонентов – древостоя и крупного подроста на протяжении относительно длительного периода (до 100 лет после пожара); стабильно поддерживаемая в процессе послепожарной сукцессии непрерывность возрастного ряда ценопопуляций ели сибирской; сравнительно поздно (80–100 лет после пожара) формирующийся разрыв возрастного ряда в ценопопуляциях сосны обыкновенной; длительно сохраняющаяся (до ~150 лет после пожара) высокая размерная хаотичность условно разновозрастных еловых и сосновых древостоев. Отмеченные черты структурной организации обусловлены разреженностью и относительно малой высотой древостоев, высоким световым довольствием, создающим условия для длительного выживания отставших в росте, сильно угнетенных особей, а также способностью ели сибирской к вегетативному возобновлению, наиболее успешно реализуемому в этих условиях.

Выводы

1. Два основных лесобразующих вида европейских северотаежных лесов – *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L., несмотря на различие биологических и экологических характеристик, имеют сходные закономерности

динамики структуры ценопопуляций в процессе восстановительных послепожарных сукцессий. Это свидетельствует о наличии единых механизмов структурных преобразований, в основе которых лежат законы внутриволепопуляционного конкурентного взаимодействия особей и эколого-ценотической регуляции возобновительных процессов.

2. Имеющиеся структурные различия в большей мере проявляются в первой половине сукцессии. Наиболее существенной структурной особенностью ценопопуляций сосны обыкновенной является дискретность возрастного и размерного рядов особей, формирующаяся в период от 100 до 150 лет после пожара и сохраняющаяся, по-видимому, как минимум до 450–500 лет после пожара.

3. Характер выявленных различий позволяет заключить, что их основными причинами служат: более раннее послепожарное заселение сосны, более высокая напряженность внутриволепопуляционной конкуренции в сосновых лесах, более низкая по сравнению с елью теневыносливость, более высокая продолжительность жизни, отсутствие способности к вегетативному возобновлению.

4. На заключительных стадиях послепожарной сукцессии (>350 лет после пожара) наблюдается конвергенция возрастной, размерной и виталитетной структуры ценопопуляций двух видов хвойных, свидетельствующая о существовании единого типа структурной организации ценопопуляций основных эдификаторов в субклимаксовых и климаксовых северотаежных лесах.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-04-01394).

Литература

Алексеев В. А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 38–54.

Бебия С. М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.

Волков А. Д. Строение ельников южной части Карельской АССР // Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. 1967. Вып. 11. С. 63–88.

Волков А. Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. 250 с.

Горшков В. В., Ставрова Н. И., Баккал И. Ю. Динамика восстановления лесной подстилки

в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005. № 3. С. 37–45.

Горшков В. В., Баккал И. Ю. Нижние ярусы хвойных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ, 2009. С. 197–227.

Горшков В. В., Ставрова Н. И., Катютин П. Н. Типы размерной и виталитетной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // Растит. ресурсы. 2013. Вып. 4. С. 512–531.

Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. 160 с.

Демидко Д. А. Виталитетная структура ненарушенных древостоев кедра сибирского в субальпийском подпорье и на верхней границе леса в Горном Алтае // Экология. 2006. № 5. С. 394–397.

Дыренков С. А. Возрастная структура и строение древостоев некоторых типов еловых лесов бассейна р. Вычегды // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск: Красноярское книжное издательство, 1967. С. 73–80.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 247 с.

Ипатов В. С., Голубицкая И. Н. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 1987. № 17, вып. 3. С. 38–45.

Казанская Н. С., Соболева Т. К., Тишков А. А. Естественное возобновление ели в еловых лесах Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Наука, 1979. С. 158–175.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.

Катютин П. Н., Горшков В. В. Внутриволепопуляционная дифференциация *Picea obovata* Ledeb. по радиальному приросту // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ, 2009. С. 185–196.

Коротков В. Н., Морозов А. С., Ярошенко А. Ю. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклимаксовых таежных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О. В. Смирновой. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 330–346.

Корчагин А. А. Влияние пожаров на растительность и восстановление ее после пожара на Европейском Севере // Тр. БИН. Серия III. 1954. Вып. 9. С. 75–149.

Листов А. А. Боры-беломошники. М.: Наука, 1986. 182 с.

Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гос. лесотехн. изд., 1948. 126 с.

Молчанов А. А. Влияние пожаров на древостой // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 314–335.

Переверзев В. Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.

Пугачевский А. В. Ценопопуляции ели. Структура, динамика, факторы регуляции. Минск: Наука и техника, 1992. 206 с.

Работнов Т. А. О ценоотических популяциях растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях // Бот. журн. 1995. № 7. С. 67–72.

Рубцов М. В., Дерюгин А. А., Никитин А. П. Возрастная структура популяций ели под пологом березняков южной тайги // Лесоведение. 2000. № 4. С. 28–34.

Рысин Л. П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970. С. 7–53.

Санников С. Н. Естественное возобновление в сосняках северной тайги Зауралья // Тр. комиссии по охране природы Ур. фил. АН СССР. 1964. Вып. 1. С. 117–129.

Смирнова О. В., Торопова Н. А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128, № 2. С. 129–144.

Ставрова Н. И. Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского Севера России // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. С. 397–407.

Ставрова Н. И. Структура популяций основных лесообразующих видов на Европейском Севере России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2012. 39 с.

Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. Динамика распределения особей в популяциях ели сибирской и березы пушистой по величине диаметра ствола в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Лесоведение. 2010а. № 3. С. 21–31.

Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Ботанический журнал. 2010б. Т. 95, № 11. С. 1550–1566.

Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // Раст. ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 1. С. 16–34.

Сукачев В. Н. Динамика лесных биогеоценозов. Основы лесной биогеоценологии / Ред. В. Н. Сукачев и Н. В. Дылис. М.: Наука, 1964. С. 458–480.

Торлопова Н. В., Ильчуков С. В. Сосновые леса Европейского Северо-Востока: структура, состояние, флористический комплекс. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 191 с.

Ярмишко В. Т., Горшков В. В., Ставрова Н. И. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности // Раст. ресурсы. Т. 39, вып. 4. 2003. С. 1–19.

Ågren J., Isaksson L., Zackrisson O. Natural age and size structure of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* on a mire in the inland part of northern Sweden // Holarctic ecology. 1983. Vol. 6. P. 228–237.

Doležal J., Šrutek M., Hara T. et al. Neighborhood interactions influencing tree population dynamics in non-pyrogenous boreal forest in northern Finland // Plant Ecol. 2006. Vol. 185. P. 135–150.

Grenfell R., Aakala T., Kuuluvainen T. Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe // Silva Fennica. 2011. Vol. 45 (5). P. 1093–1110.

Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests // J. of Veg. Sci. 1995. Vol. 6. P. 291–298.

Juntunen V., Neuvonen S. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland // Silva Fennica. 2006. Vol. 40 (3). P. 443–458.

Koolström T., Kellomäki S. Tree survival in wildfires // Silva Fennica. 1993. Vol. 27. P. 277–281.

Kuuluvainen T., Juntunen P. Properties and importance of tree regeneration microhabitats in a small windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* dominated forest // J. Veg. Sci. 1998. Vol. 9. P. 551–562.

Kuuluvainen T., Mäki T., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia // Sylva Fennica. 2002. Vol. 36 (1). P. 169–184.

Kuuluvainen T., Wallenius T. H., Kauhanen H. et al. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe // Forest Ecology and Management. 2014. Vol. 320. P. 96–103.

Leemans R. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* L. Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden // Vegetatio. 1991. Vol. 93. P. 157–165.

Linder P., Elfving B., Zackrisson O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden // Forest Ecol. and Manag. 1997. Vol. 98. P. 17–33.

Steijlen I., Zackrisson O. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 839–848.

Steijlen I., Nilsson M.-Ch., Zackrisson O. Seed regeneration of Scots pine in boreal forests stands dominated by lichen and feather moss // Can. J. For. Res. 1995. Vol. 25. P. 713–723.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // Acta Forest. Fennica. 1955. Vol. 62. P. 1–363.

Wallenius T. H., Pitkänen A., Kuuluvainen T. et al. Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape // Can. J. For. Res. 2005. Vol. 35. P. 1540–1552.

Wang X.-R., Chhatre V. E., Nilsson M.-Ch. et al. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden // Intern. J. of Plant Sci. 2003. Vol. 164, no. 5. P. 711–717.

Поступила в редакцию 19.05.2015

References

- Alekseev V. A. Nekotorye voprosy diagnostiki i klassifikatsii povrezhdennykh zagryazneniem lesnykh ekosistem [Some problems in diagnosis and classification of forest ecosystems damaged by pollution]. *Lesnye ekosistemy i atmosfernoe zagryaznenie* [Forest ecosystems and air pollution]. Leningrad: Nauka, 1990. P. 38–54.
- Bebiya S. M. Differentiatsiya derev'ev v lesu, ikh klassifikatsiya i opredelenie zhiznennogo sostoyaniya drevostoev [Differentiation of trees in the forest, their classification and definition of vital state of forest stands]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2000. No. 4. P. 35–43.
- Demidko D. A. Vitalitnaya struktura nenarushennykh drevostoev kedra sibirskogo v subal'piiskom podpoyase i na verkhnei granitse lesa v gornom Altai [Vitality structure of undisturbed stands of Siberian cedar in the subalpine belt and at the timberline in the mountain Altai]. *Ekologiya* [Ecology]. 2006. No. 5. P. 394–397.
- Dyrenkov S. A. Vozrastnaya struktura i stroenie drevostoev nekotorykh tipov elovykh lesov basseina r. Vychehgy [Age structure and formation of certain spruce forest stands in the Vychehda River basin]. *Raznovozrastnye lesa Sibiri, Dal'nego Vostoka i Urala* [The uneven-aged forests in Siberia, Far East and Urals]. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1967. P. 73–80.
- Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov [Structure and dynamics of boreal spruce forests]. Leningrad: Nauka, 1984. 174 p.
- Gorshkov V. V., Stavrova N. I., Bakkal I. Yu. Dinamika vosstanovleniya lesnoi podstilki v boreal'nykh sosnovykh lesakh posle pozharov [Dynamics of the forest litter restoration in boreal pine forests after fires]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2005. No. 3. P. 37–45.
- Gorshkov V. V., Bakkal I. Yu. Nizhnie yarusy khvoinykh lesov [The lower layers of coniferous forests]. *Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-Zapada Rossii* [Dynamics of forest communities in North-West Russia]. St. Petersburg: VVM, 2009. P. 197–227.
- Gorshkov V. V., Stavrova N. I., Katyutin P. N. Tipy razmernoi i vitalitetnoi struktury tsenopopulyatsii *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v usloviyakh severnoi taigi (Kol'skii p-ov) [Types of size and vitality structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations under condition of northern taiga (Kola Peninsula)]. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2013. Iss. 4. P. 512–531.
- Gromtsev A. N. Landshaftnaya ekologiya taezhnykh lesov: teoreticheskie i prikladnye aspekty [Landscape ecology of taiga forest: theoretical and applied aspects]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2000. 160 p.
- Ipatov V. S., Golubitskaya I. N. Vliyanie napochvennogo pokrova na vozobnovlenie sosny v zelenomoshnolishainikovykh sosnyakakh [Effect of ground cover on Scots pine regeneration in lichen and green moss pine forests]. *Vestnik LGU* [Vestnik LSU]. 1987. No. 17, iss. 3. P. 38–45.
- Kazanskaya N. S., Soboleva T. K., Tishkov A. A. Estestvennoe vozobnovlenie eli v elovykh lesakh Valdaya [Natural spruce reforestation in spruce forests of Valdai]. Organizatsiya ekosistem el'nikov yuzhnoi taigi [Organization of spruce ecosystems in the southern taiga]. Moscow: Nauka, 1979. P. 158–175.
- Kazimirov N. I. El'niki Karelii [Spruce forests of Karelia]. Leningrad: Nauka, 1971. 140 p.
- Katyutin P. N., Gorshkov V. V. Vnutripopulyatsionnaya differentsiatsiya *Picea obovata* Ledeb. po radial'nomu prirostu [Intrapopulation differentiation of *Picea obovata* Ledeb. in radial growth]. *Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-Zapada Rossii* [Dynamics of forest communities in North-West Russia]. St. Petersburg: VVM, 2009. P. 185–196.
- Korotkov V. N., Morozov A. S., Yaroshenko A. Yu. Mozaichnaya organizatsiya i spontannaya dinamika kvaziklimaksovykh taezhnykh lesov [Mosaic organization and spontaneous dynamics of quasiclimax boreal forests]. *Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [The East-European forests: history in the Holocene and present state]. Ed. O. V. Smirnova. Kn. 2. Moscow: Nauka, 2004. P. 330–346.
- Korchagin A. A. Vliyanie pozharov na rastitel'nost' i vosstanovlenie ee posle pozhara na evropeiskom Severe [Fire impact on forest vegetation and its restoration after fires in the European North]. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR* [Proc. of Botanical Inst. of the USSR Acad. Sci.]. Seriya III. 1954. Iss. 9. P. 75–149.
- Listov A. A. Bory-belomoshniki [Scots pine forests of lichen site type]. Moscow: Nauka, 1986. 182 p.
- Melekhov I. S. Vliyanie pozharov na les [The impact of fires on forest]. Moscow; Leningrad: Gosudarstvennoe lesotekhnicheskoe izdatel'stvo, 1948. 126 p.
- Molchanov A. A. Vliyanie pozharov na drevostoi [The impact of fire on forest stand]. *Trudy Instituta lesa AN SSSR* [Proc. of Forest Inst. of the USSR Acad. Sci.]. 1954. Vol. 16. P. 314–335.
- Pereverzev V. N. Lesnye pochvy Kol'skogo poluostrova [Forest soils of the Kola Peninsula]. Moscow: Nauka, 2004. 232 p.
- Pugachevskii A. V. Tsenopopulyatsii eli. Struktura, dinamika, faktory regulyatsii [The spruce coenopopulations. Structure, dynamics and factors of regulation]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1992. 206 p.
- Rabotnov T. A. O tsenoticheskikh populyatsiyakh rastenii, vkhodyashchikh v sostav fitotsenozov, smenyushchikh drug druga pri suksessiyakh [On plant cenotic populations included in the phytocenoses interchangeable during successions]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal]. 1995. No. 7. P. 67–72.
- Rubtsov M. V., Deryugin A. A., Nikitin A. P. Vozrastnaya struktura populyatsii eli pod pologom bereznyakov yuzhnoi taigi [Age structure of spruce populations under the canopy of birch forests in southern taiga]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2000. No. 4. P. 28–34.
- Rysin L. P. Vliyanie lesnoi rastitel'nosti na estestvennoe vozobnovlenie drevesnykh porod pod pologom lesa [Effect of forest vegetation on the natural regeneration of tree species under the forest canopy]. *Estestvennoe vozobnovlenie drevesnykh porod i kolichestvennyi analiz ego rosta* [Natural reforestation of wood species and quantitative analysis of growth]. Moscow: Nauka, 1970. P. 7–53.

Sannikov S. N. Estestvennoe vozobnovlenie v sosnyakakh severnoi taigi Zaural'ya [Natural regeneration in northern taiga Scots pine forests of Zauralye]. *Trudy komissii po okhrane prirody Ural'skogo filiala AN SSSR [Transactions of the Commission on nature conservation of the Ural branch of the USSR Acad. Sci.]*. 1964. Iss. 1. P. 117–129.

Smirnova O. V., Toropova N. A. Suktsessiya i klimaks kak ekosistemnyi protsess [Succession and climax as ecosystem process]. *Uspekhi sovremennoi biologii [Advances in Current Biology]*. 2008. Vol. 128, no. 2. P. 129–144.

Stavrova N. I. Struktura populyatsii drevesnykh rastenii na raznykh stadiyakh vosstanovitel'nykh suksessii v lesakh Evropeiskogo severa Rossii [The structure of woody plant populations at various stages of restoration succession in the forests of the European North of Russia]. Aktual'nye problemy geobotaniki: III Vserossiiskaya shkola-konferentsiya. Lektsii [Actual problems of geobotany: the 3rd All-Russian school-conference. Lectures]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2007. P. 397–407.

Stavrova N. I. Struktura populyatsii osnovnykh lesoobrazuyushchikh vidov na Evropeiskom severe Rossii [The structure of populations of the main forest-forming species in the European North of Russia.]: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [PhD Diss. (Biol.)]. St. Petersburg, 2012. 39 p.

Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. Dinamika raspredeleniya osobei v populyatsiyakh eli sibirskoi i berezy pushistoi po velichine diametra stvola v protsesse poslepozharnykh suksessii severotaezhnykh elovykh lesov [Dynamics of trunk diameter distribution in Siberian spruce and birch populations in the process of post-fire succession of northern taiga spruce forests]. *Lesovedenie [Forestry]*. 2010a. No. 3. P. 21–31.

Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. Dinamika vitalitetnoi struktury tsenopopulyatsii *Picea obovata* Ledeb. i *Betula pubescens* Ehrh. v protsesse poslepozharnykh suksessii severotaezhnykh elovykh lesov [Vitality structure dynamics of *Picea obovata* Ledeb. and *Betula pubescens* Ehrh. populations in the process of post-fire succession of northern taiga spruce forests]. *Botanicheskii zhurnal [Botanical Journal]*. 2010b. Vol. 95, no. 11. P. 1550–1566.

Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. Vozrastnaya i prostranstvennaya struktura tsenopopulyatsii *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v usloviyakh severnoi taigi (Kol'skii p-ov) [Age and spatial structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) co-populations under the conditions of northern taiga (Kola Peninsula)]. *Rastitel'nye resursy [Plant resources]*. 2012. Vol. 48, iss. 1. P. 16–34.

Sukachev V. N. Dinamika lesnykh biogeotsenozov. Osnovy lesnoi biogeotsenologii [Dynamics of forest ecosystems. Fundamentals of forest biogeocenology]. Eds. V. N. Sukacheva, N. V. Dylisa. Moscow: Nauka, 1964. P. 458–480.

Torlopova N. V., Il'chukov S. V. Sosnovye lesa Evropeiskogo Severo-Vostoka: struktura, sostoyanie, floristicheskii kompleks [Pine forests of the European North-East: structure, vitality, floristic complex.]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 191 p.

Volkov A. D. Stroenie el'nikov yuzhnoi chasti Karel'skoi ASSR [Structure of spruce forests of the southern part of the Karelian ASSR]. Sbornik

nauchno-issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaistvu [Collected research papers on forestry]. Leningrad, 1967. Iss. 11. P. 63–88.

Volkov A. D. Bioekologicheskie osnovy ekspluatatsii el'nikov severo-zapada taezhnoi zony Rossii [Bioecological fundamentals of spruce forest management in the north-western part of the Russian taiga]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2003. 250 p.

Yarmishko V. T., Gorshkov V. V., Stavrova N. I. Vitalitetnaya struktura *Pinus sylvestris* L. v lesnykh sobshchestvakh s raznoi stepen'yu i tipom antropogennoi narushennosti [Vitality structure of *Pinus sylvestris* L. in forest communities with different degrees and types of anthropogenic disturbance]. *Rastitel'nye resursy [Plant resources]*. Vol. 39, iss. 4. 2003. P. 1–19.

Zyabchenko S. S. Sosnovye lesa Evropeiskogo Severa [Scots pine forests of the European North]. Leningrad: Nauka, 1984. 247 p.

Ågren J., Isaksson L., Zackrisson O. Natural age and size of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* on a mire in the inland part of northern Sweden. *Holarctic ecology*. 1983. Vol. 6. P. 228–237.

Doležal J., Šrutek M., Hara T., Sumida A., Penttilä T. Neighborhood interactions influencing tree population dynamics in nonpyrogenous boreal forest in northern Finland. *Plant Ecol*. 2006. Vol. 185. P. 135–150.

Grenfell R., Aakala T., Kuuluvainen T. Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe. *Silva Fennica*. 2011. 45 (5). P. 1093–1110.

Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests. *J. of Veg. Sci*. 1995. Vol. 6. P. 291–298.

Juntunen V., Neuvonen S. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40 (3). P. 443–458.

Koolström T., Kellomäki S. Tree survival in wildfires. *Silva Fennica*. 1993. Vol. 27. P. 277–281.

Kuuluvainen T., Juntunen P. Properties and importance of tree regeneration microhabitats in a small windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* dominated forest. *J. Veg. Sci*. 1998. Vol. 9. P. 551–562.

Kuuluvainen T., Mäki T., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*. 2002. Vol. 36 (1). P. 169–184.

Kuuluvainen T., Wallenius T. H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., Ogibin B. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe. *Forest Ecology and Management*. 2014. Vol. 320. P. 96–103.

Leemans R. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* L. Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*. 1991. Vol. 93. P. 157–165.

Linder P., Elfving B., Zackrisson O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecol. and Manag.* 1997. Vol. 98. P. 17–33.

Steijlen I., Zackrisson O. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand. *Can. J. Bot.* 1987. Vol. 65. P. 839–848.

Steijlen I., Nilsson M.-Ch., Zackrisson O. Seed regeneration of Scots pine in boreal forests stands dominated by lichen and feather moss. *Can. J. For. Res.* 1995. Vol. 25. P. 713–723.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta Forest. Fennica.* 1955. Vol. 62. P. 1–363.

Wallenius T. H., Pitkänen A., Kuuluvainen T., Penanen J., Karttunen H. Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape. *Can. J. For. Res.* 2005. Vol. 35. P. 1540–1552.

Wang X.-R., Chhatre V. E., Nilsson M.-Ch., Song W., Zackrisson O., Szmidt A. E. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden. *Intern. J. of Plant Sci.* 2003. Vol. 164, no. 5. P. 711–717.

Received May 19, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ставрова Наталья Игоревна

ведущий научный сотрудник лаб. экологии растительных сообществ, д. б. н.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: nstavrova@gmail.com
тел.: (812) 4920283

Горшков Вадим Викторович

ведущий научный сотрудник лаб. экологии растительных сообществ, д. б. н.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: vadim-v-gorshkov@yandex.ru

Катютин Павел Николаевич

научный сотрудник лаб. экологии растительных сообществ, к. б. н.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: paurussia@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Stavrova, Natalia

Komarov Botanical Institute,
Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: nstavrova@gmail.com
tel.: (812) 4920283

Gorshkov, Vadim

Komarov Botanical Institute,
Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: vadim-v-gorshkov@yandex.ru

Katyutin, Pavel

Komarov Botanical Institute,
Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: paurussia@yandex.ru