

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

### ХАРАКТЕРИСТИКИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *BETULA PUBESCENS* (BETULACEAE) В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ

© 2022 г. Н. И. Ставрова<sup>1, \*</sup>, В. В. Горшков<sup>1, 2</sup>, П. Н. Катютин<sup>1, 3</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,  
Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: nstavrova@gmail.com

Поступила в редакцию 05.07.2022 г.

После доработки 10.08.2022 г.

Принята к публикации 07.10.2022 г.

Изучена структура пространственных элементов (простых и сложных индивидов, клональных колоний) ценопопуляций березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах, находящихся на разных стадиях послепожарной сукцессии (давность пожара от 8 до 380 лет). Установлено, что в процессе сукцессии в составе ценопопуляций березы пушистой существенно изменяется соотношение элементов, образованных единичными особями и разным числом партикул; компонентное разнообразие элементов (наличие в их составе деревьев, крупного и мелкого подроста); доля участия каждого из компонентов. Выявлены особенности структуры ценопопуляций березы пушистой, характерные для разных стадий послепожарного восстановления северотаежных сосново-еловых лесов. Охарактеризованы сукцессионные процессы в северотаежных сосново-еловых лесах, которые могут являться факторами структурных трансформаций ценопопуляций исследованного вида.

**Ключевые слова:** *Betula pubescens*, ценопопуляции, структура, сукцессионная динамика, сосново-еловые леса, Кольский полуостров

**DOI:** 10.31857/S0033994622040100

Анализ работ, исследующих характер пространственного размещения древесных растений [1–18], показывает, что выявление закономерностей формирования пространственной структуры ценопопуляций лесобразующих видов на протяжении многих лет остается одной из актуальных проблем фитоценологии.

Наиболее сложная пространственная структура характерна для видов, имеющих не только семенное, но и вегетативное возобновление. В этих случаях в качестве пространственных элементов ценопопуляций выступают не только простые индивиды – отдельные особи семенного происхождения, но и сложные индивиды и клональные колонии – группы из нескольких (многих) особей вегетативного происхождения [19–21]. Таким образом, каждый из этих элементов имеет не только индивидуальную пространственную позицию, но и различия в составе и структуре (размерной, возрастной, онтогенетической и т.д.). Именно таким характером структуры ценопопуляций отличается *Betula pubescens* Ehrh., произрастающая в редкостойных лесах северной тайги.

Согласно данным Федерального Агентства Лесного Хозяйства России, в разных районах на севере Европейской части России мелколиственные леса, формирующиеся на территориях с нарушенным в результате рубок и пожаров лесным покровом, составляют от 20 до 50% лесопокрывной площади [22]. Их основными лесобразующими видами являются береза пушистая и береза повислая (*Betula pendula* Roth). Березовые леса в таежной зоне Европейской России характерны для начальных стадий восстановительных сукцессий темнохвойных лесов после катастрофических нарушений – сплошных рубок, пожаров, ветровалов. В средней и южной тайге они с течением времени при отсутствии нарушений сменяются еловыми или пихтово-еловыми лесами с единичным участием мелколиственных видов в составе древостоя. Береза пушистая и береза повислая выступают здесь как серийные виды. В редкостойных лесных сообществах северной тайги ценотическая роль березы пушистой является совершенно иной. Этот вид выступает как серийный лесобразующий в первые 100 лет после пожара, затем на средних стадиях сукцессии в



**Рис. 1.** Расположение района исследований на территории Кольского полуострова.  
**Fig. 1.** Location of the study area on the Kola Peninsula.

период максимума развития первого послепожарного темнохвойного древостоя его роль резко снижается, а на поздних стадиях восстановления в результате развития процессов оконной динамики вновь существенно возрастает. При давности пожара 350–500 лет доля участия березы пушистой в составе северотаежных еловых и сосново-еловых лесов по числу стволов составляет до 40%, по запасу – 20–40% [23, 24]. Несмотря на биологическое и ресурсное значение разных видов р. *Betula* в современном, существенно нарушенном лесном покрове России, сведения о структурных особенностях и сукцессионной динамике их ценопопуляций остаются весьма ограниченными [17, 25–27].

Цель настоящего исследования состояла в анализе структуры пространственных элементов ценопопуляций *Betula pubescens* на разных этапах восстановительных послепожарных сукцессий северотаежных сосново-еловых лесов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Структура ценопопуляций березы пушистой изучалась на территории Кольского полуострова (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) (рис. 1) в северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах, в которых основными лесообразующими видами выступают *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Betula pubescens*. Исследованы сообщества, находящиеся на разных стадиях послепожарной восстановительной сукцессии (давность пожара 8, 80, 150, 200 и 380 лет). В районе исследований сосново-еловые леса располагаются на ровных участках и в нижних частях пологих склонов моренных равнин, сложенных

четвертичными супесчаными и песчаными завалунными отложениями. В этих условиях под сосново-еловыми лесами формируются иллювиально-гумусовые подзолы, имеющие профиль О-Е-ВН-(BF)-С, мелкоподзолистые, иллювиально-многогумусовые, песчано-супесчаные, средне скелетные [28]. По классификации Всемирной справочной базы (WRB) они идентифицированы как Albic Carbic Podzols (Arenic) [29]. Иллювиально-гумусовые подзолы отличаются небольшой мощностью (до 60–70 см) и четкими морфологическими и химическими различиями генетических горизонтов. Профильная дифференциация обусловлена перераспределением химических элементов с образованием иллювиального горизонта, для которого характерно накопление оксалаторастворимых соединений Al и Fe, а также фульватного гумуса, содержание которого составляет 4–5% [30].

Древесный ярус (особи с диаметром ствола на высоте 1.3 м более 4 см) в ненарушенных сосново-еловых лесах сформирован тремя видами: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. Особенности эдификаторного яруса изученных сообществ (табл. 1) являются разреженность, низкие значения средней высоты и диаметра лесообразующих видов и общей относительной суммы площадей сечений (13–17 м<sup>2</sup>/га). В составе полога подрост выделялись два компонента: крупный подрост – особи с диаметром на высоте 1.3 м менее 4 см и мелкий подрост – особи высотой менее 1.3 м. В изученных лесах в составе полога подрост представлены те же виды, что и в древесном ярусе.

Основу травяно-кустарничкового яруса во всех изученных сообществах формируют *Vaccini-*

**Таблица 1.** Характеристики древостоев на исследованных пробных площадях  
**Table 1.** Forest stands data from the investigated simple plots

Пробная площадь Sample plot	Давность пожара, лет Time since last fire (years)	Вид Species	Сумма площадей сечений, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup> Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Густота, экз. га <sup>-1</sup> Density (ind. ha <sup>-1</sup> )	Средние Average		
					возраст, лет age (years)	диаметр на высоте 1.3 м. см DBH (cm)	высота, м tree height (m)
L4	8	P*	3.4	79	102	23.5	13.7
		S*	0.14	6	120	17.0	10.5
		B*	0.1	22	82	7.7	5.0
L7	80	P*	1.1	13	220	32.0	18.0
		P	11.3	587	76	15.6	13.3
		S	0.7	160	58	12.3	0.7
L8	150	B	5.5	1262	77	7.4	9.1
		P	16.4	387	106	23.2	16.2
		S	6.0	433	125	13.3	13.3
L5	200	B	3.6	307	—	12.2	10.7
		P*	3.05	20	252	44.1	17.1
		P	7.1	173	140	22.8	14.1
L3	380	S	4.1	333	135	12.5	13.7
		B	1.5	400	86	6.9	6.3
		P	4.7	66	306	30.1	16.8
		S	4.4	182	215	16.4	13.9
		B	3.3	352	156	11.1	9.7

Примечание: P – *Pinus sylvestris*, S – *Picea obovata*, B – *Betula pubescens*. \* – деревья допозарного происхождения; прочерк означает отсутствие данных.

Note: P – *Pinus sylvestris*, S – *Picea obovata*, B – *Betula pubescens*. \* – individuals of pre-fire origin; dash means no data.

*um myrtilus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Nagerup.; общее покрытие яруса составляет от 30 до 40% с максимумом в интервале от 50 до 100 лет [24, 31]. Видовой состав и проективное покрытие напочвенного покрова в изученных сообществах определяются давностью нарушения. В мохово-лишайниковом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., участвуют виды р. *Dicranum* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. Проективное покрытие яруса составляет 70–90%.

Давность пожара в изученных лесах устанавливалась по кернам, которые отбирались у живых деревьев с пожарными повреждениями стволов в радиусе 50–100 м от пробной площади (не менее 5 особей). В сообществе с давностью пожара 380 лет продолжительность беспожарного периода была оценена на основе протяженности непрерывного возрастного ряда, составленного из особей двух лесообразующих видов хвойных [32].

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 семенного и вегетативного происхождения высотой более 0.1 м. Учет особей меньшего размера (в воз-

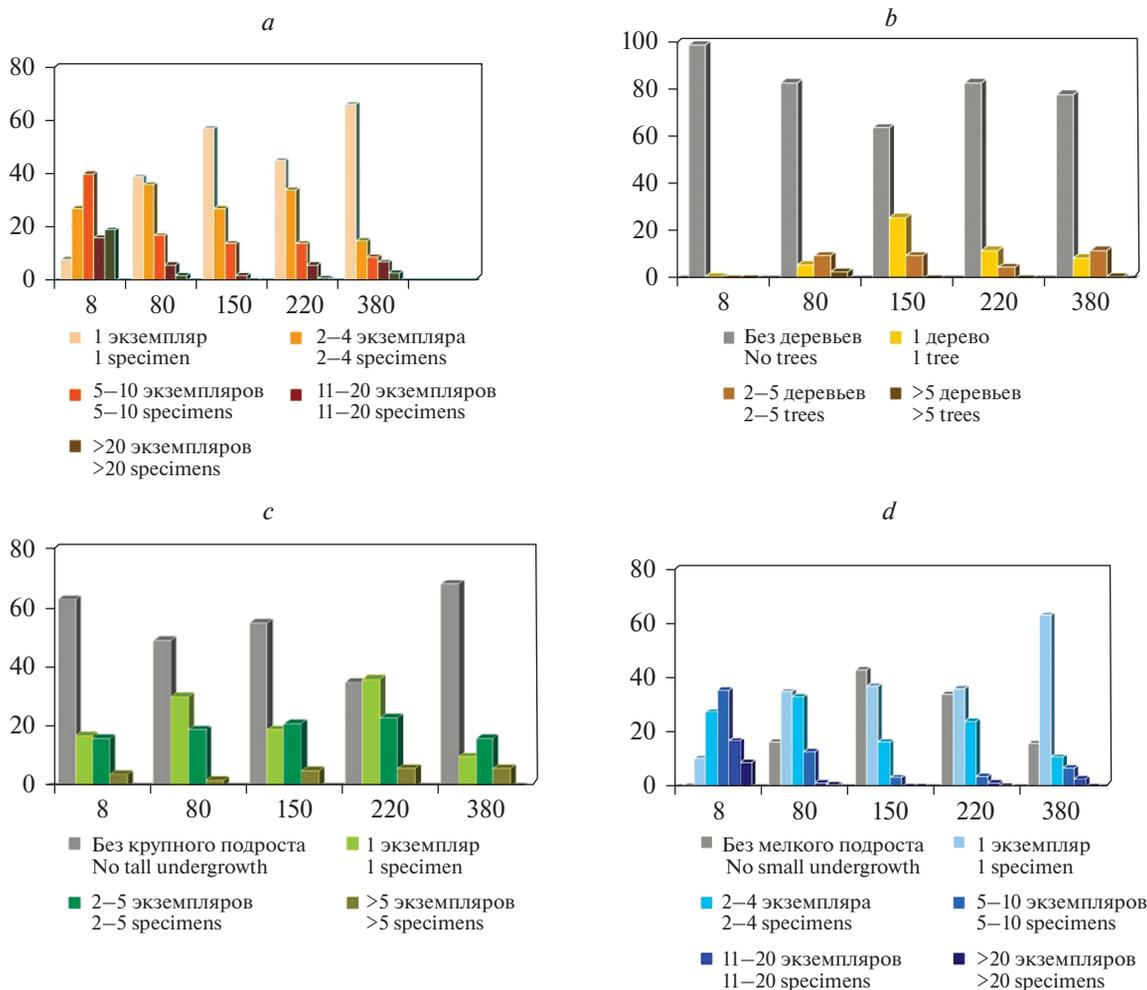
расте более 1 года) был выполнен на 40–100 площадках, размером 1 × 1 м, равномерно расположенных в пределах пробной площади. У всех особей определялись основные размерные параметры (диаметр на высоте 1.3 м и у основания ствола, высота) и пространственные координаты.

Анализировалась сукцессионная динамика элементов ценопопуляций березы пушистой (простых и сложных индивидов, клональных колоний) по общей численности особей и партикул, компонентному разнообразию (доле участия деревьев, крупного и мелкого подроста), представленности каждого из компонентов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Начальная стадия сукцессии – заселение гари древесными растениями (давность пожара 8 лет)*

В начале восстановительного периода пространственные элементы ценопопуляций березы пушистой отличаются относительно высокой средней численностью особей и парциальных образований в своем составе ( $9.0 \pm 0.7$  экз.) и широким диапазоном их числа (1–57 экземпляров). В этот период одночленные элементы (одиночные



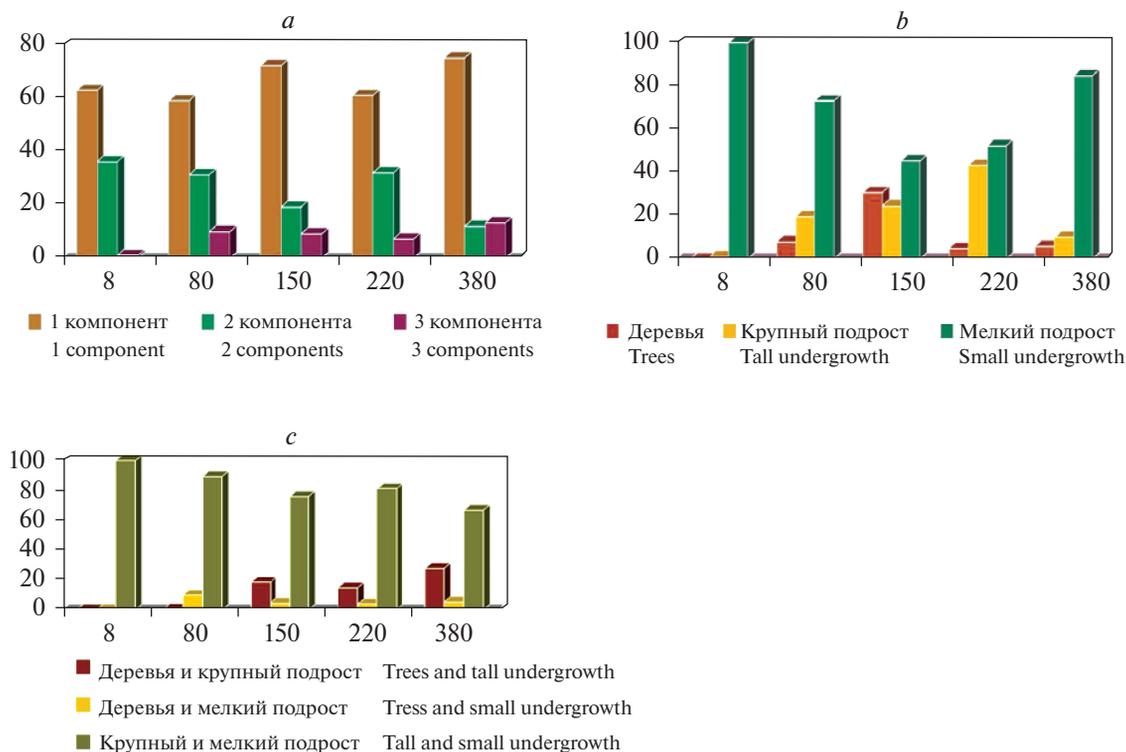
**Рис. 2.** Соотношение пространственных элементов, сформированных разным числом особей и партикул (a), имеющих в составе разное число деревьев (b), экзemplяров крупного (c) и мелкого (d) подроста.  
**Fig. 2.** The ratio of spatial elements formed by a different number of individuals and particles (a), having a different number of trees (b), specimens of large (c) and small (d) undergrowth.

деревья, одиночные особи крупного или мелко-го подроста) в составе ценопопуляции березы пушистой редки и составляют менее 10% (рис. 2a). Основная часть элементов (67%) состоит из 2–10 партикул. Примерно 20% приходится на крупные группы, включающие от 20 до 57 партикул.

Поскольку древостой и подрост березы пушистой практически полностью погибают во время пожаров средней и высокой интенсивности, на начальной стадии восстановления практически все (99%) пространственные элементы не имеют в своем составе деревьев (рис. 2b) и состоят только из подроста, возраст которого не превышает давности пожара. Крупный подрост представлен в составе примерно 40% пространственных элементов (рис. 2c), как правило, его количество ограничивается 1–5 экзemplярами, максимум составляет 13 экзemplяров. Мелкий подрост представлен практически во всех локусах (рис. 2d). Для ранней стадии сукцессии характерно наибо-

лее высокое среднее ( $8.1 \pm 0.6$  экз.) и максимальное (45 экз.) количество мелкого подроста в составе пространственных элементов ценопопуляций пушистой. В большинстве случаев они включают от 2 до 10 экзemplяров мелкого подроста, но примерно 25% пространственных элементов состоят из более чем 10 партикул.

Анализ компонентной структуры пространственных элементов ценопопуляций березы показал, что в начале сукцессии преобладают (64%) однокомпонентные элементы (рис. 3a), состоящие только из мелкого подроста (рис. 3b). Доля двухкомпонентных элементов примерно в 2 раза меньше, они образованы крупным и мелким подростом. Единично встречаются однокомпонентные элементы, состоящие из особей крупного подроста или трехкомпонентные элементы, включающие деревья допожарного происхождения, крупный и мелкий подрост.



**Рис. 3.** Компонентное разнообразие пространственных элементов (a) и состав 1-компонентных (b) и 2-компонентных (c) элементов.

**Fig. 3.** Component diversity of spatial elements (a) and composition of 1-component (b) and 2-component (c) elements.

#### *Стадия хвойно-лиственного древостоя (давность пожара 80 лет)*

В течение первых десятилетий после пожара на гари формируется сначала послепожарный березовый, а через 50–70 лет – елово-березовый древостой, в котором на долю березы пушистой приходится около 60% по числу стволов и около 30% по запасу (табл. 1). Происходит последовательное нарастание напряженности внутри- и межпопуляционной конкуренции, что сказывается на выживаемости молодых поколений березы пушистой, в том числе мелкого и крупного подроста вегетативного происхождения в составе клональных колоний. Восстановление покрытия мохово-лишайникового яруса приводит к снижению активности семенного возобновления березы.

По сравнению с начальной стадией сукцессии существенно меняется соотношение пространственных элементов, образованных разным числом особей и партикул (рис. 2a). Доля элементов, состоящих из небольшого числа особей (1–4 экз.) возрастает в 2 раза (75%), а доля многочисленных клонов (более 10 партикул) снижается в 4 раза и составляет всего 8%. Существенно уменьшается среднее ( $4.0 \pm 0.3$  экз.) и максимальное (38 экз.) число партикул в составе пространственных элементов.

После формирования послепожарного березового древостоя появляются пространственные элементы, имеющие в своем составе не только подрост, но и взрослые деревья березы пушистой послепожарного происхождения, в основном в количестве от 1 до 5 экземпляров, суммарная доля таких элементов составляет около 15% (рис. 2b). Формируются многостольные клоны, включающие 5–7 стволов; их участие в этот период является максимальным за всю сукцессию. Однако продолжают существенно преобладать элементы, состоящие только из подроста. Примерно половина пространственных элементов отличается наличием в своем составе от 1 до 5 экземпляров крупного подроста (рис. 2c); максимальное число составляет 9 экземпляров. Мелкий подрост представлен примерно в 80% всех пространственных элементов. Существенное отличие от начальной стадии сукцессии состоит в том, что преобладающими (70%) становятся элементы с небольшим количеством (1–5 экземпляров) мелкого подроста в своем составе (рис. 2d). В соответствии с этим среднее ( $2.7 \pm 0.2$  экз.) и максимальное (28 экз.) число особей мелкого подроста в составе пространственных элементов ценопопуляций березы пушистой существенно снижаются.

В отношении компонентной структуры можно отметить лишь заметное повышение доли уча-

ствия 3-х компонентных пространственных элементов, включающих деревья, крупный и мелкий подрост, которая возрастает до 10% (рис. 3а). Преобладают по-прежнему 1-компонентные элементы (60%), среди которых примерно 30% составляют одиночные деревья и одиночные особи крупного подроста (рис. 3б). Двухкомпонентные элементы ценопопуляции березы состоят в 90% случаев из крупного и мелкого подроста (рис. 3с).

*Стадия лиственно-хвойного древостоя  
(150 лет после пожара)*

Этот период характеризуется началом возрастного распада послепожарного березового древостоя. Доля березы в составе древесного яруса снижается до 25–40% по числу и до 10–15% по запасу (табл. 1). Конкурентное воздействие елового древостоя на березу пушистую неуклонно возрастает. Происходит усыхание и выпадение из состава соснового древостоя отдельных старых деревьев допожарного происхождения, которые, как правило, присутствуют в составе древостоев сосново-еловых лесов (табл. 1), что создает условия для активизации семенного возобновления древесных растений на ветровальных комплексах.

В составе ценопопуляций березы пушистой начинают существенно преобладать моноклентные пространственные элементы, доля которых возрастает до 55% (рис. 2а). Представленность многочисленных клональных колоний сокращается до минимума (2%). Среднее и максимальное число особей и парциальных образований в составе пространственных элементов продолжают снижаться и составляют соответственно  $2.7 \pm 0.3$  экз. и 20 экз.

На рассматриваемой стадии отмечается наиболее высокая за весь период сукцессии (около 40%) доля элементов, имеющих в своем составе деревья – от 1 до 5 экземпляров, однако многочисленные клоны отсутствуют (рис. 2б). Доля элементов с участием крупного подроста по сравнению с предшествующей стадией существенно не изменяется (рис. 2с). В абсолютном большинстве случаев число особей крупного подроста не превышает 5 экземпляров, и в среднем составляет  $1.2 \pm 0.2$  экз. при максимуме 14 экз. Характерной особенностью этого периода является 2-кратное (до 45%) по сравнению с предшествующей стадией увеличение доли элементов, не имеющих в своем составе мелкого подроста (рис. 2д). Среднее число экземпляров мелкого подроста в составе пространственных элементов достоверно снижается (до  $1.0 \pm 0.1$  экз.). Отсутствуют клоны, имеющие в своем составе более 7 экз. мелкого подроста. Все это указывает на подавление активности вегетативного возобновления березы из-за конкуренции подроста с взрослыми особями, достигшими максимума развития.

При давности пожара 150 лет, как и на предшествующих стадиях сукцессии, в составе ценопопуляций березы преобладают 1-компонентные элементы (рис. 3а), состоящие либо из одиночных деревьев, либо из одиночных особей крупного или мелкого подроста. Однако их соотношение между собой существенно отличается от соотношения на других стадиях. Доля элементов, состоящих из одиночных деревьев, является наиболее высокой (30%) за весь период сукцессии (рис. 3б), напротив, доля элементов, состоящих из одиночных особей мелкого подроста, является наиболее низкой по сравнению с другими стадиями (45%). Эти особенности свидетельствуют о высоком уровне конкуренции в клонах и подавлении процессов семенного возобновления березы в связи с завершением формирования плотного, высокого, непроницаемого для семян мохового покрова и восстановлением толщины лесной подстилки [33]. Значительно реже, по сравнению с однокомпонентными, встречаются 2-компонентные элементы (рис. 3с), состоящие преимущественно из крупного и мелкого подроста (75%). Их доля составляет около 20%. Низкой (около 10%) является доля элементов, включающих все три основных компонента ценопопуляций – деревья, крупный и мелкий подрост.

*Стадия хвойного древостоя с участием  
березы пушистой (200 лет после пожара)*

К концу 2-го столетия после пожара завершается распад первого послепожарного березового древостоя, достигшего возрастного предела (максимальный зарегистрированный в районе исследований возраст березы составляет 240 лет). Его сменяет древостой, состоящий в основном из более молодых и малоразмерных деревьев, по сравнению с древостоем предшествующей стадии сукцессии (табл. 1): их диаметр и высота в 2 раза, а сумма площадей сечений – в 3 раза ниже, чем при давности пожара 150 лет. Березовый древостой испытывает в этот период наиболее сильное конкурентное воздействие первого послепожарного сосново-елового древостоя, который достигает максимума своего развития. В этот период с единичных деревьев начинается постепенный распад елового древостоя; продолжается выпадение из состава соснового древостоя отдельных старых деревьев допожарного происхождения (табл. 1). Количество ветровальных комплексов возрастает.

Соотношение в составе ценопопуляций березы пространственных элементов, сформированных разным числом особей и партикул, сходно с наблюдавшимся при давности пожара 150 лет (рис. 2а). Заметно (с 64 до 83%) возрастает доля элементов, в составе которых нет деревьев (рис. 2б), что на этой стадии является, прежде всего, следствием распада послепожарного древостоя березы.

В противоположность этому, доля пространственных элементов с участием крупного подроста возрастает в период от 150 до 200 лет после пожара с 45 до 65% (рис. 2с), что также, по-видимому, происходит из-за выпадения старых деревьев березы и снижения конкуренции внутри клональных колоний. В то же время среднее число экземпляров крупного подроста в составе пространственных элементов ( $1.5 \pm 0.1$  экз.) существенно не изменяется; максимальное число возрастает до 20 экземпляров. То же касается участия в составе пространственных элементов мелкого подроста березы (рис. 2д): при отсутствии достоверного изменения среднего числа экземпляров ( $1.5 \pm 0.2$  экз.), существенно (с 7 до 35 экз.) возрастает их максимальное количество. Кроме того, с 20 до 30% увеличивается доля элементов, включающих более 1 экземпляра мелкого подроста.

Компонентное разнообразие пространственных элементов несколько возрастает по сравнению с предшествующей стадией за счет небольшого увеличения (с 20 до 30%) доли 2- и 3-компонентных элементов (рис. 3а). Существенно меняется состав 1-компонентных элементов (рис. 3б): только 5% из них сформированы деревьями (при давности пожара 150 лет – 30%). При этом в 1.5 раза возрастает доля элементов, образованных крупным подростом (с 25 до 43%). Состав 2-компонентных пространственных элементов (рис. 3с) аналогичен наблюдаемому на предшествующей стадии: они в основном (80%) состоят из крупного и мелкого подроста. Наиболее низкой (4%) является доля элементов, включающих деревья и мелкий подрост.

*Стадия березово-сосново-елового древостоя  
(380 лет после пожара)*

Характерной особенностью поздних стадий сукцессии является развитие процессов оконной динамики, в результате которых формируются относительно разновозрастные древостои ели, сосны и березы. Периодическое выпадение из состава хвойного древостоя наиболее старых и наиболее ослабленных деревьев создает неоднородность ценоотической среды, является причиной локального ослабления межпопуляционной конкуренции. Благодаря этому береза пушистая восстанавливает свою роль в составе древостоя по числу особей и сумме площадей сечений (табл. 1). Формируется разновозрастный березовый древостой. Наличие многочисленных ветровальных комплексов создает условия для активного семенного возобновления березы. В связи с этим в составе ее ценопопуляции достигает максимума доля участия моночленных пространственных элементов (рис. 2а). Одновременно увеличивается до 10% доля крупных клональных колоний, включающих от 10 до 30 партикул.

Восстановление на поздней стадии сукцессии характерного для ненарушенных северотаежных темнохвойных лесов разновозрастного березового древостоя проявляет себя в 2.5-кратном по сравнению с предшествующей стадией увеличении доли многоствольных клонов, включающих от 2 до 7 стволов березы пушистой (рис. 2б). В то же время (по-видимому, из-за внутривидовой конкуренции) в 2 раза возрастает доля пространственных элементов, в которых отсутствует крупный подрост (рис. 2с). При этом среднее число экземпляров крупного подроста в составе элементов ценопопуляции достоверно не изменяется ( $1.2 \pm 0.2$  экз.). Существенно изменяется соотношение элементов с разным участием мелкого подроста березы пушистой (рис. 2д). Мелкий подрост входит в состав абсолютного большинства (85%) элементов. При этом начинают существенно преобладать (63%) элементы, в которых представлен только один экземпляр мелкого подроста. Если сопоставить эту величину с величиной доли участия в составе ценопопуляций березы моночленных элементов (66%), становится очевидным, что они сформированы почти исключительно одиночными особями мелкого подроста, которые имеют, безусловно, семенное происхождение и произрастают на ветровальных комплексах. Следует также отметить, что доля элементов, имеющих в своем составе 2–4 экземпляра мелкого подроста, снижается, а включающих более 5 экземпляров – напротив, возрастает. Можно предполагать, что повышение участия крупного и мелкого подроста в составе клональных колоний березы пушистой на поздних стадиях сукцессии обусловлено улучшением световых условий и условий минерального питания в крупных окнах, которые по мере их образования осваиваются в первую очередь более быстро растущей березой пушистой. Что касается компонентного разнообразия пространственных элементов ценопопуляций березы, то можно отметить закономерное увеличение доли однокомпонентных элементов, снижение доли 2-компонентных, но при этом некоторое повышение доли 3-компонентных (рис. 3а). Однокомпонентные элементы образованы в подавляющем большинстве случаев (85%) мелким подростом, что заметно отличает позднюю стадию сукцессии от двух предшествующих стадий (рис. 3б). При этом доля элементов, состоящих из крупного подроста, существенно (в 4 раза) снижается, а состоящих из деревьев – остается без изменения. В отношении состава 2-компонентных элементов следует отметить существенное повышение доли элементов, сформированных деревьями и крупным подростом и снижение доли элементов, состоящих только из подроста (рис. 3с).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное на территории Кольского полуострова в северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах, находящихся на разных стадиях послепожарного восстановления (давность пожара 8, 80, 155, 200 и 380 лет), свидетельствует о существенной перестройке структуры пространственных элементов ценопопуляций березы пушистой в процессе сукцессии. Для начальной стадии восстановления (8 лет после пожара) характерна максимальная доля (75%) многочисленных элементов (> 5 партикул при максимуме 57 партикул) и их наиболее низкое компонентное разнообразие: они образованы преимущественно мелким подростом. На средних стадиях сукцессии при давности пожара 150–200 лет в составе пространственных элементов ценопопуляций березы отмечается максимальное участие деревьев (35% всех элементов через 150 лет после пожара) и крупного подроста (65% всех элементов через 200 лет после пожара); наиболее высокая доля элементов, состоящих только из деревьев и крупного подроста (35–45%); преобладание одноствольных клонов над многоствольными. Поздняя стадия сукцессии (давность пожара 380 лет) отличается максимально высокой (65%) долей монотипных пространственных элементов, образованных особями мелкого подроста и преобладанием многоствольных элементов (крупных клональных колоний) над одноствольными.

Наблюдаемые структурные изменения являются закономерной реакцией ценопопуляции березы на изменение условий ценоотической среды. Основным фактором выступает разнонаправленное изменение напряженности внутри-

межпопуляционной конкуренции в процессе сукцессионной динамики сообществ. Напряженность конкуренции внутри ценопопуляций березы пушистой повышается в процессе формирования послепожарного березового древостоя, снижается в период его распада и формирования разновозрастного березового древостоя. Степень конкурентного воздействия хвойных на березу пушистую возрастает при их включении в состав древесного яруса; достигает максимума в период максимального развития хвойного древостоя (~150–200 лет после пожара), снижается в результате его постепенного возрастного распада и перехода к непрерывному процессу оконной динамики. При этом происходит локальное изменение условий минерального питания и освещенности; исчезают, а затем вновь формируются участки нарушенного напочвенного покрова, появляется крупный древесный детрит. Благодаря этому на разных этапах сукцессии складываются условия, либо благоприятствующие росту и развитию, вегетативному и семенному возобновлению березы, либо, напротив, подавляющие рост особей, препятствующие появлению молодых поколений.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания БИН РАН (тема № 121032500047-1).

Авторы выражают благодарность выпускникам Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета им. С.М. Кирова А.А. Субботиной и Е.А. Волковой (Тумаковой) за помощь в сборе и первичной обработке полевого материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ипатов В.С., Тархова Т.Н.* 1975. Количественный анализ ценоотических эффектов в размещении деревьев по территории. — Бот. журн. 60(9): 1237–1250. <http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=4228>
2. *Корчагин А.А.* 1976. Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника. Т. 5. Л. 319 с.
3. *Askew G.R.* 1983. Notes: Two methods for evaluating spatial pattern in naturally regenerated loblolly pine stands. — For. Sci. 29(3): 514–518. <https://doi.org/10.1093/forestscience/29.3.514>
4. *Маслов А.А.* 1990. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М. 160 с.
5. *Ястребов, А.Б., Познанская В.А.* 1993. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии. — Бот. журн. 78(4): 123–133. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19930404>
6. *Kuuluvainen T.* 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forest in Finland: a review. — Ann. Zool. Fennici. 31(1): 35–51. <http://www.sekj.org/PDF/anzf31/anz31-035-051.pdf>
7. *Kuuluvainen T., Juntunen P.* 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. — J. Veg. Sci. 9(4): 551–562. <https://doi.org/10.2307/3237271>

8. *Svensson J.S., Jeglum J.K.* 2001. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline. — *Forest Ecol. Manag.* 151(1–3): 67–79.  
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00697-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00697-6)
9. *Ильчуков С.В.* 2003. Динамика горизонтальной структуры производных лиственных насаждений. — *Изв. вузов. Лесн. журн.* 6: 29–34.  
<http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/2003/ЛЖЖ%206-2003.pdf>
10. *Lundqvist L., Nilson K.* 2007. Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway spruce forest in northern Sweden. — *Scand. J. For. Res.* 22(4): 304–309.  
<https://doi.org/10.1080/02827580701479717>
11. *Вайс А.А.* 2009. Горизонтальная структура древостоев Средней Сибири. — *Научный журн. КубГАУ.* 45(1): 194–208.  
<http://ej.kubagro.ru/2009/01/pdf/14.pdf>
12. *Тумакова Е.А., Горшков В.В., Ставрова Н.И.* 2015. Пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в северотаежных сосновых лесах Кольского полуострова. — *Растит. ресурсы.* 51(4): 520–541.  
<https://elibrary.ru/item.asp?id=24347085>
13. *Фардеева М.Б., Рогова Т.В.* 2012. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений. — *Растит. ресурсы.* 48(4): 597–613.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18238835>
14. *Liu Y., Li F., Jin G.* 2014. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest. — *J. Plant Interact.* 9(1): 745–753.  
<https://doi.org/10.1080/17429145.2014.925146>
15. *Секретенко О.П., Грабарник П.Я.* 2015. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей. — *Сибирский лесной журнал.* 3: 32–44.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23846741>
16. *Петренко Т.Я., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Ухваткина О.Н., Сибирина Л.А.* 2017. Формирование пространственной мозаики популяций *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге Российского Дальнего Востока. — *Растит. ресурсы.* 53(4): 480–495.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30514442>
17. *Жмеренецкий А.А., Омелько А.М., Ухваткина О.Н., Петренко Т.Я., Сибирина Л.А.* 2018. Онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляции *Betula costata* (Betulaceae) в ненарушенном кедрово-широколиственном сообществе на юге Российского Дальнего Востока. — *Растит. ресурсы.* 54(2): 260–279.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32792690>
18. *Жмеренецкий А.А., Омелько А.М., Ухваткина О.Н., Сибирина Л.А.* 2021. Структура популяционных мозаик и особенности развития *Acer mono* Maxim. и *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. в древостое кедрово-широколиственного леса Южного Сихотэ-Алиня. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology.* 6(1): 1–20.  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-1>
19. *Левин Г.Г.* 1961. Проблема индивидуальности у растений. — *Бот. журнал.* 46(3): 432–447.  
<http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19610303>
20. *Левин Г.Г.* 1964. Индивидуальность и жизненные циклы растений. — *Бот. журн.* 49(2): 272–280.  
<http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1886>
21. *Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В., Кутьина И.С., Лащинский Н.Н.* 1989. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. 102 с.
22. *Сведения о землях лесного фонда по состоянию на 01.07.2021.* Федеральное Агенство Лесного Хозяйства.  
<https://rosleshoz.gov.ru/opendata/7705598840-ForestFund>
23. *Динамика лесных сообществ Северо-Запада России.* 2009. СПб. 276 с.
24. *Stavrova, N.I., Gorshkov V.V., Katjutin, P.N., Bakkal I.J.* 2020. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession. — *Forests.* 11(5): 558.  
<https://doi.org/10.3390/f11050558>
25. *Горшков В.В., Катютин П.Н., Ставрова Н.И.* 2005. Структура популяций *Betula pubescens* (Betulaceae) в северотаежных лесных сообществах с различной давностью нарушения. — *Растит. ресурсы.* 41(2): 1–16.
26. *Уланова Н.Г., Жуковская О.В., Куксина Н.В., Демидова А.Н.* 2005. Структура и динамика популяции березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth) в наземноейниковых фитоценозах сплошных вырубок ельников в Костромской области. — *Бюлл. МОИП. Отд. Биол.* 110(5): 27–35.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9179265>
27. *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.* 2010. 3. С. 21–31.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13917398>
28. *Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с.

29. *Мировая* реферативная база почвенных ресурсов 2014: Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт – исправленная и дополненная версия 2015. 2017. Доклады о мировых почвенных ресурсах 106. ФАО. 216 с.  
<https://www.fao.org/publications/card/en/c/13794RU>
30. *Переверзев В.Н.* 2004. Лесные почвы Кольского полуострова. М. 232 с.
31. *Горшков В. В., Баккал И. Ю.* 2009. Нижние ярусы хвойных лесов. – Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. С. 197–227.
32. *Горшков В.В.* 2002. Принципы и методы анализа давности и периодичности пожаров. – Методы изучения лесных сообществ. СПб. С. 201–213.
33. *Ставрова Н.И., Калимова И.Б., Горшков В.В., Дроздова И.В., Алексеева-Попова Н.В., Баккал И.Ю.* 2019. Долговременные послепожарные изменения характеристик почв в темнохвойных лесах Европейского севера. – Почвоведение. 52(2): 246–256.  
<https://doi.org/10.1134/S0032180X19020138>

## Structural Characteristics of *Betula pubescens* (Betulaceae) in Northern Taiga Forests

N. I. Stavrova<sup>a, \*</sup>, V. V. Gorshkov<sup>a, b</sup>, P. N. Katyutin<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia

<sup>b</sup>Kirov St. Petersburg State Forest Engineering University, St. Petersburg, Russia

<sup>c</sup>St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

\*e-mail: [nstavrova@gmail.com](mailto:nstavrova@gmail.com)

**Abstract**—The structure of spatial elements (simple and complex individuals, clonal colonies) in white birch (*Betula pubescens* Ehrh.) cenopopulations in northern taiga dwarf shrub—green moss Scots pine—Siberian spruce forests at different stages of post-fire succession (time since last fire from 8 to 380 years) was studied. It has been established that the composition of white birch cenopopulations, the ratio of elements formed by single individuals and different numbers of particles, component diversity of elements – the presence in their composition of different components of coenopopulations (trees, tall and small undergrowth), and proportion of each of the components, change significantly under succession. The features of the white birch spatial components structure, characteristics of the early, initial, middle and late stages of post-fire restoration of the northern taiga Scots pine—Siberian spruce forests were revealed. The successional processes in the northern taiga Scots pine—Siberian spruce forests, which may be factors of the structural transformations of *B. pubescens* cenopopulations, were characterized.

**Keywords:** *Betula pubescens*, cenopopulations, structure, successional dynamics, Scots pine—Siberian spruce forests, Kola Peninsula

### ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the State Assignment of the BIN RAS (no. 121032500047-1).

The authors express their gratitude to A.A. Subbotina and E.A. Volkova (Tumakova), the graduates of the Kirov St. Petersburg State Forestry Engineering University, for their help in collecting and primary processing of the field material.

### REFERENCES

1. *Ipatov V.S., Tarkhova T.N.* 1975. Quantitative analysis of the coenotic effect in trees' distribution on the territory. – Botanicheskii Zhurnal. 60(9): 1237–1250.  
<http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=4228> (In Russian).
2. *Korchagin A.A.* 1976. [Field geobotany. Structure of plant communities]. V. 5. Leningrad. 319 p. (In Russian).
3. *Askew G.R.* 1983. Notes: Two methods for evaluating spatial pattern in naturally regenerated loblolly pine stands. – For. Sci. 29(3): 514–518.  
<https://doi.org/10.1093/forestscience/29.3.514>
4. *Maslov A.A.* 1990. [Quantitative analysis of the horizontal structure of forest communities]. Moscow. 160 p. (In Russian).
5. *Yastrebov A.B., Poznanskaya V.A.* 1993. The analysis of the impact of the tree stand on the regrowth in pine forests of Karelia. – Botanicheskii Zhurnal. 78(4): 123–133.  
<http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19930404> (In Russian).

6. *Kuuluvainen T.* 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forest in Finland: a review. — *Ann. Zool. Fennici*. 31(1): 35–51.  
<http://www.sekj.org/PDF/anzf31/anz31-035-051.pdf>
7. *Kuuluvainen T., Juntunen P.* 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. — *J. Veg. Sci.* 9(4): 551–562.  
<https://doi.org/10.2307/3237271>
8. *Svensson J.S., Jeglum J.K.* 2001. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline. — *Forest Ecol. Manag.* 151(1–3): 67–79.  
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00697-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00697-6)
9. *Ilchukov S.V.* 2003. Dynamics of horizontal structure of secondary deciduous stands. — *Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*. 6: 29–34.  
<http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/2003/ЛЖ%206-2003.pdf> (In Russian).
10. *Lundqvist L., Nilson K.* 2007. Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway spruce forest in northern Sweden. — *Scand. J. For. Res.* 22(4): 304–309.  
<https://doi.org/10.1080/02827580701479717>
11. *Vays A.A.* 2009. Horizontal structure of stand of trees in Mid-Siberia. — *Scientific journal of KubSAU*. 45(1): 194–208.  
<http://ej.kubagro.ru/2009/01/pdf/14.pdf> (In Russian)
12. *Tumakova E.A., Gorshkov V.V., Stavrova N.I.* 2015. Spatial structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in the northern taiga Scots pine forests of Kola Peninsula. — *Rastitelnye resursy*. 51(4): 520–541.  
<https://elibrary.ru/item.asp?id=24347085> (In Russian)
13. *Fardeeva M.B., Rogova T.V.* 2012. Methods of investigation in spatial and age structure of plant populations. — *Rastitelnye resursy*. 48(4): 597–613.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18238835> (In Russian)
14. *Liu Y., Li F., Jin G.* 2014. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest. — *J. Plant Interact.* 9(1): 745–753.  
<https://doi.org/10.1080/17429145.2014.925146>
15. *Secretenko O.P., Grabarnik P.Ya.* 2015. Analysis of tree stand horizontal structure using random point field methods. — *Siberian J. Forest Science*. 3: 32–44. (In Russian).  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23846741>
16. *Petrenko T.Ya., Omelko A.M., Zhmerenetsky A.A., Ukhvatkina O.N., Sibirina L.A.* 2017. Formation of a spatial mosaic of *Abies nephrolepis* (Pinaceae) populations in Korean pine-broadleaved forests in the south of Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(4): 480–495. (In Russian).  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30514442>
17. *Zhmerenetsky A.A., Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Petrenko T.Ya., Sibirina L.A.* 2018. Ontogenetic and spatial distribution of *Betula costata* (Betulaceae) cenotic population in undisturbed Korean pine-broadleaved forest at the south of the Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 54(2): 260–279. (In Russian).  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32792690>
18. *Zhmerenetsky A.A., Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Sibirina L.A.* 2021. Structure of population mosaics and features of development of *Acer mono* Maxim. and *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. in Korean pine-broadleaved forest in the South of the Russian Far East. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 6(1): 1–20. (In Russian).  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-1>
19. *Levin G.G.* 1961. [The problem of individuality in plants]. — *Botanicheskii Zhurnal*. 46(3): 432–447. (In Russian).  
<http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19610303>
20. *Levin G.G.* 1964. [The individuality and life cycles of plants]. — *Botanicheskii Zhurnal*. 49(2): 272–280.  
<http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1886> (In Russian).
21. *Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Poltinkina I.V., Kut'ina I.S., Lashchinsky N.N.* 1989. [Diagnoses and keys to the age conditions of forest plants. Trees and shrubs]. Moscow. 102 p. (In Russian).
22. *Information about the lands of the forest fund as of 07/01/2021.* Federal Forestry Agency.  
<https://rosleshoz.gov.ru/opendata/7705598840-ForestFund> (In Russian).
23. [Dynamics of forest communities in the North-West of Russia]. 2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russian).
24. *Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Bakkal I.J.* 2020. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession. — *Forests*. 11(5): 558.  
<https://doi.org/10.3390/f11050558>
25. *Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Stavrova N.I.* 2005. [Population structure of *Betula pubescens* (Betulaceae) in the northern taiga forest communities of different post-disturbance age]. — *Rastitelnye resursy*. 41(2): 1–16. (In Russian).
26. *Ulanova N.G., Zhukovskaya O.V., Kuksina N.V., Demidova A.N.* 2005. Structure and dynamics of silver birch (*Betula pendula* Roth) in calamagrostis epigeios communities of spruce clear-cuts in Kostroma region. — *Bull. Moscow Soc. Nat. Biol. Ser.* 110(5): 27–35. (In Russian)  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9179265>

27. *Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N.* 2010. Dynamics of tree distribution in Siberian spruce and white birch populations according to trunk diameter in the course of postfire succession in northern taiga spruce forests. – Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie). 3: 21–31. (In Russian).  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13917398>
28. *Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimov M.I.* 2004. Classification and diagnostics of soils in Russia. Smolensk. 342 p. (In Russian).
29. World Reference Base for Soil Resources 2014, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps –update 2015. 2015. World Soil Resources Reports 106. FAO. 203 p.  
<https://www.fao.org/publications/card/en/c/942e424c-85a9-411d-a739-22d5f8b6cc41>
30. *Pereverzev V.N.* 2004. [Forest soils of the Kola Peninsula]. Moscow. 232 p. (In Russian).
31. *Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu.* 2009. [Lower layers of coniferous forests]. – In: [Dynamics of forest communities in the North-West of Russia]. Saint Petersburg. P. 197–227. (In Russian).
32. *Gorshkov V.V.* 2002. [Principles and methods for analyzing the prescription and periodicity of fires]. – In: [Methods for studying forest communities]. Saint Petersburg. P. 201–213. (In Russian).
33. *Stavrova N.I., Kalimova I.B., Gorshkov V.V., Drozdova I.V., Alekseeva-Popova N.V., Bakkal I.Yu.* 2019. Long-term post-fire changes of soil characteristics in dark coniferous forests of the European North]. – Eurasian Soil Science. 52(2): 218–227.  
<https://doi.org/10.1134/S1064229319020133>