

БОТАНИКА

УДК 581.52:581.55

Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов, В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЛУГАХ ПОД ВЛИЯНИЕМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.)*

Деревья, обладая сильным фитогенным полем, оказывают значительное воздействие на окружающую растительность. Довольно много работ посвящено изучению влияния деревьев различных пород на структуру растительного покрова нижних ярусов в лесных сообществах: исследовано влияние ели [1], лиственницы [2], липы [3], сосны и березы [4–10]. Наиболее ярко это влияние проявляется в луговых сообществах. Существуют отдельные работы по исследованию изменений луговой растительности под липами, дубами, елями и другими породами деревьев [11, 12, 13, 14]. Целью данной работы было изучение влияния отдельно стоящих сосен на луговую растительность. Основные задачи — выявить, как сосна изменяет факторы биотопа и окружающую растительность; оценить влияние на растительный покров сосен разного возраста; определить характер реакций видов на воздействие сосны. Результаты такого исследования представляют интерес для объяснения автогенной сукцессии луговой растительности в тех случаях, когда прекращается внешнее воздействие (сенокосение, пастьба), препятствующее естественному ходу автогенной сукцессии.

Материалы и методы исследования

Объект нашего исследования — одиночные сосны на суходольных лугах. Место сбора материала — Ленинградская область (Приозерский, Всеволожский, Лужский районы). Ранее на этих лугах осуществлялось сенокосение и слабый выпас, в настоящее время они не используются в сельскохозяйственных целях. Сосны изучались на восьми луговых участках, сформированных на песчаных и супесчаных почвах, с разными группами доминирующих видов растений: на первом — *Agrostis tenuis* и *Dactylis glomerata*; на втором — *Festuca rubra*, *Potentilla erecta*, *Avenella flexuosa*; на третьем — *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Anthriscus sylvestris*; на четвертом — *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*; на пятом — *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*; на шестом — *Avenella flexuosa*, *Agrostis tenuis*; на седьмом — *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata* и на последнем, восьмом — *Equisetum pratense*, *Melampyrum nemorosum*, *Alopecurus pratense*¹. Несмотря на некоторые различия в преобладающих видах, экологические оценки влажности и трофности почвы, вычисленные по шкалам Д. Н. Цыганова [16] по присутствию видов и с учетом их проективного покрытия, мало отличаются на данных луговых участках,

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 10-04-00723.

¹ Названия видов растений приведены по сводке С. К. Черепанова [15].

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов, В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, 2012

что свидетельствует о сходстве экотопов. Следовательно, мы можем сравнивать фитогенные поля сосен в этих сообществах.

Исследовано 15 сосен высотой от 2 до 18 м (8–180 лет) и высотой прикрепления кроны от 20 см до 3 м. Радиус крон старых сосен достигает 5 м, а окружность ствола — 2 м. Для характеристики растительного покрова в фитогенном поле сосен от ствола каждого дерева в радиальном направлении были заложены сплошные трансекты из площадок 0,1 м². Длина трансект определялась размерами дерева и варьировала от 2 до 10 м (7–30 площадок). Всего было описано 500 площадок на 32 трансектах. На площадках оценивались следующие факторы среды: освещенность (путем измерения сквозистости кроны с помощью сквозистомера [17]), количество опада и толщина подстилки, температура и влажность почвенных горизонтов, кислотность почвы верхнего почвенного горизонта, где располагается основная масса корневых систем травянистых растений. Кроме того, учитывалось проективное покрытие видов, их высота, количество ветоши. Поскольку радиус кроны у всех сосен различен, мы использовали средние значения этих параметров для сравнения по зонам фитогенного поля дерева: у ствола, под кроной, под краем кроны и на лугу (на фоне). При обработке собранных материалов применяли корреляционный и дисперсионный анализы (подсчитывались значения коэффициентов корреляции Пирсона и значения квадратов корреляционных отношений), евклидова дистанция в многомерном пространстве.

Результаты исследования и их обсуждение

Деревья в зависимости от своих размеров и плотности кроны имеют различную силу влияния на другие виды. Силу влияния (f) каждого дерева вычисляли по формуле, учитывающей его основные параметры — окружность ствола (O), радиус кроны (R), высоту дерева (H), высоту кроны над землей (h), среднюю сквозистость кроны (C):

$$f = \frac{OR(H-h)(100-C)}{100h},$$

Эта формула уже использовалась нами ранее при изучении фитогенного поля ели в луговых сообществах [12]. По величине силы влияния мы разделили все сосны на три группы (табл. 1), которые соответствуют их распределению по возрасту: в группу деревьев с низкой силой влияния $f=0,4$ (0,1–1,3) вошли сосны от 8 до 12 лет; в группу со средней силой влияния $f=7,8$ (5,3–9,7) — сосны от 16–40 лет; в группу с высокой силой влияния $f=425,0$ (19,9–32,2) — старые сосны от 120 до 180 лет. В дальнейшем эти группы сосен условно будут называться молодыми, средними и старыми.

Деревья в зависимости от силы влияния в разной степени трансформируют окружающую среду в своем фитогенном поле, формируя определенный биотоп. В табл. 2 приведены результаты дисперсионного анализа — изменение факторов среды под влиянием фитогенного поля сосны. Теснота связи значений факторов с расстоянием от ствола высока, особенно для старых и средних сосен (значение η^2 колеблется в пределах 0,60–0,93). Наиболее высокие значения корреляционного отношения η^2 получены для группы старых сосен.

Таблица 1. Сила влияния и средние параметры сосен по группам

Средняя сила влияния (f)	Возраст, лет	Окружность, м	Радиус кроны, м	Высота, м	Высота прикрепления кроны, м	Сквозистость кроны, %
0,4	9	0,1	0,8	2,5	0,3	61
7,8	39	0,8	2,0	12,2	1,7	39
25,0	160	1,7	4,4	17,6	2,4	48

Таблица 2. Влияние фитогенного поля сосны на изменение факторов биотопа

Параметры	Группа сосен	Ствол	Крона	Край	Фон	η^2
Сквозистость, %	молодые	52	63	71	95	0,9
	средние	32	34	53	94	0,9
	старые	41	48	58	93	0,8
Сквозистость в зените, %	молодые	50	53	54	100	0,9
	средние	24	25	45	100	0,9
	старые	27	38	54	100	0,9
Опад сосны, %	молодые	45	14	8	1	0,5
	средние	79	50	23	19	0,6
	старые	100	91	63	9	0,7
Толщина подстилки, см	молодые	4	4	3	3	0,2
	средние	9	4	3	2	0,8
	старые	11	8	4	3	0,6

Примечание. η^2 — корреляционное отношение (значения η^2 представлены в долях от единицы); комплекс влияющих факторов — зона фитогенного поля.

Рассмотрим изменение различных факторов среды под влиянием сосны. Освещенность подкroнового пространства определяется сквозистостью кроны дерева. В табл. 3 приведены результаты корреляционного анализа. Сквозистость кроны тесно связана со сквозистостью в зените.

Средняя сквозистость кроны, как и сквозистость в зените, увеличивается от ствола к краю как у молодых, так и у старых сосен. Самая низкая сквозистость (наименьшая освещенность), т. е. самая густая крона отмечается у средних сосен, а самая высокая — у молодых. Кроме того, сквозистость отражает количество проникающих осадков и опада (сквозистость в зените) и влияет на температурный режим и влажность в подкroновом пространстве [1, 18]. Измерения температуры и влажности, проведенные в летние месяцы под кроной и на фоне с северной и южной сторон дерева, показали, что в солнечную погоду наиболее высокая температура отмечается с южной стороны дерева на поверхности подстилки, наиболее низкая — под подстилкой с северной стороны (рис. 1). Таким образом, подстилка служит своеобразным термоизолятором: температура под ней и на поверхности отличается в среднем на 2 градуса. Наиболее низкая температура наблюдается в пристволовой зоне, она на 4–5 градусов ниже температуры на фоне.

Таблица 3. Корреляции (r^2) между факторами биотопа и параметрами растительного покрова

	Сквозистость	Сквозистость в зените	Опад сосны	Толщина подстилки	ОПП	Высота видов: средняя	Ветошь
Сквозистость в зените	0,81						
Опад сосны	(-)0,58	(-)0,52					
Подстилка	(-)0,21	(-)0,22	0,48				
ОПП	0,28	0,30	(-)0,53	(-)0,40			
Высота видов средняя	0,10	0,11	(-)0,07	(-)0,03	0,00		
Ветошь	0,19	0,18	(-)0,42	(-)0,31	0,48	(-)0,07	
Число видов	0,14	0,14	(-)0,22	(-)0,22	0,20	0,00	0,14

Примечание: ОПП — общее проективное покрытие.

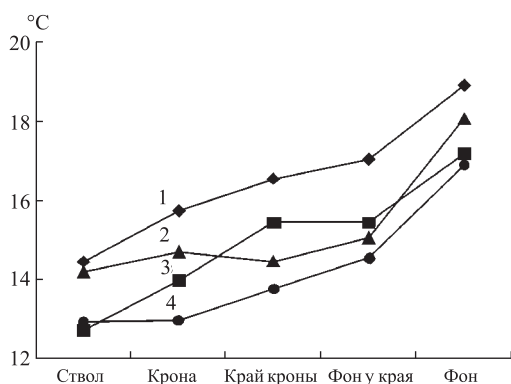


Рис. 1. Изменение температурного режима под кроной сосны

1 — температура на поверхности подстилки с южной стороны; 2 — с северной стороны; 3 — под подстилкой с южной стороны; 4 — под подстилкой с северной.

Немаловажным фактором является количество осадков, проникающих сквозь крону дерева. Исследования показали, что наблюдается положительная связь между сквозистостью кроны в зените и количеством осадков, достигающих напочвенного покрова (рис. 2). В пристволовой зоне, где крона наиболее сомкнута, количество проникающих осадков снижается в два раза по сравнению с фоном.

Количество осадков, проникающих сквозь крону, определяет влажность верхних горизонтов почвы. Измерения влажности показали, что после дождей влажность почвы несколько выше в пристволовой зоне (сток по стволу) и в зоне края кроны (сток с ветвей). Количество опада также находится в зависимости от сквозистости кроны. Чем меньше сквозистость, и, следовательно, плотнее крона, тем больше опада накапливается под кроной (см. табл. 3). В пристволовой зоне старых сосен проективное покрытие соснового опада максимально и достигает 100%. Толщина подстилки положительно коррелирует с количеством соснового опада и снижается к краю кроны (см. табл. 2). В пристволовой зоне старых сосен она достигает 15 см. Влияние молодых сосен на толщину подстилки слабо выражено, поскольку они образуют меньшее количество опада. Кроме того, под их кронами достаточно хорошо развит травяной покров и, следовательно, толщина

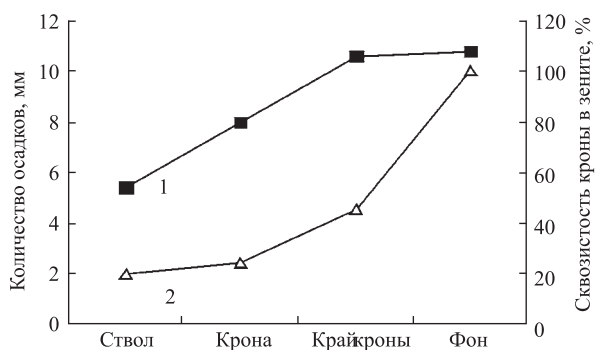


Рис. 2. Влияние кроны сосны на количество проникающих осадков

1 — осадки; 2 — сквозистость кроны в зените.

подстилки зависит не только от количества опада, но и от количества ветоши.

При исследовании кислотности верхнего горизонта почвы обнаружено, что под кронами молодых сосен по сравнению с фоном кислотность почти не меняется и колеблется около значения рН 5,5 (рис. 3). Под кронами старых сосен наблюдается кумулятивный эффект — в результате многолетнего воздействия, в том числе накопления соснового опада, кислотность повышается, наиболее кислыми почвы становятся в пристволовой зоне (рН 4,4).

Ветошь под кроной сосны по сравнению с фоном также имеет более кислую реакцию.

Таким образом, под кронами сосен происходит снижение освещенности, накопление опада, образование за счет него достаточно толстой подстилки и подкисление почвы, формирование более мягкого режима температуры и влажности.

Сосна, трансформируя факторы окружающей среды в своем фитогенном поле, влияет на развитие травяного покрова. Результаты корреляционного анализа показали, что повышение освещенности (сквозистости) положительно влияет на проективное покрытие видов, их высоту и разнообразие, тогда как обилие хвойного опада и большая толщина подстилки оказывают негативное влияние (см. табл. 3). Таким образом, под кронами сосен условия для растительности неблагоприятны. Это подтверждается и данными дисперсионного анализа (средними значениями показателей обилия видов по зонам и значениями η^2) (табл. 4). Так, количество видов растений уменьшается под кронами сосен, причем если для молодых сосен это изменение выражено незначительно, то для средних — количество видов в пристволовой зоне ниже в два раза, а для старых — почти в три. Общее проективное покрытие видов заметно уменьшается под кроной и молодых, и старых деревьев, но у старых это изменение сильнее (наблюдается снижение более, чем в 2 раза). Средняя высота травостоя также снижается в направ-

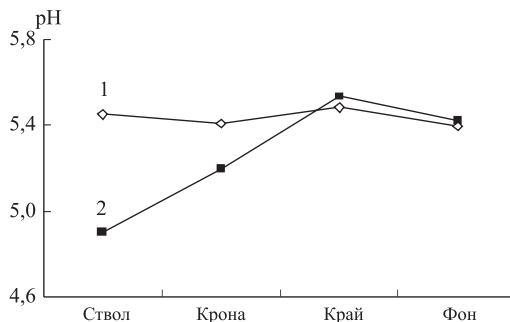


Рис. 3. Изменение кислотности почвы в фитогенном поле сосен разного возраста

1 — молодые сосны; 2 — старые сосны.

Таблица 4. Влияние фитогенного поля сосны на растительность

Параметры	Группа сосен	Зоны фитогенного поля				η^2
		Ствол	Крона	Край	Фон	
Число видов, штук/пл.	молодые	12	12	12	14	0,1
	средние	6	9	9	11	0,2
	старые	4	8	9	10	0,3
Общее проективное покрытие, %	молодые	51	64	68	75	0,4
	средние	44	76	84	83	0,5
	старые	33	50	62	78	0,7
Высота видов, см	молодые	38	48	58	70	0,3
	старые	33	47	65	86	0,5
Ветошь, %	молодые	28	38	40	42	0,3
	средние	22	39	62	75	0,3
	старые	3	6	20	32	0,7

Примечание: η^2 — квадрат корреляционного отношения; влияющий фактор — зоны фитогенного поля.

лении ствола дерева. Надо отметить, что наиболее высокие и достоверные связи параметров травяного покрова с зонами фитогенного поля проявляются в группе старых сосен. Здесь наблюдается кумулятивный эффект времени воздействия (возраст старых сосен достигает 180 лет): накапливается значительное количество соснового опада, который разлагается достаточно медленно и образует толстую подстилку (до 15 см). Таким образом, под кронами сосен происходит снижение различных показателей обилия видов (общего проективного покрытия, высоты и их числа), причем наиболее сильное воздействие оказывают старые сосны.

Для того, чтобы сравнить, насколько сильно сосны разного возраста влияют на напочвенный покров, мы рассчитали расстояние между зонами фитогенного поля в многомерном пространстве — евклидову дистанцию [19]. Использовали показатель фитоценотического сходства

$$1 - D / D_{\max} = \sqrt{1 - \frac{2c}{a+b}},$$

где a — число видов в первом списке, b — число видов во втором списке, c — число общих видов. При определении сходства с учетом проективных покрытий видов D будет равно корню из суммы квадратов разности проективных покрытий одних и тех же видов в сравниваемых описаниях, D_{\max} — корню из сумм квадратов проективных покрытий видов из каждого описания (табл. 5). Максимальной будет дистанция между описаниями, в которых нет общих видов. По результатам вычислений, у старых сосен все зоны сильно отличаются от фона, в том числе и край кроны. У средних сосен заметно отличается от фона только пристволовая зона, а у молодых отличия слабо выражены по всем зонам. Таким образом, данный метод подтверждает ранее сделанные выводы о том, что старые сосны обладают наиболее сильным фитогенным полем, вызывающем изменения растительности во всех своих зонах.

Таблица 5. Расстояние в многомерном пространстве (показатель сходства) между зонами фитогенного поля сосен

Сравниваемые зоны	Группа сосен		
	Молодые	Средние	Старые
ствол — фон	0,6	0,3	0,1
крона — фон	0,6	0,6	0,2
край — фон	0,7	0,7	0,4

Изменение биотопических показателей под влиянием сосен не могло не сказаться на окружающей растительности. Анализ распределений проективных покрытий показал, что все виды растений напочвенного покрова можно разделить на три группы по типам реакций на воздействие фитогенного поля сосны (табл. 6).

1. Положительная реакция (виды растений с наибольшим обилием под кроной сосны) наблюдается у 16% всех видов. В эту группу вошли виды, встретившиеся только под кроной — *Moehringia trinervia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*; а также виды, проективное покрытие которых снижается от ствола к фону — *Avenella flexuosa*, *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis epigeios* и др. Это лесные и опушечные виды, для которых условия среды под кроной сосны (притенение, влажность, более мягкий температурный режим) благоприятнее, чем на лугу.

2. Приспособительная реакция (виды растений с наибольшим обилием под краем кроны) наблюдается у 5% видов под старыми соснами и 16% под средними (*Convallaria majalis*, *Urtica dioica*, *Viola riviniana*). Краевая зона благоприятна для некоторых видов из-за притенения и лучшей увлажненности благодаря смывным водам с кроны [20]; особенно этот эффект заметен под средними соснами, обладающими наиболее плотной кроной.

3. Отрицательная реакция на воздействие фитогенного поля сосны (виды растений с наибольшим обилием на лугу) проявляется у 68% видов под старыми соснами, 55% под средними: *Agrostis tenuis*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *Achillea millefolium*, *Alchemilla vulgaris*, *Anthriscus sylvestris*, *Geranium pratense* и др. Это типичные луговые виды, для которых затенение и большое количество опада под кронами сосен неблагоприятны.

У остальных видов реакция не выявлена (11 и 13% видов соответственно). Причиной может служить недостаточная выборка при низкой встречаемости этих видов (менее 0,1). В группе молодых сосен реакции видов не выявлены, что обусловлено их низкой силой влияния. Таким образом, под кроной постепенно исчезает луговая растительность, и появляются элементы лесного типа растительности.

Кроме того, в фитогенном поле сосны меняется характер связи (определенный по знаку коэффициента корреляции) между некоторыми видами. При этом изменение связи с положительной под кроной на отрицательную на фоне происходит у 12 пар видов (2% всех пар) *Agrostis tenuis* — *Achillea millefolium*; *Avenella flexuosa* — *Festuca rubra*; *Dactylis glomerata* — *Angelica sylvestris*. Изменение связи с отрицательной под кроной на положительную на фоне происходит у 7 пар видов (1%): *Avenella flexuosa* — *Stellaria*

Таблица 6. Распределение видов растений в фитогенном поле сосны по среднему проективному покрытию

Названия видов	Крона	Край	Фон		Крона	Край	Фон
1	2	3	4	5	6	7	8
Виды растений с наибольшим обилием под кроной сосны (положительная реакция)							
<i>Avenella flexuosa</i>	24	18	1	<i>Hypericum perforatum**</i>	9	5	4
<i>Calamagrostis epigeios</i>	17	4	1	<i>Rubus saxatilis*</i>	15	15	11
<i>Equisetum pratense*</i>	40	38	24	<i>Campanula glomerata</i>	10	5	5
<i>Lysimachia vulgaris*</i>	21	16	5				
В том числе виды, встретившиеся только в фитогенном поле							
<i>Moehringia trinervia*</i>	2			<i>Campanula patula*</i>	5		
<i>Vaccinium myrtillus**</i>	9	4		<i>Stellaria holostea</i>	14	3	
<i>Vaccinium vitis-idaea*</i>	10			<i>Rubus idaeus*</i>	23	13	
Виды растений с наибольшим обилием под краем кроны (приспособительная реакция)							
<i>Convallaria majalis*</i>	10	23	5	<i>Lathyrus pratensis**</i>	4	8	4
<i>Urtica dioica*</i>	11	16	7	<i>Pimpinella saxifraga**</i>	3	6	5
<i>Viola riviniana*</i>	4	6	2	<i>Rumex acetosa**</i>	2	5	3
<i>Angelica sylvestris*</i>	24	27	20	<i>Trifolium medium**</i>	10	25	7
<i>Chamaenerion angustifolium*</i>	16	18	15	<i>Deschamptia caespitosa**</i>	3	12	8
<i>Dactylis glomerata**</i>	17	22	12	<i>Galium mollugo</i>	7	11	9
<i>Galium boreale**</i>	18	31	16				
Виды растений с наибольшим обилием на фоне (отрицательная реакция)							
<i>Deschamptia caespitosa*</i>		7	13	<i>Hierochloe odorata**</i>	4	16	28
<i>Achillea millefolium</i>	2	3	6	<i>Hypericum perforatum*</i>		6	8
<i>Agrostis tenuis</i>	4	7	19	<i>Knauthia arvensis</i>	8	10	15
<i>Alchemilla vulgaris</i>	5	8	19	<i>Lathyrus pratensis*</i>	2	3	18
<i>Alopecurus pratensis*</i>		1,5	14	<i>Melampyrum nemorosum</i>	3	4	9
<i>Anthriscus sylvestris*</i>	7	12	13	<i>Phleum pratense*</i>	2	6	13
<i>Carex nigra**</i>	7	8	10	<i>Poa angustifolia*</i>	2	3	5
<i>Centaurea jacea*</i>			17	<i>Poa pratensis</i>	1	2	3
<i>Cirsium heterophyllum*</i>	1	6	18	<i>Potentilla erecta</i>	2	3	4

1	2	3	4	5	6	7	8
Виды растений с наибольшим обилием на фоне (отрицательная реакция)							
<i>Cnidium dubium*</i>	1	4	4	<i>Ranunculus auricomus**</i>	1	5	7
<i>Dactylis glomerata*</i>	3	9	16	<i>Rumex acetosa*</i>	4	8	10
<i>Elytrigia repens</i>	2	10	13	<i>Solidago virgaurea*</i>	7	15	15
<i>Festuca rubra</i>	4	6	24	<i>Trifolium medium*</i>	10	20	20
<i>Galium palustre*</i>	15	18	20	<i>Veronica chamaedrys</i>	4	4	7
<i>Geranium sylvaticum</i>	8	16	16	<i>Vicia cracca</i>	3	5	7
<i>Heracleum sibiricum</i>		5	15				

* — тренд только под старыми соснами, ** — тренд только под средними соснами.

graminea, *Festuca rubra* — *Lathyrus pratensis*, *Elytrigia repens* — *Hypericum perforatum* и др. Изменение знака корреляции с «+» под кроной на «-» на фоне можно объяснить низкой межвидовой конкуренцией в подкороновой зоне, т. к. общее проективное покрытие под кроной значительно ниже, чем на лугу, рядом встречаются виды, которые на лугу становятся конкурентами. Подобные закономерности были выявлены ранее для черники и брусники при исследовании фитогенного поля ели [1]. Для интерпретации изменения знака корреляции с «-» под кроной на «+» на фоне необходимы дальнейшие исследования.

В заключение можно сделать следующие выводы. Сосна на лугу трансформирует окружающую среду: снижает освещенность, смягчает режим температуры и влажности, образует большое количество опада, слагающего достаточно мощную подстилку и вызывающего подкисление почвы. Подобные процессы вызывают изменение растительности: снижение высоты, обилия, числа видов и преобразование видового состава. Светолюбивые луговые виды постепенно исчезают под кронами сосен и появляются лесные и опушечные виды. Со временем в центральной зоне фитогенного поля происходит формирование элементов лесного типа растительности. Кроме того, сосна меняет характер взаимосвязей между некоторыми видами. Выделены три типа реакций видов растений на влияние фитогенного поля сосны, среди которых преобладают отрицательные. Наибольшее воздействие на растительный покров луга оказывают старые сосны: сукцессионные изменения растительности охватывают у них все зоны фитогенного поля.

Литература

1. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (*Pinaceae*) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 5. С. 94–103.
2. Демьянов В. А. Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 62, № 4. С. 500–507.

3. Ашек Е. В., Тиходеева М. Ю. Исследование фитогенного поля *Tilia cordata* Mill. в посадках в заповеднике «Белогорье» Белгородской области // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3: Биология. 2006. Вып. 3. С. 64–73.
5. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // Бот. журнал. 2006. Т. 91, №2. С. 176–192.
6. Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71, №12. С. 1646–1652.
7. Ястребов А. Б., Лычаная Н. В. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 5. С. 78–92.
8. Zagidullina A. T., Tikhodeyeva M. J. Spatial patterns of tree regeneration and ground cover in Scots dry pine forest in Russian Karelia // EcoScience. 2006. Vol. 13, № 2. P. 203–218.
9. Крышень А. М., Хокканен Т. Фитогенное поле сосны // Тез. докл. Межд. конф. «Экология таежных лесов». Сыктывкар, 1998. С. 87–88.
10. Крышень А. М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Известия РАН. 2000. Сер. биол. № 4. С. 437–443.
11. Ипатов В. С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 8. С. 1186–1192.
12. Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 4. С. 558–568.
13. Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1022–1034.
14. Самойлов Ю. И. Закономерности динамики травяного покрова в фитогенных полях одиночных деревьев на лугах // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 3. С. 23–36.
15. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
16. Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов // М., 1976. 59 с.
17. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд. СПбГУ, 1997. 316 с.
18. Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. Н. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1615–1624.
19. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
20. Никонов В. В., Лукина Н. В., Смирнова Е. В., Исаева Л. Г. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова. // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 8. С. 107–119.

Статья поступила в редакцию 15 декабря 2011 г.