

УДК 630\*561.21:582.475.4

## НАЧАЛЬНЫЙ РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ РАЗНЫХ ПОКОЛЕНИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА<sup>1</sup>

© 2021 г. П. Н. Катютин<sup>а, \*</sup>, Н. И. Ставрова<sup>а</sup>, В. В. Горшков<sup>а, б</sup>, И. Ю. Баккал<sup>а</sup>, С. А. Михайлов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 196376 Россия

<sup>б</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Институтский пер., 5, литер У, Санкт-Петербург, 194021 Россия

\*E-mail: PauRussia@binran.ru

Поступила в редакцию 17.01.2020 г.

После доработки 16.10.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Исследование выполнено в западной части Кольского полуострова в районе среднего течения р. Лива (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) в 4 типах сообществ: лишайниковых сосновых редколесьях, сосняках лишайниковых, сосняках лишайниково-зеленомошных и сосняках зеленомошных. На 12 постоянных пробных площадях по кернам, спилам или срезам, отобраным у основания ствола, определен начальный радиальный прирост (за первые 5 и 20 лет жизни) у особей сосны обыкновенной, относящихся к разным возрастным поколениям, и проанализировано его изменение в зависимости от времени появления поколения после пожара. Установлен ступенчатый характер снижения начального прироста 10-летних поколений в послепожарном временном ряду, имеющий значимые типологические различия. Наиболее важными предикторами различий выступают средние, максимальные и минимальные значения прироста на 1- и 2-ом этапах динамики и соотношение значений среднего прироста на 1- и 2-ом этапах. Показано, что наличие допожарных деревьев и повышенная доля березы в составе формирующихся послепожарных сообществ оказывают значимое влияние на характер динамики начального радиального прироста послепожарных поколений сосны.

*Ключевые слова:* сосна обыкновенная, начальный прирост, возрастные поколения, допожарный компонент, древостой, подрост, послепожарная сукцессия.

DOI: 10.31857/S0024114821040057

Исследованию закономерностей динамики радиального прироста сосны обыкновенной под влиянием различных природных факторов (геолиогеофизических, климатических, почвенно-грунтовых) посвящена обширная литература (Битвинская, 1974; Schweingruber, 1996; Kalela-Brundin, 1999; Lindholm et al., 2000; Шиятов и др., 2000; Pärn, 2002; Алексеев, Сорока, 2003; Румянцев, 2004; Wilson et al., 2005; Кузьмин и др., 2011; Korgowski et al., 2012; Тюкавина, Лежнева, 2014; Махныкина и др., 2017; Железнова, Тобратов, 2019; Матвеев, Тимошук, 2019). Значительное внимание уделяется и вопросам влияния на радиальный прирост сосны обыкновенной антропогенных воздействий, таких как рубки, мелиорация, промышленное загрязнение среды (Таранков, Матвеев, 1994; Кучеров, Мулдашев, 2003;

Pärn, 2006; Fedorkov, 2007; Шекалев, Тарханов, 2007).

В то же время для корректной интерпретации природных и антропогенных воздействий необходим учет внутриценотических факторов, оказывающих влияние на радиальный прирост, прежде всего, конкурентных взаимоотношений особей (Nilsson, Gemmel, 1993; Monserud, Sterba, 1996; Bigler et al., 2003; Das, 2012), которые проявляются на фоне определенных условий местообитания. Выявление различий в динамике роста особей разных возрастных групп и разного ценотического статуса позволяет более объективно подойти к интерпретации их реакции на действие экологических факторов, в том числе современных глобальных климатических перемен.

Сосна обыкновенная является важнейшим лесообразователем светлохвойных лесов на территории России, этот вид господствует на площади более 100 млн га. На Кольском полуострове сос-

<sup>1</sup> Исследование выполнено в рамках темы Государственного задания (№ АААА-А18-118031590075-8) ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

новые леса встречаются в широком спектре местообитаний и занимают 43% покрытой лесом площади, или 2.2 млн га. Изучение сосновых лесов Кольского полуострова, их распространения, особенностей экологии, видового состава и структуры проводилось, начиная с 20–30-х годов прошлого века (Regel, 1923; Цинзерлинг, 1934; Некрасова, 1935; Боброва, Качурин, 1936; Цветков, Чертовской, 1978). Примерно с 60-х годов внимание исследователей стали все чаще стали привлекать проблемы разрушения и восстановления экосистем сосновых лесов Кольского севера после различных внешних воздействий: рубок (Леса ..., 1961; Цветков, 1986, 2002), пожаров (Пушкина, 1960; Горшков, 1993, 2001; Ставрова, Горшков, 2004), промышленного загрязнения (Цветков, 1985; Алексеев, Ярмишко, 1990; Влияние ..., 1990; Ярмишко, 1997; Ганичева и др., 2004; Лукина и др., 2005), которые остаются актуальными и в последнее десятилетие (Цветков В., Цветков И., 2012; Ставрова и др., 2016; Иванова, Лукина, 2017; Ярмишко, Игнатьева, 2019). Одним из важных аспектов при изучении динамики сосновых лесов региона является анализ роста и развития особей основного лесообразующего вида. Можно отметить целый ряд публикаций этого направления, посвященных лесам Кольского полуострова, в которых рассматривались показатели радиального и линейного роста деревьев сосны обыкновенной, различающихся по возрасту (Ярмишко, 1997; Полоскова и др., 2013), жизненному состоянию (Katjutin et al., 2020), условиям произрастания (Alekseev, Soroka, 2002; Fedorkov, 2007; Ярмишко, 2012; Ярмишко и др., 2017).

Целью данной работы является анализ радиального прироста разных поколений сосны обыкновенной в начальный период жизни (первые 5 и 20 лет) с целью оценки характера и степени дифференциации особей по скорости роста в разных типах средневозрастных сосновых лесов.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено в западной части Кольского полуострова в районе среднего течения р. Ливы (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) в 4 типах сообществ: лишайниковых сосновых редколесьях (*Subpinetum cladinosum*), сосняках лишайниковых (*Pinetum cladinosum*), сосняках лишайниково-зеленомошных (*Pinetum hylocomios-cladinosum*) и сосняках зеленомошных (*Pinetum empetroso-myrtillosum*).

На Кольском полуострове лишайниковые сосновые леса и редколесья распространены на вершинах и в верхних частях склонов холмов, на речных террасах, лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосновые леса – преимущественно в средних и нижних частях склонов и на равнинах. Под сосновыми лесами и редколесьями на

песчаных, ледниковых и водно-ледниковых отложениях формируются подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, среднескелетные (Классификация ..., 2004), относящиеся к отделу Al-Fe-гумусовых почв. Они отличаются коротким почвенным профилем (до 60 см) и накоплением оксалаторастворимых соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте при низком содержании в нем фульватного гумуса (Никонов, Переверзев, 1989; Переверзев, 2004). Почвы изученных лишайниковых сообществ отличаются малой толщиной органогенного горизонта (менее 2 см) и низким (менее 2%) содержанием гумуса в иллювиальном горизонте. Для зеленомошных лесов характерны почвы более высокой влажности, имеющие мощность органогенного горизонта до 7–10 см и большее количество вымытого гумуса (до 3–8%) по сравнению с лишайниковыми сообществами.

Климатические условия района исследований определяются особенностями его географического положения в центральной части Кольского полуострова. Климат территории переходный от морского к континентальному, с прохладным летом, сравнительно теплой осенью, относительно мягкой зимой и затяжной поздней весной (Яковлев, Козлова, 1971). Среднегодовая температура воздуха по данным метеостанции г. Мончегорска составляет  $-0.5^{\circ}\text{C}$  (Научно-прикладной ..., 1988). Среднесуточная температура воздуха самых холодных месяцев – января и февраля составляет  $-12$ – $-13^{\circ}\text{C}$ , самого теплого месяца – июля –  $+13$ – $+14^{\circ}\text{C}$ . Общее годовое количество осадков – 550–600 мм, примерно половина выпадает в период с июня по октябрь. Вегетационный период длится 100–130 дней. Для роста растений наиболее важен период со среднесуточной температурой не менее  $10^{\circ}\text{C}$ , который продолжается в районе исследований с июня по август.

Согласно имеющимся данным (NASA ..., 2020) по близкой к району исследований метеостанции Sodankyla (67°25' с.ш., 26°35' в.д.) в рассматриваемый временной интервал (1926–2015 гг.) средняя температура июня, июля и августа направленно не изменялась ( $F = 0.33$ – $2.14$ ;  $p = 0.15$ – $0.57$ ) и составляла соответственно  $11 \pm 2^{\circ}\text{C}$  (6.9–15.8°C),  $14 \pm 2^{\circ}\text{C}$  (10.7–17.9°C) и  $12 \pm 1^{\circ}\text{C}$  (8.9–15.0°C). Среднее суммарное количество осадков в июне и июле направленно не изменялось ( $F = 0.52$ – $0.73$ ;  $p = 0.12$ – $0.41$ ) и составило соответственно  $58 \pm 28$  (6–121) и  $70 \pm 32$  мм (8–139 мм). Среднее количество осадков в августе линейно снизилось ( $F = 4.60$ ;  $p = 0.03$ ;  $r = -0.22$ ) с  $81 \pm 32$  в период с 1926 по 1946 г. до  $56 \pm 27$  мм в период с 1995 по 2015 г. Практическое отсутствие однонаправленных климатических трендов на территории района исследований позволяет сопоставлять параметры

Таблица 1. Таксационные характеристики древостоев средневозрастных сосновых лесов

Постоянная пробная площадь	Вид	Возраст, лет	$D_{1,3м}$ , см	$H$ , м	$N$ , экз. га <sup>-1</sup>	$S$ , м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>
Сосновые лишайниковые редколесья						
1 (56)	С*	220	38.2	12.6	11	1.2
	С	71	9.6	8.0	1067	7.8
	Б	—	8.8	6.0	8	0.5
2 (92)	С*	188	34.2	12.0	13	1.2
	С	72	11.8	9.2	453	5.0
	Б	—	5.3	4.1	40	0.1
3 (96)	С	73	20.0	9.3	293	9.3
	Б	—	6.6	5.3	270	1.0
Сосняки лишайниковые						
4 (81)	С*	315	48.1	14.0	10	1.8
	С	72	13.0	10.1	1080	14.3
	Б	—	10.1	8.8	30	0.2
5 (82)	С*	313	35.6	17.7	40	4.0
	С	76	13.5	12.6	541	9.5
	Б	—	5.5	6.1	27	0.1
6 (97)	С	76	10.8	9.8	1670	15.4
	Б	—	6.5	6.9	6	0.2
Сосняки лишайниково-зеленомошные						
7 (75)	С	70	11.9	11.5	1156	12.9
	Б	—	7.9	7.7	478	2.3
8 (90)	С*	103	30.0	16.7	73	5.3
	С	81	17.6	15.0	420	10.2
	Б	—	4.5	3.6	32	0.1
9 (91)	С	69	15.9	12.0	655	13.1
	Б	—	7.7	8.2	273	1.3
Сосняки зеленомошные						
10 (93)	С	69	10.9	10.5	3110	29.0
	Б	—	5.3	6.1	120	0.3
11 (94)	С	70	14.5	14.6	1500	24.6
	Б	—	6.1	8.4	140	0.4
12 (99)	С	75	15.0	14.2	1420	25.1
	Б	—	7.3	7.9	320	1.3

Примечание: \* – деревья допожарного происхождения; С – сосна обыкновенная; Б – береза пушистая;  $D_{1,3м}$  – диаметр на высоте 1.3 м;  $H$  – высота;  $N$  – число особей;  $S$  – сумма площадей сечения стволов.

радиального прироста разных поколений сосны, заселившихся в период с 1926 по 1995 г.

Изученные сообщества сформировались после обширных пожаров, которые наблюдались в 1926 и 1937 г. Давность пожара устанавливали по кернам и спилам, которые отбирались у живых деревьев, имеющих пожарные повреждения.

В исследованных сообществах древесный ярус сформирован *Pinus sylvestris* L. с участием *Betula pubescens* Ehrh. (табл. 1). В травяно-кустарничковом

ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. В формировании мохово-лишайникового покрова участвуют зеленые мхи (в основном *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и *Dicranum polysetum* Sw.) и лишайники (*Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. mitis* (Sandst.) Hustich).

Исследование проводилось на постоянных пробных площадях размером 0.10–0.15 га. Возраст и величина радиального прироста особей, имеющих

диаметр ствола на высоте груди более 4 см, устанавливались по кернам, отобраным у основания ствола. Отбор кернов в большинстве случаев проводили на высоте 10–15 см при наклонном положении бурава с фиксацией угла наклона для последующего пересчета и определения истинной величины радиального прироста. При наличии понижений микрорельефа вблизи ствола керны отбирались стандартным способом. Радиальный прирост особей меньшего размера определялся по спилам модельных экземпляров, которые отбирались за пределами пробной площади. На пробных площадях в составе ценопопуляций сосны анализировался прирост особей каждого из 10-летних поколений, которые появились с момента пожара (1926 или 1937 г.).

Измерение величины радиального прироста проводилось с использованием микроскопа МБС–10 и прибора LINTAB–6 с точностью 0.01 мм. На основании измеренных величин рассчитывался средний годичный радиальный прирост в течение первых 5 лет жизни особей –  $Z_5$ :

$$Z_5 = \frac{\sum_{i=1}^N (z_i^1 + z_i^2 + \dots + z_i^5)}{5N},$$

где  $z_i^1, z_i^2, \dots, z_i^5$  – измеренные годичные приросты  $i$ -го дерева за 1-, 2-, ..., 5-й годы роста (от сердцевины), мм;  $N$  – число анализируемых особей.

Аналогичным образом рассчитывался средний годичный радиальный прирост за первые 20 лет жизни особей ( $Z_{20}$ ).

Статистическая обработка данных выполнена с использованием корреляционного, дисперсионного и дискриминантного анализа. Сравнение средних значений выборок ввиду их ограниченного объема проводилось на основе непараметрического критерия Краскелла–Уоллиса, с учетом результатов многоуровневого критерия Фишера (LSD) при сравнении между собой более двух выборок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность особей в составе ценопопуляций сосны в исследованных средневозрастных сосновых лесах и редколесьях составляет от ~2.5 до 20 тыс. экз. га<sup>-1</sup>. Древостои на 80–100% по числу и запасу сформированы особями, появившимися на протяжении первых 3-х послепожарных десятилетий (табл. 2). Густота изученных древостоев варьирует от 300–500 до 1500–3000 экз. га<sup>-1</sup>. В большинстве сообществ, имеющих густоту древостоя от ~300 до 1000 экз. га<sup>-1</sup>, резко выраженный максимум численности приходится на поколения, появившиеся в последние два десятилетия (8–9-е), доля которых составляет от 76 до 92%

(табл. 2). В сообществах, имеющих густоту древостоя 1500–1800 экз. га<sup>-1</sup>, наблюдается содоминирование по числу особей 1–3 и 8–9-го поколений. При наиболее высокой густоте древостоя (более 3000 экз. га<sup>-1</sup>) ценопопуляция сосны состоит практически полностью из особей, заселившихся в течение 1–3-го десятилетий после пожара.

Анализ динамики радиального прироста сосны обыкновенной за первые 20 лет жизни особей (рис. 1) свидетельствует, что она имеет существенные различия в зависимости от типологической принадлежности сообществ и возраста поколений и, в некоторых случаях, индивидуальных особенностей отдельных особей в составе поколений. В качестве примера на рис. 1 представлена динамика роста особей сосны обыкновенной, относящихся к отдельным возрастным поколениям в двух исследованных сообществах – сосняке лишайниковом и сосняке зеленомошном.

В лишайниковом сообществе (рис. 1а) радиальный прирост за первые 20 лет у особей 1-го послепожарного поколения варьирует в разные годы от 0.1 до 2.5–2.7 мм год<sup>-1</sup>, в отдельных случаях он может достигать 3.5 мм год<sup>-1</sup>. Для всех особей поколения в течение исследованного периода характерно линейное увеличение годичного прироста ( $r = 0.52–0.73$ ,  $p < 0.001–0.05$ ). У особей сосны 3-го послепожарного поколения начальный прирост варьирует от 0.2 до 2.0 мм год<sup>-1</sup>. Направленного изменения прироста в течение первых 20 лет жизни при этом не наблюдается. Особи 6-го поколения отличаются низкими значениями и крайне слабым варьированием, т.е. фактической стабильностью начального радиального прироста.

В сосняке зеленомошном (рис. 1б) радиальный прирост за первые 20 лет у особей 1-го послепожарного поколения варьирует от 0.1 до 2.5–3.0 мм год<sup>-1</sup>, в единичных случаях достигая 4.0 мм год<sup>-1</sup>. У всех особей величина годичного прироста в течение исследованного периода линейно возрастает ( $r = 0.78–0.95$ ,  $p < 0.001$ ). Начальный прирост особей сосны, относящихся к 3-му послепожарному поколению, изменяется в отдельные годы от 0.2–0.3 до 2.2–2.4 мм год<sup>-1</sup>. У большинства особей он линейно возрастает ( $r = 0.65–0.77$ ,  $p < 0.01$ ), однако часть особей характеризуется отсутствием направленного изменения прироста при его существенных (до 5–7 крат) колебаниях. У особей 6-го послепожарного поколения годичный прирост составляет от 0.02 до 0.3 мм год<sup>-1</sup> и в течение первого 20-летия жизни направленно не изменяется.

Изменение среднегодового радиального прироста поколений сосны обыкновенной за первые 5 и 20 лет жизни в зависимости от времени их заселения после пожара в большинстве случаев до-

**Таблица 2.** Характеристики 10-летних поколений в составе ценопопуляций и древостоев сосны обыкновенной в средневозрастных сосновых лесах

Пробная площадь	Параметры поколений	10-летние поколения									В целом
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Сосновые лишайниковые редколесья											
92	$N_{pop.}$	$\frac{47}{0.9}$	$\frac{226}{4.3}$	$\frac{213}{4}$	$\frac{20}{0.4}$	$\frac{20}{0.4}$	$\frac{100}{1.9}$	$\frac{220}{4.1}$	$\frac{1960}{36.9}$	$\frac{2507}{47.1}$	$\frac{5313}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{47}{10.3}$	$\frac{226}{50}$	$\frac{180}{39.7}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{453}{100}$
	$M$	$\frac{7.7}{30.7}$	$\frac{13.4}{53}$	$\frac{4.1}{16.3}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{25.2}{100}$
96	$N_{pop.}$	$\frac{53}{0.5}$	$\frac{133}{1.4}$	$\frac{47}{0.5}$	$\frac{40}{0.4}$	$\frac{67}{0.7}$	$\frac{47}{0.5}$	$\frac{313}{3.2}$	$\frac{3807}{38.5}$	$\frac{5366}{54.3}$	$\frac{9873}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{53}{18.2}$	$\frac{133}{45.5}$	$\frac{47}{15.9}$	$\frac{20}{6.8}$	$\frac{40}{13.6}$	–	–	–	–	$\frac{293}{100}$
	$M$	$\frac{15.6}{32.2}$	$\frac{25.8}{53.2}$	$\frac{6.2}{12.8}$	$\frac{0.5}{1}$	$\frac{0.4}{0.8}$	–	–	–	–	$\frac{48.5}{100}$
Сосняки лишайниковые											
81	$N_{pop.}$	$\frac{120}{0.5}$	$\frac{400}{1.8}$	$\frac{580}{2.6}$	$\frac{70}{0.3}$	$\frac{70}{0.3}$	$\frac{300}{1.3}$	$\frac{3810}{}$	$\frac{3330}{14.7}$	$\frac{14000}{61.7}$	$\frac{22680}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{120}{11.1}$	$\frac{400}{37}$	$\frac{530}{49.1}$	$\frac{30}{2.8}$	–	–	–	–	–	$\frac{1080}{100}$
	$M$	$\frac{32.4}{41.5}$	$\frac{25.3}{32.4}$	$\frac{19.6}{25.2}$	$\frac{0.7}{0.9}$	1	–	–	–	–	$\frac{78.0}{100}$
97	$N_{pop.}$	$\frac{340}{8}$	$\frac{660}{15.5}$	$\frac{680}{15.9}$	$\frac{440}{10.3}$	$\frac{70}{1.6}$	$\frac{30}{0.7}$	$\frac{390}{9.1}$	$\frac{910}{21.3}$	$\frac{750}{17.6}$	$\frac{4270}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{340}{20.3}$	$\frac{657}{39.2}$	$\frac{645}{38.5}$	$\frac{33}{2}$	–	–	–	–	–	$\frac{1675}{100}$
	$M$	$\frac{43.5}{54.1}$	$\frac{26.0}{32.3}$	$\frac{10.8}{13.4}$	$\frac{0.2}{0.2}$	–	–	–	–	–	$\frac{80.5}{100}$
Сосняки лишайниково-зеленомошные											
75	$N_{pop.}$	$\frac{111}{4.6}$	$\frac{700}{29}$	$\frac{511}{21.2}$	$\frac{233}{9.7}$	$\frac{89}{3.7}$	$\frac{100}{4.1}$	$\frac{302}{12.5}$	$\frac{368}{15.2}$	–	$\frac{2414}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{111}{9.5}$	$\frac{694}{60}$	$\frac{331}{28.6}$	$\frac{21}{1.9}$	–	–	–	–	–	$\frac{1156}{100}$
	$M$	$\frac{41.9}{54.7}$	$\frac{30.1}{39.4}$	$\frac{4.4}{5.8}$	$\frac{0.1}{0.1}$	–	–	–	–	–	$\frac{76.5}{100}$
91	$N_{pop.}$	$\frac{36}{0.7}$	$\frac{346}{7}$	$\frac{285}{6}$	$\frac{18}{0.4}$	$\frac{18}{0.4}$	$\frac{24}{0.5}$	$\frac{103}{2.1}$	$\frac{42}{0.9}$	$\frac{4000}{82}$	$\frac{4873}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{36}{5.6}$	$\frac{346}{52.8}$	$\frac{261}{39.8}$	$\frac{12}{1.9}$	–	–	–	–	–	$\frac{655}{100}$
	$M$	$\frac{8.7}{11.1}$	$\frac{56.0}{71.1}$	$\frac{13.9}{17.6}$	$\frac{0.2}{0.2}$	–	–	–	–	–	$\frac{78.8}{100}$

Таблица 2. Окончание

Пробная площадь	Параметры поколений	10-летние поколения									В целом
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Сосняки зеленомошные											
93	$N_{pop.}$	$\frac{2530}{80.6}$	$\frac{390}{12.4}$	$\frac{190}{6.1}$	$\frac{10}{0.3}$	$\frac{20}{0.6}$	—	—	—	—	$\frac{3140}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{2530}{81.4}$	$\frac{390}{12.5}$	$\frac{190}{6.1}$	—	—	—	—	—	—	$\frac{3110}{100}$
	$M$	$\frac{152.3}{94.8}$	$\frac{7.1}{4.4}$	$\frac{1.3}{0.8}$	—	—	—	—	—	—	$\frac{160.7}{100}$
94	$N_{pop.}$	$\frac{1180}{38.4}$	$\frac{240}{7.8}$	$\frac{80}{2.6}$	—	—	$\frac{10}{0.3}$	$\frac{60}{2}$	$\frac{1500}{48.9}$	—	$\frac{3070}{100}$
	$N_{stand}$	$\frac{1180}{78.7}$	$\frac{240}{16}$	$\frac{80}{5.3}$	—	—	—	—	—	—	$\frac{1500}{100}$
	$M$	$\frac{160.0}{92.8}$	$\frac{8.9}{5.2}$	$\frac{3.1}{2}$	—	—	—	—	—	—	$\frac{172.0}{100}$

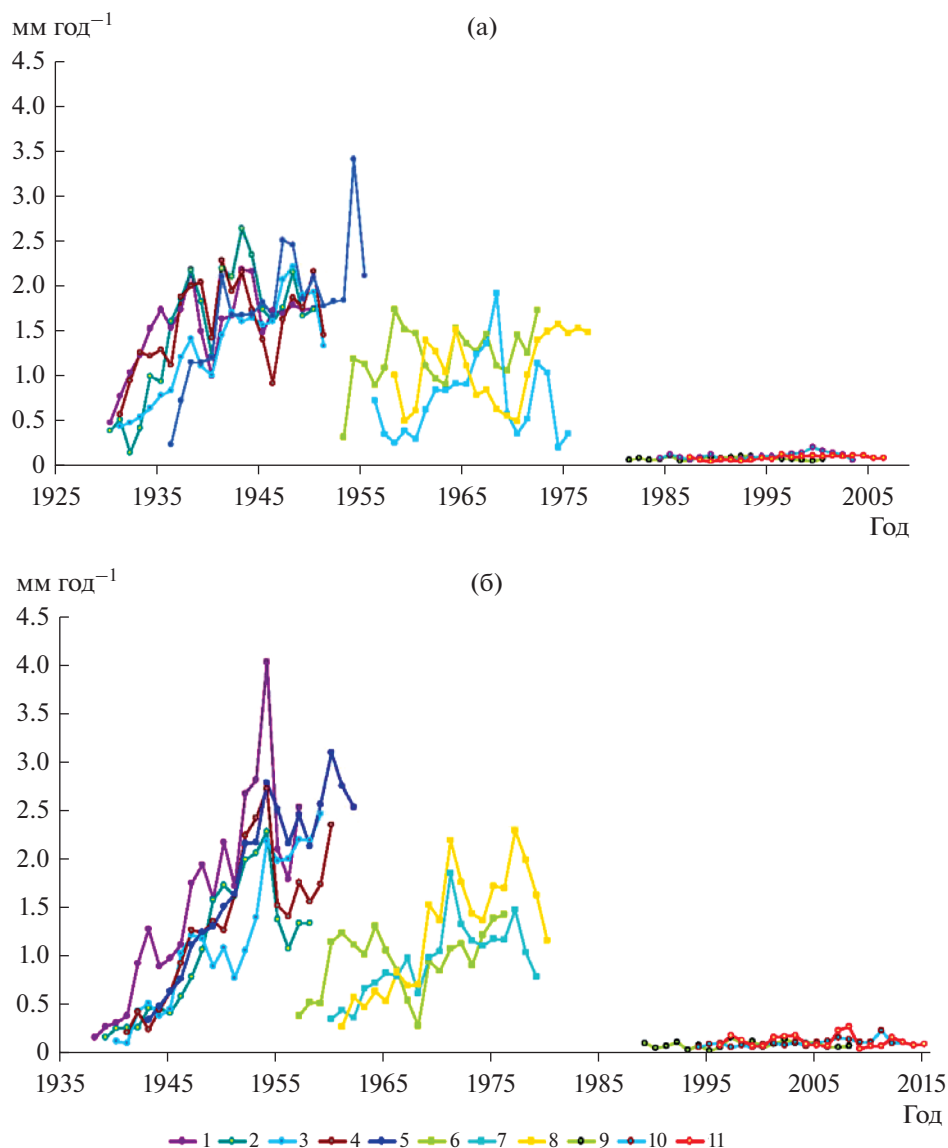
Примечание:  $N_{pop.}$  — численность (экз. га<sup>-1</sup>) разных поколений в составе ценопопуляции;  $N_{stand}$  — численность (экз. га<sup>-1</sup>) разных поколений в составе древостоя;  $M$  — величина запаса (м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>) разных поколений в составе древостоя. В числителе: абсолютное значение показателя, в знаменателе: относительная доля (%). “—” — поколение отсутствует.

статочно точно может быть аппроксимировано линейным ( $r = -0.76-0.98$ ) или экспоненциальным ( $r = -0.84-0.99$ ) уравнениями. Величина прироста за первые 5 лет снижается от 0.55–1.25 мм год<sup>-1</sup> у поколений, появившихся в первое десятилетие после пожара, до 0.09–0.16 мм год<sup>-1</sup> у особей, заселившихся через 50 и более лет после пожара; прирост за первые 20 лет снижается соответственно от 1.0–2.0 мм год<sup>-1</sup> до 0.1–0.3 мм год<sup>-1</sup> (рис. 2).

Наиболее высоким начальным приростом отличаются особи сосны, появившиеся в течение 1-го, реже первых 2–3-х десятилетних поколений (табл. 3, 4). Сравнение начального радиального прироста разных поколений сосны в исследованных сосновых лесах показало, что средний прирост особей 1-го поколения за первые 5 и 20 лет является примерно на 30% более высоким в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах по сравнению с лишайниковыми лесами и редколесьями (табл. 5). Средний начальный радиальный прирост особей сосны 2- и 3-го десятилетних послепожарных поколений соответственно на 30–40 и 45–50% выше в зеленомошных сосняках по сравнению с остальными типами сообществ. Начальный прирост всех последующих поколений сосны не имеет достоверных различий в разных типах сосновых лесов. Стабилизация начального прироста на нижнем пределе наблюдается через ~50 лет после пожара, его средняя величина за первые 5 и 20 лет составляет соответственно 0.10 и

0.14 мм год<sup>-1</sup> (табл. 5). Взаимная связь прироста разных поколений за первые 5 лет проявляется в единичных случаях и является слабой. Более четко выражена связь прироста разных поколений за первые 20 лет. Прирост 2-, 3- и 4-го поколений достоверно положительно скоррелирован с приростом 1-го поколения ( $r = 0.61-0.64$ ;  $p < 0.05$ ). Более поздние поколения не имеют связи с приростом 1-го поколения. Довольно тесная положительная связь ( $r = 0.80-0.89$ ;  $p < 0.01$ ) выявлена между приростом за первые 20 лет у 2- и 3-, 4- и 5-, 5- и 6-го поколений.

Численность особей в составе 1-го десятилетнего поколения сосны является существенно более высокой в зеленомошных лесах ( $K - W = 6.2$ ;  $p < 0.05$ ), чем в остальных типах сообществ. Различие средних величин достигает 8 крат ( $1623 \pm 453$  и  $201 \pm 60$  экз. га<sup>-1</sup>). Число особей сосны 2- и 3-го поколений не имеет значимых различий в разных типах сообществ и составляет в среднем, соответственно  $313 \pm 59$  и  $332 \pm 87$  экз. га<sup>-1</sup>. Согласно результатам множественного дисперсионного анализа густота древостоя (сформированного особями 1–3-го послепожарных 10-летних поколений) и тип леса в совокупности значимо влияют ( $F = 49.38$  и  $90.57$ ;  $p < 0.001$ ) на суммарную численность особей 4–7-го поколений, формирующих основу полога подроста (особи в возрасте более 20 лет). В сосняках зеленомошных при густоте древостоя более 1500 экз. га<sup>-1</sup> и доминировании зеленых мхов в составе напочвенного покрова (>80% по

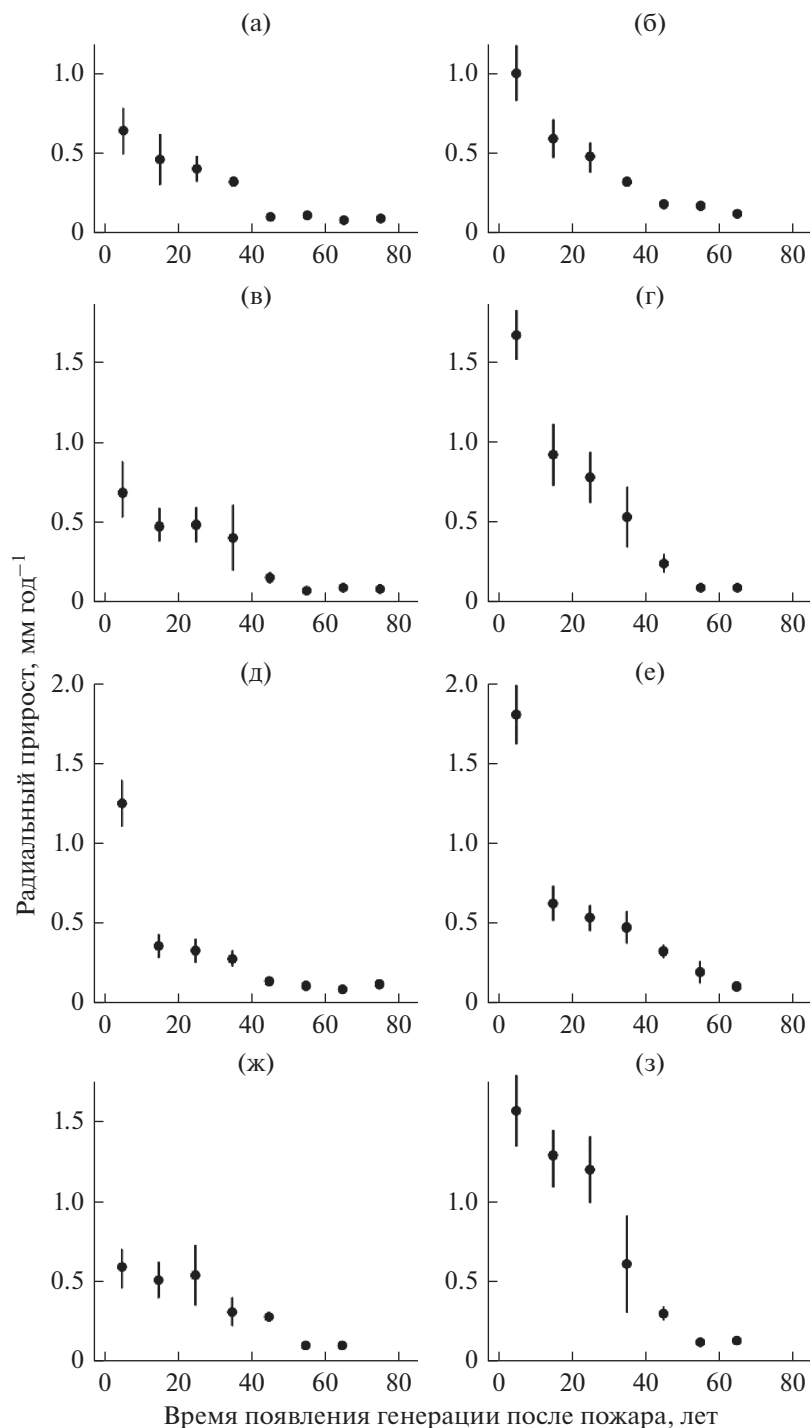


**Рис. 1.** Динамика радиального прироста особей сосны обыкновенной за первые 20 лет жизни в составе разных послепожарных поколений в сосняке лишайниковом (а) и сосняке зеленомошном (б) на территории Кольского полуострова. 1–5 особи первого 10-летнего поколения, 6–8 – особи третьего 10-летнего поколения; 9–11 особи шестого 10-летнего поколения.

покрытию) суммарная численность подроста 4–7-го послепожарных поколений является наиболее низкой ( $67 \pm 19$  экз. га<sup>-1</sup>). Наиболее высокая численность подроста ( $4206 \pm 15$  экз. га<sup>-1</sup>) регистрируется в сосняках лишайниковых, если густота древостоя не превышает 1000 экз. га<sup>-1</sup>. В лишайниковых редколесьях, сосняках лишайниковых с густотой древостоя более 1500 экз. га<sup>-1</sup> и сосняках лишайниково-зеленомошных плотность подроста составляет в среднем  $594 \pm 122$  экз. га<sup>-1</sup>.

Численность особей в составе отдельных поколений не влияет на величину их начального прироста. В частности, при 20-кратных различиях чис-

ленности особей 1-го послепожарного поколения (соответственно,  $1623 \pm 453$  и  $73 \pm 17$  экз. га<sup>-1</sup>) величина их среднего прироста за первые 20 лет может быть одинаковой (соответственно,  $1.52 \pm 0.25$  и  $1.56 \pm 0.45$  мм год<sup>-1</sup>). В то же время при отсутствии достоверных различий численности особей 2-го послепожарного поколения в разных типах сосновых лесов наблюдаются существенное (примерно 2-кратное) превышение начального прироста этого поколения в сосняках зеленомошных по сравнению с остальными типами сообществ. Густота древостоя, оказывая значимое влияние на плотность подроста, не влияет ( $K-W = 0.37-3.2$ ;  $p > 0.05$ ) на величину его начального прироста.



**Рис. 2.** Изменение начального радиального прироста (первые 5 (а, в, д, ж) и 20 (б, г, е, з) лет) генераций сосны обыкновенной в разных типах северотаежных сосновых лесов. а, б – сосновые лишайниковые редколесья; в, г – сосняки лишайниковые; д, е – сосняки лишайниково-зеленомошные; ж, з – сосняки зеленомошные.

Помимо типологической принадлежности сообществ, существенным фактором, оказывающим влияние на начальный прирост поколений сосны, является наличие на гари остатков допожарного соснового древостоя. Согласно результатам дисперсионного анализа, величина среднего годично-

го радиального прироста за первые 5 лет у 2-, 3- и 4-го поколений сосны в сообществах с наличием допожарного компонента ( $1-5 \text{ м}^2 \text{ га}^{-1}$ ) является на 35–40% более низкой, чем при его отсутствии в составе древостоя (табл. 5). При анализе прироста за первые 20 лет выявлена в целом аналогичная



Таблица 3. Радиальный прирост оседей обычной сосны обыкновенной за первые 5 и 20 лет жизни в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях

Пробная площадь	10-летние поколения								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
56	$C_5$	$0.35 \pm 0.08a^*$	$0.24 \pm 0.13b$	$0.26 \pm 0.09b$	$0.20 \pm 0.10b$	$0.13 \pm 0.03c$	$0.16 \pm 0.08c$	$0.11 \pm 0.03c$	$0.10 \pm 0.04c$
	$N$	7	14	36	13	4	3	14	15
56	$C_{5int}$	$0.35 \pm 0.08$	$0.24 \pm 0.10$	$(K-W = 3.84; p = 0.06)$			$0.11 \pm 0.04$	$(K-W = 2.86; p = 0.24)$	
	$C_{20}$	$0.58 \pm 0.2a$	$0.36 \pm 0.21b$	$0.36 \pm 0.17b$	$0.30 \pm 0.17b$	$0.15 \pm 0.06c$	$0.18 \pm 0.08c$	$0.12 \pm 0.03d$	—
92	$N$	6	14	36	13	4	3	14	—
	$C_{20int}$	$0.58 \pm 0.2$	$0.34 \pm 0.18$	$(K-W = 2.47; p = 0.29)$			$0.17 \pm 0.03$	$(K-W = 4.06; p = 0.11)$	$0.12 \pm 0.03d$
92	$C_5$	$0.64 \pm 0.26a$	$0.42 \pm 0.17b$	$0.37 \pm 0.15b$	—	$0.11 \pm 0.03c$	$0.12 \pm 0.05c$	$0.09 \pm 0.04c$	$0.11 \pm 0.03c$
	$N$	6	12	12	—	4	7	17	9
92	$C_{5int}$	$0.64 \pm 0.26$	$0.39 \pm 0.16$	$(K-W = 0.27; p = 0.60)$		$0.10 \pm 0.04$	$(K-W = 5.78; p = 0.22)$		
	$C_{20}$	$0.93 \pm 0.38a$	$0.55 \pm 0.17b$	$0.48 \pm 0.21b$	—	$0.17 \pm 0.01c$	$0.18 \pm 0.05c$	$0.13 \pm 0.03d$	—
96	$N$	6	12	12	—	4	7	15	—
	$C_{20int}$	$0.93 \pm 0.38$	$0.51 \pm 0.19$	$(K-W = 1.61; p = 0.2)$	$0.18 \pm 0.04$	$(K-W = 0.14; p = 0.71)$	$0.11 \pm 0.04c$	$0.13 \pm 0.03d$	$0.11 \pm 0.03c$
96	$C_5$	$0.83 \pm 0.50a$	$0.78 \pm 0.32a$	$0.28 \pm 0.20b$	—	$0.35 \pm 0.13b$	$0.11 \pm 0.04c$	$0.14 \pm 0.08c$	$0.11 \pm 0.03c$
	$N$	8	14	4	—	6	6	10	33
96	$C_{5int}$	$0.79 \pm 0.38$	$(K-W = 0.02; p = 0.89)$	$0.32 \pm 0.16$	$(K-W = 0.18; p = 0.67)$		$0.12 \pm 0.05$	$(K-W = 3.44; p = 0.33)$	
	$C_{20}$	$1.32 \pm 0.43a$	$1.36 \pm 0.40a$	$0.65 \pm 0.24b$	—	$0.46 \pm 0.14b$	$0.21 \pm 0.10c$	$0.20 \pm 0.09c$	—
96	$N$	10	12	4	—	6	6	7	—
	$C_{20int}$	$1.34 \pm 0.40$	$(K-W = 2.25; p = 0.13)$	$0.53 \pm 0.20$	$(K-W = 1.14; p = 0.29)$		$0.20 \pm 0.09$	$(K-W = 0.05; p = 0.83)$	
81	$C_5$	$0.69 \pm 0.35a$	$0.48 \pm 0.21b$	$0.51 \pm 0.24b$	$0.22 \pm 0.19c$	$0.16 \pm 0.07c$	$0.08 \pm 0.02d$	$0.10 \pm 0.04d$	$0.09 \pm 0.03d$
	$N$	5	21	25	3	9	14	52	11
81	$C_{5int}$	$0.69 \pm 0.35$	$0.50 \pm 0.22$	$(K-W = 0.34; p = 0.56)$	$0.18 \pm 0.10$	$(K-W = 0.08; p = 0.78)$	$0.09 \pm 0.03$	$(K-W = 2.64; p = 0.27)$	
	$C_{20}$	$1.68 \pm 0.31a$	$0.93 \pm 0.39b$	$0.80 \pm 0.32b$	$0.36 \pm 0.07c$	$0.25 \pm 0.12c$	$0.10 \pm 0.04d$	$0.10 \pm 0.04d$	—
82	$N$	5	21	26	3	9	14	48	—
	$C_{20int}$	$1.68 \pm 0.31$	$0.86 \pm 0.36$	$(K-W = 0.66; p = 0.42)$	$0.28 \pm 0.11$	$(K-W = 1.93; p = 0.16)$	$0.10 \pm 0.04$	$(K-W = 0.16; p = 0.69)$	
82	$C_5$	$0.57 \pm 0.23a$	$0.39 \pm 0.17b$	$0.14c$	$0.14 \pm 0.02c$	$0.12 \pm 0.05c$	$0.09 \pm 0.02c$	$0.11 \pm 0.04c$	$0.11 \pm 0.03c$
	$N$	32	10	1	6	6	4	14	21
82	$C_{5int}$	$0.57 \pm 0.23$	$0.39 \pm 0.17$		$0.11 \pm 0.04$	$(K-W = 9.23; p = 0.10)$			
	$C_{20}$	$0.96 \pm 0.36a$	$0.68 \pm 0.29b$	$0.21c$	$0.23 \pm 0.06c$	$0.19 \pm 0.03c$	$0.13 \pm 0.0d$	$0.15 \pm 0.04d$	—
97	$C_5$	$0.96 \pm 0.36$	$0.68 \pm 0.29$	$0.21 \pm 0.05$	$(K-W = 1.78; p = 0.41)$	$0.14 \pm 0.03$	$(K-W = 0.41; p = 0.52)$	$0.14 \pm 0.03$	$0.11 \pm 0.04c$
	$N$	20	22	33	4	1	0.07c	0.07c	18
97	$C_{5int}$	$0.54 \pm 0.24a$	$0.41 \pm 0.21$	$(K-W = 0.22; p = 0.89)$	$0.39 \pm 0.24b$	$0.07c$	$0.10 \pm 0.04$	$(K-W = 4.21; p = 0.24)$	
	$C_{20}$	$1.00 \pm 0.35a$	$0.67 \pm 0.32b$	$0.59 \pm 0.25b$	$0.32 \pm 0.18c$	$0.16d$	$0.10d$	$0.09 \pm 0.02d$	—
97	$N$	20	22	33	4	1	1	7	—
	$C_{20int}$	$1.00 \pm 0.35$	$0.62 \pm 0.28$	$(K-W = 0.78; p = 0.38)$	$0.32 \pm 0.18$	$0.10 \pm 0.03$	$(K-W = 2.74; p = 0.25)$		

Примечание: \* — буквенными индексами (a, b, c, d) отмечены значения, достоверно различающиеся при уровне значимости  $p < 0.05$  (критерий Краскелла–Уоллиса);  $C_5$ ,  $C_{20}$  — среднее значение (мм год<sup>-1</sup>) и стандартное отклонение радиального прироста за первые 5 и 20 лет;  $C_{5int}$ ,  $C_{20int}$  — среднее значение (мм год<sup>-1</sup>) и стандартное отклонение радиального прироста за первые 5 и 20 лет по выделенным временным интервалам; “—” — поколение отсутствует.

Таблица 4. Радиальный прирост особой сосны обыкновенной за первые 5 и 20 лет жизни в липайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесах

Пробная площадь	Показатели прироста поколений	10-летние поколения							
		1	2	3	4	5	6	7	8
75	$C_5$	$1.25 \pm 0.29a$	$0.36 \pm 0.15b$	$0.33 \pm 0.15b$	$0.34 \pm 0.04b$	$0.16 \pm 0.07c$	$0.08 \pm 0.01d$	$0.09 \pm 0.02d$	$0.12 \pm 0.04d$
	$N$	4	47	27	4	9	2	6	2
	$C_{5int}$	$1.25 \pm 0.29$	$0.35 \pm 0.15$ ( $K-W=0.73$ ; $p=0.69$ )	$0.33 \pm 0.15$ ( $K-W=0.73$ ; $p=0.69$ )		$0.16 \pm 0.07$	$0.09 \pm 0.03$ ( $K-W=3.73$ ; $p=0.15$ )		
	$C_{20}$	$1.81 \pm 0.37a$	$0.63 \pm 0.22b$	$0.54 \pm 0.16b$	$0.59 \pm 0.09b$	$0.31 \pm 0.09c$	$0.12 \pm 0.03d$	$0.11 \pm 0.01d$	
	$N$	4	47	27	4	9	2	5	
90	$C_{20int}$	$1.81 \pm 0.37$	$0.60 \pm 0.20$ ( $K-W=3.43$ ; $p=0.18$ )	$0.54 \pm 0.16b$ ( $K-W=3.43$ ; $p=0.18$ )		$0.31 \pm 0.09$	$0.11 \pm 0.02$ ( $K-W=0.6$ ; $p=0.44$ )		
	$C_5$	$0.70 \pm 0.31$	$0.28 \pm 0.15b$	$0.25 \pm 0.14b$	$0.17 \pm 0.04b$	$0.09 \pm 0.02c$	$0.08 \pm 0.02c$	$0.11 \pm 0.03c$	$0.13 \pm 0.03c$
	$N$	40	11	20	8	2	16	43	15
	$C_{5int}$	$0.70 \pm 0.31$	$0.24 \pm 0.13$ ( $K-W=1.75$ ; $p=0.42$ )	$0.24 \pm 0.13$ ( $K-W=1.75$ ; $p=0.42$ )		$0.10 \pm 0.03$ ( $K-W=14.2$ ; $p=0.01$ )			
	$C_{20}$	$1.24 \pm 0.44a$	$0.44 \pm 0.20b$	$0.36 \pm 0.19b$	$0.30 \pm 0.21b$	$0.13 \pm 0.01c$	$0.10 \pm 0.03c$	$0.12 \pm 0.03c$	
91	$N$	40	11	20	8	2	16	35	
	$C_{20int}$	$1.24 \pm 0.44$	$0.37 \pm 0.20$ ( $K-W=3.72$ ; $p=0.16$ )	$0.43 \pm 0.16b$	$0.16c$	$0.12 \pm 0.03c$	$0.12 \pm 0.04d$	$0.11 \pm 0.04d$	$0.10 \pm 0.02d$
	$C_5$	$1.10 \pm 0.47a$	$0.49 \pm 0.18b$	$0.43 \pm 0.16b$		$0.19 \pm 0.03c$	$0.12 \pm 0.04d$	$0.11 \pm 0.04d$	
	$N$	2	10	5	1	3	13	15	3
	$C_{5int}$	$1.10 \pm 0.47$	$0.47 \pm 0.17$ ( $K-W=0.54$ ; $p=0.46$ )	$0.54 \pm 0.19b$ ( $K-W=0.54$ ; $p=0.46$ )	$0.18 \pm 0.03$ ( $K-W=1.8$ ; $p=0.18$ )	$0.31 \pm 0.02c$	$0.12 \pm 0.04$ ( $K-W=0.33$ ; $p=0.85$ )	$0.14 \pm 0.04e$	
91	$C_{20}$	$2.08 \pm 0.37a$	$1.22 \pm 0.31b$	$0.93 \pm 0.35b$	$0.52c$	$0.31 \pm 0.02c$	$0.21 \pm 0.08d$	$0.14 \pm 0.04e$	
	$N$	2	10	5	1	3	13	15	
	$C_{20int}$	$2.08 \pm 0.37$	$1.14 \pm 0.34$ ( $K-W=2.0$ ; $p=0.16$ )	$0.93 \pm 0.35b$ ( $K-W=2.0$ ; $p=0.16$ )	$0.36 \pm 0.11$ ( $K-W=1.8$ ; $p=0.18$ )		$0.21 \pm 0.08$	$0.14 \pm 0.04$	
	$C_5$								
	$N$								
93	$C_5$	$0.77 \pm 0.27a$	$0.72 \pm 0.20a$	$0.45 \pm 0.06b$	$0.34 \pm 0.13b$				
	$N$	64	7	3	4				
	$C_{5int}$	$0.76 \pm 0.26$ ( $K-W=0.93$ ; $p=0.33$ )	$0.39 \pm 0.12$ ( $K-W=2.0$ ; $p=0.16$ )	$0.39 \pm 0.12$ ( $K-W=2.0$ ; $p=0.16$ )					
	$C_{20}$	$1.25 \pm 0.30a$	$0.88 \pm 0.26b$	$0.83 \pm 0.12b$	$0.40 \pm 0.09c$				
	$N$	64	7	3	4				
94	$C_{20int}$	$0.87 \pm 0.22$ ( $K-W=0.01$ ; $p=0.91$ )	$0.67a$	$0.77 \pm 0.18a$		$0.12c$	$0.10 \pm 0.01c$	$0.13 \pm 0.02c$	
	$C_5$	$0.83 \pm 0.28a$	$0.67a$	$0.77 \pm 0.18a$	$0.27 \pm 0.18b$	$0.12c$	$0.10 \pm 0.01c$	$0.13 \pm 0.02c$	
	$N$	26	1	4	2	1	2	3	
	$C_{5int}$	$0.82 \pm 0.26$ ( $K-W=0.48$ ; $p=0.79$ )	$1.37b$	$1.31 \pm 0.21b$	$0.25 \pm 0.07c$	$0.12c$	$0.11 \pm 0.01c$		
	$C_{20}$	$1.73 \pm 0.38a$	$1.37b$	$1.31 \pm 0.21b$		$0.12c$	$0.11 \pm 0.01c$		
94	$N$	26	1	4	2	1	2		
	$C_{20int}$	$1.32 \pm 0.19$ ( $K-W=0.00$ ; $p=1.0$ )	$1.32 \pm 0.19$ ( $K-W=0.00$ ; $p=1.0$ )	$0.55 \pm 0.33a$	$0.22 \pm 0.02b$	$0.11 \pm 0.01$ ( $K-W=1.5$ ; $p=0.22$ )	$0.10 \pm 0.01c$	$0.10 \pm 0.02c$	
	$C_5$	$0.59 \pm 0.25a$	$0.51 \pm 0.23a$	$0.55 \pm 0.33a$		$0.28 \pm 0.06b$	$0.10 \pm 0.01c$	$0.10 \pm 0.02c$	
	$N$	58	12	5	3	5	5	6	
	$C_{5int}$	$0.58 \pm 0.25$ ( $K-W=1.27$ ; $p=0.53$ )	$1.30 \pm 0.36b$	$1.26 \pm 0.39b$	$0.26 \pm 0.05$ ( $K-W=2.69$ ; $p=0.10$ )	$0.10 \pm 0.02$ ( $K-W=0.21$ ; $p=0.64$ )	$0.10 \pm 0.02$ ( $K-W=0.21$ ; $p=0.64$ )	$0.13 \pm 0.03c$	
99	$C_{20}$	$1.57 \pm 0.45a$	$1.30 \pm 0.36b$	$1.26 \pm 0.39b$	$0.31 \pm 0.08c$	$0.29 \pm 0.09c$	$0.12 \pm 0.02d$	$0.13 \pm 0.03c$	
	$N$	58	12	5	3	5	5	1	
	$C_{20int}$	$1.32 \pm 0.19$ ( $K-W=0.01$ ; $p=0.92$ )	$1.32 \pm 0.19$ ( $K-W=0.01$ ; $p=0.92$ )	$0.30 \pm 0.08$ ( $K-W=0.02$ ; $p=0.88$ )	$0.12 \pm 0.02$ ( $K-W=0.09$ ; $p=0.77$ )		$0.12 \pm 0.02$ ( $K-W=0.09$ ; $p=0.77$ )		
	$C_5$								
	$N$								

Примечание. Обозначения см. табл. 3.

**Таблица 5.** Начальный прирост (мм год<sup>-1</sup>) послепожарных поколений сосны обыкновенной в сообществах с разными ценоотическими характеристиками

Поколения	<i>L</i>	Прирост	<i>K-W</i>	<i>p</i>	<i>S<sub>pf</sub></i>	Прирост	<i>K-W</i>	<i>p</i>	<i>S<sub>bp</sub></i>	Прирост	<i>K-W</i>	<i>p</i>
<b>За первые 5 лет</b>												
1	>94	0.60 ± 0.16	4.0	<0.05	<1-5	0.73 ± 0.24	-	-	<1-3	0.73 ± 0.24	-	-
	10-65	0.87 ± 0.25										
2	>55	0.43 ± 0.16	4.7	<0.05	<1-5	0.56 ± 0.16	4.1	<0.05	<1-3	0.49 ± 0.16	-	-
	<20	0.62 ± 0.09										
3	>55	0.33 ± 0.11	5.3	<0.05	<1-5	0.46 ± 0.16	4.0	<0.05	<1-3	0.38 ± 0.16	-	-
	<20	0.59 ± 0.16										
4	<20-99	0.24 ± 0.09	-	-	<1-5	<1	5.2	<0.05	<1-3	<1	-	-
						0.29 ± 0.08				0.11 ± 0.03		
5	<20-99	0.16 ± 0.08	-	-	<1-5	0.16 ± 0.08	-	-	<1-3	0.25 ± 0.09	6.6	<0.01
						0.18 ± 0.03				0.11 ± 0.03		
6-7	<20-99	0.10 ± 0.02	-	-	<1-5	0.10 ± 0.02	-	-	<1-3	0.10 ± 0.02	-	-
<b>За первые 20 лет</b>												
1	<65	1.62 ± 0.33	4.3	<0.05	<1-5	<1	4.1	<0.05	<1	1.17 ± 0.39	4.2	<0.05
	>94	1.08 ± 0.38				1-3			1.70 ± 0.32			
2	<20	1.25 ± 0.24	4.0	<0.05	<1-5	<1	4.8	<0.05	<1-3	0.89 ± 0.38	-	-
	>55	0.77 ± 0.34										
3	<20	1.12 ± 0.23	6.3	<0.05	<1-5	<1	6.4	<0.05	<1-3	0.70 ± 0.34	-	-
	>55	0.56 ± 0.23										
4	<20-99	0.39 ± 0.15	-	-	<1-5	0.39 ± 0.15	-	-	<1	0.32 ± 0.10	-	-
						1-3			0.56 ± 0.06			
5	<20-99	0.22 ± 0.11	-	-	<1-5	0.22 ± 0.11	-	-	<1	0.16 ± 0.05	7.4	<0.01
						1-3			0.35 ± 0.07			
6-7	<20-99	0.14 ± 0.05	-	-	<1-5	0.14 ± 0.05	-	-	<1	0.13 ± 0.04	5.1	<0.05
						1-3			0.19 ± 0.04			

Примечание. *L* – доля лишайников (%) в общем проективном покрытии мохово-лишайникового яруса; *S<sub>pf</sub>* – сумма площадей сечений допожарной части древостоя, м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>; *S<sub>bp</sub>* – сумма площадей сечений березы пушистой, м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>. *K-W* – критерий Краскелла–Уоллиса; *p* – уровень значимости.

картина: достоверное снижение прироста (на 30–50%) регистрируется у 1-, 2- и 3-го послепожарных поколений сосны.

Положительное влияние на начальный радиальный прирост поколений сосны оказывает участие в составе сообществ березы пушистой (1–2.5 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>). Оно характерно в основном для лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесов, но может отмечаться и в лишайниковых редколесьях. Выполненный анализ показал, что этот фактор слабо сказывается на приросте за первые 5 лет, но его влияние четко проявляется у ряда поколений на величине прироста за первые 20 лет (табл. 5). В последнем случае при участии березы в составе древесного яруса регистрируется увели-

чение прироста 1-го послепожарного поколения (на 45%), а также 4, 5 и 6-го поколений (от 45% до 2 крат).

Изменение начального прироста поколений в послепожарном временном ряду имеет неравномерный характер. Достоверно выделяются 3–4 основных уровня значений (этапа динамики) начального радиального прироста, последовательно сменяющихся от первых послепожарных поколений к последним (табл. 6).

Годичный прирост за первые 5 лет на 1-, 2- и 3-ем этапах динамики в среднем одинаков во всех типах сосновых лесов и составляет, соответственно, 0.74 ± 0.25, 0.34 ± 0.09, 0.12 ± 0.03 мм год<sup>-1</sup>. Однако средние максимумы и минимумы прироста

**Таблица 6.** Параметры начального радиального прироста (мм год<sup>-1</sup>) сосны обыкновенной на разных этапах послепожарной динамики в разных типах сосновых лесов

Этап	Тип леса <sup>1</sup>	Средний	<i>K-W(p)</i>	Тип леса	Ср. максимум	<i>K-W(p)</i>	Тип леса	Ср. минимум	<i>K-W(p)</i>
<b>За первые 5 лет</b>									
I	1–4	0.74 ± 0.25	–	3	1.51 ± 0.10	4.8	3	0.64 ± 0.35	4.5
				1, 2, 4	1.11 ± 0.29	(<0.05)	1, 2, 4	0.20 ± 0.07	(<0.05)
II	1–4	0.34 ± 0.09	–	2, 3	0.81 ± 0.18	7.4	1–3	0.11 ± 0.05	5.4
				1, 4	0.48 ± 0.12	(<0.01)	4	0.18 ± 0.03	(<0.05)
III	1–4	0.12 ± 0.03	–	1–3	0.28 ± 0.08	4.1	1, 2	0.05 ± 0.01	5.0
				4	0.16 ± 0.06	(<0.05)	3, 4	0.08 ± 0.04	(<0.05)
<b>За первые 20 лет</b>									
I	3, 4	1.61 ± 0.33	4.3	3, 4	2.32 ± 0.28	5.9	1–4	0.79 ± 0.48	–
	1, 2	1.08 ± 0.38	(<0.05)	1, 2	1.67 ± 0.51	(<0.05)			
II	4	1.16 ± 0.25	5.3	1–4	1.32 ± 0.34	–	4	0.77 ± 0.21	5.8
	1–3	0.63 ± 0.25	(<0.05)				1–3	0.27 ± 0.16	(<0.05)
III	1–4	0.26 ± 0.09	–	1–4	0.38 ± 0.12	–	1–4	0.15 ± 0.08	–
IV	1–4	0.13 ± 0.03	–	1–4	0.18 ± 0.07	–	1–4	0.09 ± 0.02	–

Примечание. <sup>1</sup> Тип леса: 1 – сосновые лишайниковые редколесья, 2 – сосняки лишайниковые, 3 – сосняки лишайниково-зеленомошные, 4 – сосняки зеленомошные. *K-W* – критерий Краскелла–Уоллиса; *p* – уровень значимости.

ста, а также время и степень скачкообразных снижений прироста (переходов с одного этапа на другой) имеют определенные различия в разных типах сосновых лесов (табл. 6). В зеленомошных лесах 1-й этап динамики имеет большую продолжительность – 27 ± 6 лет по сравнению с остальными типами сообществ (в среднем 11 ± 3 года). Продолжительность 2-го этапа в зеленомошных сосняках (15 ± 6 лет) является, напротив, наиболее низкой среди других изученных типов сообществ, в которых она составляет в среднем 24 ± 7 лет. Время перехода на последний этап динамики в разных типах сообществ достоверно не различается и происходит в среднем через 41 ± 9 лет после пожара.

При переходе с 1 на 2-ой этап динамики снижение прироста за первые 5 лет является более резким в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах (в среднем на 61 ± 8%), чем в лишайниковых лесах и редколесьях (в среднем на 36 ± 13%). Второе скачкообразное снижение прироста существенно не различается в разных типах сообществ (в среднем на 62 ± 9%).

Наиболее высокие значения максимума и минимума радиального прироста за первые 5 лет (соответственно 1.51 ± 0.10 и 0.64 ± 0.35 мм год<sup>-1</sup>) на 1-ом этапе динамики характерны для лишайниково-зеленомошных сосновых лесов. В остальных

типах сообществ эти величины не различаются и в среднем составляют соответственно примерно 75 и 30% от вышеуказанных значений. В течение 2-го этапа более высокие максимумы начального радиального прироста регистрируются в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных лесах (в среднем 0.81 ± 0.18 мм год<sup>-1</sup>), в лишайниковых редколесьях и сосняках зеленомошных средний максимум на 40% ниже. Средние минимумы прироста в зеленомошных сосняках (0.18 ± 0.03 мм год<sup>-1</sup>) на 60% выше, чем в остальных типах сообществ. На 3-ем этапе средний максимум начального прироста в сосняках зеленомошных (0.16 ± 0.06 мм год<sup>-1</sup>) составляет не более 60% от соответствующей величины в других типах сообществ; а минимальные значения являются на 40% более низкими в лишайниковых сообществах по сравнению с лишайниково-зеленомошными и зеленомошными.

Анализ изменения радиального прироста поколений сосны за первые 20 лет показал, что в процессе послепожарной сукцессии в абсолютном большинстве случаев в сообществах достоверно выделяется четыре уровня его значений, то есть четыре основных этапа динамики. Временные границы скачкообразного снижения прироста в изученных типах сосновых лесов достоверно

не различаются при переходе с 1- на 2-ой (через  $11 \pm 3$  лет) и со 2- на 3-ий (через  $33 \pm 8$  лет) этапы. Переход на последний этап в лишайниковых редколесьях наблюдается на 20 лет позже (через  $67 \pm 6$  лет), чем в других типах сообществ (через  $47 \pm 7$  лет).

На 1-ом этапе величина среднего прироста поколений сосны за первые 20 лет в лишайниковых лесах и редколесьях является примерно на 35% более низкой, чем в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах, в которых она составляет в среднем  $1.61 \pm 0.33$  мм год<sup>-1</sup> (табл. 6). На 2-ом этапе наиболее высоким средним приростом ( $1.16 \pm 0.25$  мм год<sup>-1</sup>) отличаются зеленомошные леса; в остальных типах сообществ соответствующая величина является на 45% более низкой. На 3- и 4-ом этапах достоверных различий прироста особей сосны за первые 20 лет в разных типах сообществ не наблюдается, его средняя величина составляет соответственно  $0.26 \pm 0.09$  и  $0.13 \pm 0.03$  мм год<sup>-1</sup>.

Снижение среднего прироста на границе 1- и 2-го этапов является существенно более слабым в зеленомошных лесах (на  $24 \pm 6\%$ ), чем в остальных типах сообществ (на  $49 \pm 14\%$ ). Переход со 2 на 3-й этап связан во всех сообществах с одинаковым и довольно существенным (на  $64 \pm 11\%$ ) снижением прироста. Последнее снижение, отмечающее переход с 3-го на последний, 4-ый этап, наиболее слабо выражено в лишайниковых редколесьях ( $29 \pm 1\%$ ) по сравнению с другими типами сообществ (на  $58 \pm 15\%$ ).

Средний максимум прироста за первые 20 лет на 1-ом этапе динамики является более высоким в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах ( $2.32 \pm 0.28$  мм год<sup>-1</sup>) по сравнению с лишайниковыми сообществами, в которых его величина примерно на 30% ниже (табл. 6). Средний минимум в разных типах сообществ достоверно не различается и составляет  $0.79 \pm 0.48$  мм год<sup>-1</sup>. На 2-ом этапе величина среднего максимума прироста за первые 20 лет в разных типах сосновых лесов достоверно не различается  $1.32 \pm 0.34$  мм год<sup>-1</sup>, тогда как средний минимум имеет существенные различия: в зеленомошных лесах его величина ( $0.77 \pm 0.21$  мм год<sup>-1</sup>) почти в 3 раза выше, чем в остальных типах сообществ. На двух последних этапах величины среднего максимума и минимума в разных типах сосновых лесов не имеют существенных различий, на 3-ем этапе они составляют, соответственно,  $0.38 \pm 0.12$  и  $0.15 \pm 0.08$  мм год<sup>-1</sup>, на 4-ом этапе –  $0.18 \pm 0.07$  и  $0.09 \pm 0.02$  мм год<sup>-1</sup>.

Таким образом, на основе выполненного анализа было выявлено различие ряда параметров динамики начального радиального прироста послепожарных поколений сосны в разных группах сообществ. Есть параметры, которые достоверно различаются в группах лишайниковых лесов и

редколесий (1) и лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесов (2). Другие параметры имеют отличие в зеленомошных лесах или лишайниковых редколесьях (1) по сравнению с остальными типами сообществ (2). Для того, чтобы учесть все эти данные и на основе наиболее информативных параметров выделить достоверно различающиеся по динамике начального прироста поколений группы типов леса, проведен дискриминантный анализ, в котором использованы данные по приросту за первые 20 лет. По его результатам в исследованной выборке средневозрастных сосновых лесов достоверно выделяются три группы сообществ: первая включает лишайниковые сосновые леса и редколесья, вторая – сосняки лишайниково-зеленомошные, третья – сосняки зеленомошные. Предикторами, наиболее точно отражающими различия этих групп сообществ, являются: средний, максимальный и минимальный начальный прирост особей сосны в течение 1- и 2-го этапов динамики, процентное соотношение среднего прироста на 1- и 2-ом этапах динамики. Уровень значимости уравнений 1- и 2-ой дискриминантных функций:  $p < 0.001$  и  $p < 0.05$ . В уравнении 1-ой функции наиболее высокими значениями коэффициентов отличаются параметры прироста на 1-ом этапе динамики, в уравнении 2-ой функции – параметры прироста на 2-ом этапе динамики.

Во всех исследованных сообществах, независимо от их таксономической принадлежности, густоты, суммы площадей сечений и запаса древостоев, а также общей численности ценопопуляций сосны выявлен в целом однотипный характер изменения начального радиального прироста в ряду послепожарных поколений. Начальный прирост особей сосны обыкновенной, которые заселились на протяжении первых 3-х послепожарных десятилетий, в 3–10 раз превышает соответствующие величины у особей, появившихся в течение 3-х последних десятилетий. Полученные оценки среднего начального радиального прироста деревьев старших поколений сосны, формирующих основу средневозрастных древостоев, согласуются с соответствующими данными других авторов для того же региона (Alekseev, Soroka, 2002; Yarmishko, 2015).

Исследователями неоднократно подчеркивалась связь скорости роста деревьев сосны обыкновенной с типологической принадлежностью сообществ и густотой древостоев (Бузыкин и др., 2002; Усольцев, 2002; Цветков, 2002; Демаков и др., 2019). Установлено, что среднее значение прироста в молодых древостоях сосны, формирующихся в более сухих и бедных элементами питания местообитаниях (сосняки лишайниковые), на 20–30% ниже, чем на более богатых и влажных почвах в сообществах сосняков черничных. Проведенное нами исследование показало, что типо-

логические различия среднего прироста за первые 5 и 20 лет характерны только для деревьев, относящихся к первым трем 10-летним послепожарным поколениям, причем величина прироста в сосняках лишайниково-зеленомошных и зеленомошных на 30–50% выше, чем в лишайниковых лесах и редколесьях. Начиная с 4-го десятилетия после пожара начальный прирост поколений сосны в разных типах средневозрастных сосновых лесов достоверных различий не имеет.

В отношении типологических различий численности особей в составе отдельных послепожарных поколений можно отметить следующую закономерность: наиболее благоприятные условия для выживания всходов и семян сосны складываются на свежих горях зеленомошных сосновых лесов, о чем свидетельствует на порядок более высокая, чем в остальных типах сообществ, густота особей, заселившихся в первое десятилетие после пожара. Скорее всего, это обусловлено неполным выгоранием слоя подстилки, имеющего в зеленомошниках значительную толщину, поскольку наличие даже небольшого слоя органики существенно повышает влагоемкость субстрата на гари. В последующие два послепожарных десятилетия различия микроклиматических условий и влажности верхних горизонтов на горях разных типов сосновых лесов, по-видимому, относительно выравниваются благодаря формированию защитного покрова из трав, кустарничков и подроста березы. Это выражается в одинаковой в среднем густоте 2- и 3-го поколений сосны в лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сообществах. В дальнейшем, на протяжении 4-го и последующих десятилетий, по мере увеличения полноты и сомкнутости крон формирующегося древостоя, восстановления плотного зеленомошного покрова и толщины лесной подстилки, условия для прорастания семян и выживания всходов в сосняках зеленомошных становятся значительно менее благоприятными, чем в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сообществах. Это приводит к существенно более низкой численности новых поколений сосны, однако на их начальном приросте указанные факторы не сказываются: он остается в среднем одинаковым в разных типах сообществ и при разной густоте древостоев.

При анализе изменения начального прироста от поколения к поколению было установлено, что этот процесс, хотя и может быть удовлетворительно описан линейным уравнением, не является равномерным. Величина прироста изменяется скачкообразно. Первое скачкообразное снижение прироста происходит относительно рано — в абсолютном большинстве случаев через ~10 лет после пожара, второе — через 30–40 лет. Стабилизация начального прироста, обусловленная достижением минимальных значений, обеспечива-

ющих выживание особей сосны в конкретных условиях местообитания (типа леса), наблюдается через 40–50 лет после пожара. Снижение прироста при переходе с одной ступени на другую является довольно значительным — до 50–65%, особенно в середине и второй половине послепожарного периода. Главной его причиной является внутриволежничное конкурентное взаимодействие поколений. Восстановительная динамика параметров почвенного покрова и лесной подстилки не может являться причиной скачкообразного изменения начального прироста послепожарных поколений, поскольку представляет собой последовательный непрерывный процесс (Горшков, 1995; Горшков и др., 2005).

Более низкая скорость роста молодых генераций древесных растений по отношению к старшим — хорошо известное явление, причем в сосновых лесах, особенно в разреженных северотаежных, оно обусловлено в первую очередь корневой конкуренцией (Листов, 1986; Kuuluvainen et al., 1993). Это еще раз подтвердили результаты специальных исследований (Санникова, 2003; Санников и др., 2012). Однако этот фактор не может объяснить первое скачкообразное снижение начального радиального прироста особей сосны, которое в абсолютном большинстве случаев наблюдается уже через ~10 лет после пожара. Густота особей первого послепожарного 10-летнего поколения, как было показано на примере исследованных сообществ, не влияет на прирост 2-го поколения. Наиболее вероятной причиной того, что начальный прирост у особей, появившихся в течение 2-го послепожарного десятилетия, существенно более низкий, чем у особей, появившихся ранее, является 1.5–2-кратное увеличение содержания подвижных форм элементов минерального питания растений (кальция, калия, магния, фосфора, ряда микроэлементов) в верхних горизонтах почв (Neff et al., 2005; Сосорова и др., 2013; Дымов и др., 2014). Через 10 лет после пожара это положительное для развития подростка явление практически полностью сходит на нет, и начальный прирост вновь появляющихся поколений падает. Исключением является прирост особей сосны за первые 5 лет в зеленомошных сообществах, скачкообразное снижение которого происходит не через 10, а через 20–30 лет после пожара. Это можно объяснить более благоприятными для начальных стадий развития семян условиями на горях сосняков зеленомошных: в частности, наличием недогоревшего слоя подстилки, существенно повышающего обеспеченность субстрата элементами питания и влагой, что не характерно для лишайниковых и лишайниково-зеленомошных лесов.

Второе и последующие скачкообразные снижения начального прироста сосны, очевидно, связаны с повышением напряженности корневой конкуренции и уменьшением количества доступ-

ных для новых генераций сосны ресурсов питания и влаги. Известно, что к 30–40-летнему возрасту у деревьев сосны первых послепожарных поколений происходит переход от экстенсивного роста корневых систем к интенсивному. На фоне многократного снижения скорости нарастания стержневого и главных боковых корней резко возрастает степень насыщенности сосущими корнями корнеобитаемого пространства за счет прогрессирующего увеличения числа корней высоких порядков (Шиманюк, 1955; Калинин, 1978; Санникова 1979, 2003; Санников и др., 2012). Согласно имеющимся данным (Санникова, 1992; Санников и др., 2012), годичный прирост подроста сосны имеет значимую отрицательную связь с индексом корневой конкуренции древостоя ( $r = -0.54...-0.67$ ;  $\eta = 0.60-0.89$ ;  $p < 0.01$ ), который в свою очередь положительно связан с насыщенностью ризосферы тонкими корнями деревьев (Санникова, Локосова, 2001). Приведенные факты позволяют объяснить установленное в нашем исследовании второе, наиболее существенное скачкообразное снижение прироста новых поколений сосны, наблюдающееся примерно через 30–40 лет после пожара. Корненасыщенность верхних горизонтов почв является более высокой в сообществах с более высокой плотностью и продуктивностью древостоя. Было показано, что в редкостойных сообществах с лишайниковым покровом она примерно в 2 раза ниже, чем в лесах с участием в покрове лишайников и зеленых мхов. Интенсивность микоризации поглощающих корней в обоих случаях примерно одинакова, однако уровень жизненности и, соответственно, функциональной активности эктомикориз существенно выше при высокой корненасыщенности почв в более благоприятных условиях местообитания (Веселкин, 2001).

Анализируя результаты выполненного нами исследования, с учетом приведенных выше сведений, можно предположить следующее. По мере послепожарного формирования разных по густоте и сумме площадей сечений древостоев в разных типах сосновых лесов и связанной с этим разной корненасыщенности верхних почвенных горизонтов, а также компенсирующих эти различия механизмов, с течением времени происходит постепенное стирание различий в параметрах роста последовательно появляющихся поколений сосны. Типологические различия величин, хронологии и интенсивности изменения начального радиального прироста в ряду поколений проявляются почти исключительно в течение первых 30–40 лет после пожара, т.е. в течение выделенных 1- и 2-го этапов динамики. Указанная закономерность в концентрированном виде отражается в перечне предикторов, дискриминирующих типы сосновых лесов по параметрам начального радиального прироста послепожарных поколений сосны. Это позволяет заключить, что при давности

пожара более 40 лет конкурентное воздействие сформировавшегося разреженного низкоплотного древостоя на бедных и сухих почвах аналогично воздействию высокоплотного древостоя на более богатых и более увлажненных почвах.

Общеизвестно, что сохранившиеся допожарные деревья сосны существенно подавляют рост молодых генераций. Это явление в условиях северной тайги было исследовано, в частности, А.А. Листовым (1986). Согласно данным настоящего исследования наличие на гари деревьев допожарного происхождения оказывает значимое влияние на динамику начального радиального прироста первых трех послепожарных генераций сосны. Но в наибольшей степени его отрицательное влияние сказывается на приросте 2- и 3-го поколений, величина которого снижается примерно в 2 раза. При этом важно отметить, что этот вывод получен на основе анализа выборки сообществ (лишайниковые редколесья, сосняки лишайниковые, сосняки лишайниково-зеленомошные), в пределах которой средний прирост 2- и 3-го десятилетних поколений не имеет достоверных типологических различий. Зеленомошные сосновые леса, в которых прирост является в среднем достоверно более высоким, чем в остальных сообществах, не входят в эту выборку из-за отсутствия в древостоях изученных зеленомошных лесов допожарного компонента. Более слабая реакция начального прироста 1-го поколения на конкурентное воздействие со стороны допожарных деревьев (на приросте за первые 5 лет она вообще не проявляется) по сравнению со 2- и 3-ими поколениями, скорее всего, объясняется улучшением условий минерального питания в первые годы после пожара, о чем говорилось выше. Это явление может оказывать положительное влияние на прирост сеянцев сосны, появляющихся на гари в первые годы после пожара и в определенной степени уменьшать отрицательное влияние конкуренции со стороны допожарных деревьев сосны.

Значимым фактором, положительно влияющим на величину начального прироста поколений сосны, может выступать участие в составе сообществ березы пушистой. Этот вид является характерным компонентом древесного яруса северотаежных лесов и после пожара быстро восстанавливается за счет вегетативного возобновления. В районе исследований участие березы является наиболее значимым в лишайниково-зеленомошных сообществах, где она находит наиболее оптимальные условия. Сосняки лишайниково-зеленомошные более благоприятны для березы по уровню увлажнения, чем сосняки лишайниковые, и более благоприятны по уровню освещенности, чем сосняки зеленомошные. Однако заметное участие березы можно наблюдать и в некоторых зеленомошных сосновых лесах, и даже в лишайниковых редколесьях. В первом случае это, как правило, связано с

относительной неравномерностью пространственной структуры соснового древостоя, наличием участков с редким стоянием деревьев и лучшей освещенностью. В лишайниковых редколесьях участие березы, как показывают наши наблюдения, поддерживается при наличии выраженного микрорельефа (небольших понижений диаметром от 1.5 до 3 м), в которых, очевидно, складываются более благоприятные локальные условия увлажнения, о чем свидетельствует примесь зеленых мхов в составе напочвенного покрова. Следует признать, что установленное благоприятное влияние березы на начальную скорость роста 1-го послепожарного поколения может быть косвенным результатом выявленных различий его прироста по типам леса, хотя определенную роль может играть и улучшение характеристик среды на открытой гари за счет затенения и снижения перепадов температур. Что касается увеличения прироста 4, 5 и 6-го поколений, прирост которых одинаков в среднем во всех изученных типах сообществ, есть все основания предполагать, что в этом случае положительный эффект связан с обогащением верхнего горизонта почв питательными веществами в результате поступления быстро разлагающегося листового опада. Это особенно значимо для особей, появившихся через 30–60 лет после пожара и испытывающих существенное конкурентное воздействие со стороны предшествующих поколений сосны. В ряде работ можно найти указание на более высокие значения прироста сосны в высоту и по диаметру при наличии небольшой примеси березы в молодых сосновых лесах (Сеннов, 1963; Неволин, 1968; Луганский, Макаренко, 1976). Отдельными авторами отмечалось также улучшение условий почвенного питания и лучшее развитие корневой системы сосны в результате благотворного влияния микрофлоры ризосферы березы (Рахтеенко и др., 1976; Лебедев, 2010).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1) Влияние типа местообитания достоверно сказывается на величине начального (за первые 5 и 20 лет жизни) радиального прироста только первых 3-х послепожарных 10-летних поколений сосны, формирующих основу древостоя; прирост последующих поколений, находящихся под их конкурентным воздействием, одинаков во всех исследованных типах сообществ. Это означает, что конкурентное воздействие низкополнотного древостоя на бедных и сухих почвах аналогично воздействию высокополнотного древостоя на более богатых и более увлажненных почвах.

2) Снижение начального радиального прироста в ряду послепожарных поколений сосны обыкновенной отличается неравномерным, скачкообразным характером. В большинстве сообществ за послепожарный период продолжитель-

ностью 80 лет сменяется 3–4 уровня (ступени) значений начального радиального прироста.

3) Скорость изменения начального прироста, его средние, максимальные и минимальные значения на разных ступенях динамики зависят от типологической принадлежности сообществ. По совокупности признаков, характеризующих изменение начального прироста поколений сосны, в исследованной выборке сообществ достоверно выделяются три типологические группы: 1) лишайниковые сосновые леса и редколесья, 2) сосняки лишайниково-зеленомошные, 3) сосняки зеленомошные.

4) Наличие на гари остатков допожарного соснового древостоя приводит к снижению начального радиального прироста трех первых послепожарных поколений сосны. Повышенная доля участия березы пушистой в составе сообществ положительно влияет на прирост наиболее угнетенных поколений, появившихся через 30 и более лет после пожара.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С., Сорока А.Р.* Анализ долговременных тенденций роста *Pinus sylvestris* на северо-западе Кольского полуострова // Ботанический журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 59–75.
- Алексеев В.А., Ярмишко В.Т.* Влияние атмосферного загрязнения двуокисью серы с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северо-таежных древостоев // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 105–115.
- Битвинская Т.Т.* Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
- Боброва Л.И., Качурин М.Х.* Очерк растительности Монче-тундры // Труды Совета по изучению производительных сил АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 2. С. 95–121.
- Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г.* Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 2002. 150 с.
- Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 1990. 195 с.
- Веселкин Д.В.* Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с корневой конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 113–126.
- Ганичева С.Н., Лукина Н.В., Костина В.А., Никонов В.В.* Техногенная дигрессия и восстановительная сукцессия в хвойных лесах Кольского полуострова // Лесоведение. 2004. № 3. С. 57–67.
- Горшков В.В.* Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // Доклады АН России. 1993. Т. 333. № 6. С. 111–114.
- Горшков В.В.* Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера. Автореф. дис. ... д-ра.



- биол. наук. (03.00.05 – Ботаника) СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2001. 35 с.
- Горшков В.В. Послепожарное восстановление мохово-лишайникового яруса в сосновых лесах Кольского полуострова // Экология. 1995. № 3. С. 179–183.
- 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.
- Демаков Ю.П., Демитрова И.П., Нуреева Т.В., Симатова Т.Ю. Влияние начальной густоты и интенсивности изреживания древостоя в культурах сосны на прирост и плотность древесины // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 4(42). С. 26–40.
- Дымов А.А., Дубровский Ю.А., Габов Д.Н. Пирогенные изменения подзолов иллювиально-железистых (средняя тайга, Республика Коми) // Почвоведение. 2014. № 2. С. 144–154.
- Железнова О.С., Тобратов С.А. Влияние климата на радиальный прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в различных местообитаниях Мещерской низменности // Известия РАН. Серия географическая. 2019. Т. 5. С. 67–77.
- Иванова Е.А., Лукина Н.В. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении // Лесоведение. 2017. № 5. С. 47–58.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. Львов: Вища школа. 1978. 207 с.
- Кузьмин А.В., Полоскова Е.Ю., Гончарова О.А. Определение временных интервалов влияния температурных факторов на формирование радиального прироста в сосновых древостоях Кольского региона // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2011. Т. 14. № 3. С. 565–576.
- Кучеров С.Е., Мулдашев А.А. Радиальный прирост сосны обыкновенной в районе Карабашского медеплавильного комбината // Лесоведение. 2003. № 2. С. 43–49
- Лебедев Е.В. Фотосинтез, минеральное питание и биологическая продуктивность растений березы повислой и сосны обыкновенной при совместном выращивании // Лесной вестник. 2010. № 5. С. 15–19.
- Леса Кольского полуострова и их возобновление. М.: Изд-во. АН СССР, 1961. 188 с.
- Листов А.А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.
- Луганский Н.А., Макаренко Г.П. Влияние густоты и состава березово-сосновых молодняков на рост деревьев сосны // Леса Урала и хозяйство в них. 1976. Вып. 9. С. 84–89.
- Лукина Н.В., Сухарева Т.А., Исаева Л.Г. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука, 2005. 244 с.
- Матвеев С.М., Тимащук Д.А. Дендроклиматический анализ 200-летнего древостоя сосны обыкновенной в Воронежском биосферном заповеднике // Лесоведение. 2019. № 2. С. 93–104.
- Махныкина А.В., Верховец С.В., Кошурникова Н.Н. Воздействие нарушающих факторов различного происхождения на радиальный прирост в сосновых насаждениях Центральной Сибири // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 4. С. 476–482.
- Неволин О.А. Взаимодействие сосны и березы и рубки ухода в сосново-березовых насаждениях Архангельской области // Вопросы лесоустройства и таксации лесов Европейского Севера. 1968. Вып. 1. С. 95–103.
- Некрасова Т.П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1935. Т. 64. Вып. 2. С. 239–272.
- Никонов В.В., Переверзев В.Н. Почвообразование в Кольской субарктике. Л.: Наука, 1989. 168 с.
- Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.
- Полоскова Е.Ю., Гончарова О.А., Кузьмин А.В. Возрастные особенности и динамика радиального прироста сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Вестник Мурманского гос. техн. университета. 2013. Т. 16. № 3. С. 519–525.
- Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Труды Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–125.
- Рахтеенко Н.Н., Мартинович В.С., Крот Л.А., Кабашикова Г.И. О взаимодействии сосны и березы в чистых и смешанных насаждениях // Эколого-физиологические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Минск: Наука и техника, 1976. С. 67–94.
- Румянцев Д.Е. Влияние климатических факторов на рост сосны в Южной Карелии // Лесоведение. 2004. № 5. С. 73–75.
- Санникова Н.С. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов. Экология. 2003. № 2. С. 90–95.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 281 с.
- Санникова Н.С. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1979. С. 21–26.
- Санникова Н.С., Локосова Е.И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН. 2001. С. 73–94.
- Сеннов С.Н. Формирование молодняков на вырубках в сосновых борах // Сб. научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л.: ЛенНИИ лесного хозяйства, 1963. Вып. 7. С. 136–169.
- Сосорова С.Б., Меркушева М.Г., Убугунов Л.Л. Пирогенное изменение содержания микроэлементов в почвах и растениях сосновых лесов Западного Забайкалья // Сибирский экологический журн. 2013. № 5. С. 661–674.

- Ставрова Н.И., Горшков В.В. Влияние параметров лесных сообществ на семенную продуктивность и возобновление *Pinus sylvestris* L. на разных этапах послепожарных сукцессий на Европейском севере // Растительные ресурсы. 2004. Т. 40(3). С. 1–15.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия “Биогеография”. 2016. Т. 3. С. 10–28.
- Таранков В.И., Матвеев С.М. Радиальный прирост древостоев сосны обыкновенной в зоне действия промышленного загрязнения // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 1994. № 4. С. 47–51.
- Тюкавина О.Н., Лежнева С.В. Черты единства в природе сосны при разных условиях произрастания в Архангельском лесничестве // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2014. № 4. С. 98–111.
- Усолицев В.А. Фитомасса лесов северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 762 с.
- Цветков В.Ф. Состояние лесов и лесовозобновление в районе деятельности комбината “Североникель” в Мурманской области // Проблемы биосферы. 1985. Инф. бюлл. № 11. С. 39–60.
- Цветков В.Ф. Типы формирования насаждений на вырубках сосновых лесов Мурманской области // Лесоведение. 1986. № 3. С. 3–18.
- Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: Архангельский гос. техн. университет, 2002. 380 с.
- Цветков В.Ф., Чертовской В.Г. Классификационные типологические схемы и лесорастительное районирование Мурманской области. Архангельск: Архангельский институт леса и лесохимии, 1978. 35 с.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес. Архангельск: Изд-во Северного (Арктического) федерального университета, 2012. 312 с.
- Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Труды Геоморфологического института АН СССР. Сер. физико-географическая. 1934. Вып. 4. С. 1–377.
- Шиманюк А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР. 1955. 355 с.
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазена В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: ИЦ Красноярского гос. университета, 2000. 80 с.
- Щекалев Р.В., Гарханов С.Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение 2007. № 2. С. 45–50.
- Яковлев Б.А., Козлова Л.Г. Климатические карты: осадки, температура воздуха // Атлас Мурманской области. М.: Изд-во Главного управления геодезии и картографии при СМ СССР, 1971. С. 9–11.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Ярмишко В.Т. Ход роста *Pinus sylvestris* L. на северном пределе распространения в условиях атмосферного загрязнения // Известия Самарского НЦ РАН 2012. Т. 14. № 1(6). С. 1576–1580.
- Ярмишко В.Т., Игнатьева О.В. Многолетний импактный мониторинг состояния сосновых лесов в центральной части Кольского полуострова // Известия РАН. Сер. биологическая. 2019. № 6. С. 658–668.
- Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В., Лянгузов А.Ю. Изменение годовичного прироста стволов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения // Растительные ресурсы. 2017. Т. 53. № 4. С. 527–542.
- Alekseev A.S., Soroka A.R. Scots Pine Growth Trends in Northwestern Kola Peninsula as an Indicator of Positive Changes in the Carbon Cycle // Climatic change. 2002. V. 55(1–2). P. 183–196.
- Bigler Ch., Gričar J., Bugmann H., Čufar K. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir // Forest Ecology & Management. 2003. V. 199, Is. 2–3(11). P. 183–190.
- Das A. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests // Canadian Journal of Forest Research. 2012. V. 42(11). P. 1983–1995.
- Fedorkov A. Effect of heavy metal pollution of forest soil on radial growth of Scots pine // Forest Pathology. 2007. V. 37. № 2. P. 136–142.
- Kalela-Brundin M. Climatic information from tree-rings of *Pinus sylvestris* L. and reconstruction of summer temperatures back to AD 1500 in Femund-marka, Eastern Norway, using partial least squares regression (PSL) analysis // Holocene. 1999. № 9. P. 59–69.
- Katjutin P.N., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Lyanguzov A.Yu., Bakkal I.Ju., Mikhailov S.A. Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola peninsula // Silva Fennica V. 54. № 3. Article ID 10263. 10 p.
- Koprowski M., Przybylak R., Zielski A., Pospieszynska A. Tree rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a source of information about past climate in northern Poland // International J. Biometeorology. 2012. V. 56. P. 1–10.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T., Pukkala T. Factors related to seedlings growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system // Can. J. For. Res. 1993. V. 23. P. 2101–2109.
- Lindholm M., Lehtonen H., Koström T., Meriläinen J., Eronen M., Timonen M. Climatic signals extracted from ring-width chronologies of Scots pines from the northern, middle and southern parts of the boreal forest belt in Finland // Silva Fennica. 2000. V. 34/4. P. 317–330.
- Monserud R.A., Sterba H. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria // Forest Ecology & Management. 1996. V. 80. P. 57–80.

NASA National Aeronautics and Space Administration. Goddard Institute for Space Studies. GISS Surface Temperature Analysis, 2020. [https://data.giss.nasa.gov/gistemp/station\\_data\\_v4\\_globe](https://data.giss.nasa.gov/gistemp/station_data_v4_globe)

Neff J., Harden J., Gleixner G. Fire effect on soil organic matter content, composition and nutrients in boreal interior Alaska // *Canadian J. Forest Research*. 2005. V. 35. P. 2178–2187.

Nilsson U., Gemmel P. Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition // *Scandinavian J. Forest Research*. 1993. V. 8. P. 213–222.

Pärm H. Relationships between radial growth of Scots pine and climate in the northeastern industrial region of Estonia // *Forestry Studies*. 2002. V. 36. P. 47–61.

Pärm H. Radial growth of conifers in regions of different cement dust loads // *Proceedings of the Estonian Academy of Science. Biology, Ecology*. 2006. V. 55(2). P. 108–122.

Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola // *Memoires de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie*. Tail 2. Lapponia Ponoensis. 1923. P. 164–293.

Schweingruber F.H. Tree-Rings and environment. Dendroecology. Berne; Stuttgart; Vienna: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 1996. 609 p.

Wilson R.J.S., Luckman B.H., Esper J. A 500-year dendroclimatic reconstruction of spring/summer precipitation from the lower Bavarian Forest Region, Germany // *International Journal of Climatology*. 2005. V. 25(5). P. 611–630.

Yarmishko V.T. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia // *Forestry Ideas (Bulgaria)*. 2015. V. 21(2 (50)). P. 96–105.

## The Initial Radial Growth of Different Generations of the Scots Pine in Middle-Aged Forests of the Kola Peninsula

P. N. Katyutin<sup>1,\*</sup>, N. I. Stavrova<sup>1</sup>, V. V. Gorshkov<sup>1,2</sup>, I. Yu. Bakkal<sup>1</sup>, and S. A. Mikhailov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Professor Popov st. 2, Saint Petersburg, 197376 Russia

<sup>2</sup>Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy In. 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

\*E-mail: PauRussia@binran.ru

The study has been carried out in the western part of the Kola Peninsula in the middle course area of the river Liva (67°30'–68°10' N, 33°57'–34°21' E) in 4 types of communities: lichen-pine open woodlands, lichen-pine forests, lichen-green moss-pine forests and green moss-pine forests. On 12 permanent sampling plots the initial radial growth (over the first 5 and 20 years of life) was determined for Scots pines of different age groups, and its change depending on the time passed between the wildfire and the groups' appearance. It was studied using cores, cuts or saw cuts at the base of the trunk. The stepwise nature of 10-year old group's decrease in the initial growth in the post-fire timeline has been established, and it was found to have significant typological differences. The most important predictors of differences are the average, maximum and minimum values of the increase at the 1st and 2nd stages of dynamics and the ratio of the average increase values at the 1st and 2nd stages. It has been shown that the presence of pre-fire trees and an increased proportion of birch in the composition of emerging post-fire communities have a significant effect on the dynamics of the initial radial growth of post-fire generations of pine.

**Keywords:** Scots pine, initial growth, pre-fire component, froest stand, undergrowth, post-fire succession.

**Acknowledgements:** The study has been carried out within the framework of the state contract (№ AAAA-A18-118031590075-8) with the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

### REFERENCES

Alekseev A.S., Soroka A.R., Analiz dolgovremennykh tendentsii rosta *Pinus sylvestris* na severo-zapade Kol'skogo poluostrova (Analysis of the long-term trends of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) growth in the North-Western Kola peninsula), *Botanicheskii zhurnal*, 2003, Vol. 88, No. 6, pp. 59–75.

Alekseev A.S., Soroka A.R., Scots Pine Growth Trends in Northwestern Kola Peninsula as an Indicator of Positive Changes in the Carbon Cycle, *Climatic change*, 2002, Vol. 55(1–2), pp. 183–196.

Alekseev V.A., Yarmishko V.T., Vliyaniye atmosfernogo zagryazneniya dvuokis'yu sery s primes'yu tyazhelykh metall-ov na stroenie i produktivnost' severo-taehnykh drevostoev (Influence of atmospheric pollution with sulfur dioxide

with an admixture of heavy metals on the structure and productivity of northern taiga forest stands), In: *Lesnye ekosistemy i atmosferno zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, pp. 105–115.

Bigler Ch., Gričar J., Bugmanna H., Čufar K., Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir, *Forest Ecology & Management*, 2003, Vol. 199, Issue 2–3(11), pp. 183–190.

Bitvinskas T.T., *Dendroklimaticheskie issledovaniya* (Dendroclimatic studies), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1974, 172 p.

Bobrova L.I., Kachurin M.K., Ocherk rastitel'nosti Monche-tundry (Vegetation report of Monche-tundra), *Trudy Soveta po izucheniyu proizvoditel'nykh sil AN SSSR. Ser. Kol'skaya*, 1936, Vol. 2, pp. 95–121.

- Buzykin A.I., Pshenichnikova L.S., Sukhovol'skii V.G., *Gustota i produktivnost' drevesnykh tseozov* (The density and productivity of stand coenoses), Novosibirsk: Nauka, 2002, 150 p.
- Das A., The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests, *Canadian J. Forest Research*, 2012, Vol. 42(11), pp. 1983–1995.
- Demakov Y.P., Demitrova I.P., Nureeva T.V., Simatova T.Y., Vliyaniye nachal'noi gustoty i intensivnosti izrezhivaniya drevostoya v kul'turakh sosny na prirost i plotnost' drevesiny (The effect of initial density and thinning intensity of a pine stand on growth and wood density), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2019, No. 2(42), pp. 26–40.
- Dymov A.A., Dubrovsky Y.A., Gabov D.N., Pyrogenic changes in iron-illuvial podzols in the middle taiga of the Komi Republic, *Eurasian Soil Science*, 2014, Vol. 47, No. 2, pp. 47–56.
- Fedorkov A., Effect of heavy metal pollution of forest soil on radial growth of Scots pine, *Forest Pathology*, 2007, Vol. 37, No. 2, pp. 136–142.
- Ganicheva S.N., Lukina N.V., Kostina V.A., Nikonov V.V., Tekhnogennaya digressiya i vosstanovitel'naya suksessiya v khvoinykh lesakh Kol'skogo poluostrova (Technogenic degradation and demutation succession in coniferous forests of the Kola Peninsula), *Lesovedenie*, 2004, No. 3, pp. 57–67.
- Gorshkov V.V., Kharakteristiki vosstanovleniya lesnykh ekosistem posle pozharov (Characteristics of forest ecosystem restoration after fires), *Doklady Akademii nauk*, 1993, Vol. 333, No. 6, pp. 111–114.
- Gorshkov V.V., Poslepozharnoe vosstanovlenie mokhovolishainikovogo yarusa v sosnovykh lesakh Kol'skogo poluostrova (Post-fire restoration of the moss-lichen layer in the pine forests of the Kola Peninsula), *Ekologiya*, 1995, No. 3, pp. 179–183.
- Gorshkov V.V., *Poslepozharnoe vosstanovlenie sosnovykh lesov Evropeiskogo Severa. Avtoref. dis. d-ra. biol. nauk* (Postfire regeneration of pine forests in the North of European part of Russia. Extended abstract of Doctor's of biol. sci. thesis), St. Petersburg: Botanicheskii institut im. V.L. Komarova RAN, 2001, 35 p.
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakkal I.Y., Dinamika vosstanovleniya lesnoi podstilki v boreal'nykh sosnovykh lesakh posle pozharov (Post-fire restoration of forest litter in boreal pine forests), *Lesovedenie*, 2005, No. 3, pp. 37–45.
- Ivanova E.A., Lukina N.V., Var'irovaniye massy i fraktsionnogo sostava drevesnogo opada v sosnyakakh kustarnichkovo-lishainikovykh pri aerotekhnogennom zagryaznenii (Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub-lichen pine forests under aerial technogenic pollution), *Lesovedenie*, 2017, No. 5, pp. 47–58.
- Kalela-Brundin M., Climatic information from tree-rings of *Pinus sylvestris* L. and reconstruction of summer temperatures back to AD 1500 in Femund-marka, Eastern Norway, using partial least squares regression (PSL) analysis, *Holocene*, 1999, No. 9, pp. 59–69.
- Kalinin M.I., *Modelirovaniye lesnykh nasazhdenii* (Forestry Modeling), Lviv: Vishcha shkola, 1978, 207 p.
- Katjutin P.N., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Lyanguzov A.Yu., Bakkal I.Ju., Mikhailov S.A., Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola peninsula, *Silva Fennica*, Vol. 54, No. 3, Article ID 10263. 10 p.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Koprowski M., Przybylak R., Zielski A., Pospieszynska A., Tree rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a source of information about past climate in northern Poland, *International J. Biometeorology*, 2012, Vol. 56, pp. 1–10.
- Kucherov S.E., Muldashev A.A., Radial'nyi prirost sosny obyknovЕННОЙ v raione Karabashskogo medeplavil'nogo kombinata (Radial increment of Scotch pine in the vicinity of the Karabash copper smelter), *Lesovedenie*, 2003, No. 2, pp. 43–49.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T., Pukkala T., Factors related to seedlings growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system, *Can. J. For. Res.*, 1993, Vol. 23, pp. 2101–2109.
- Kuz'min A.V., Poloskova E.Y., Goncharova O.A., Opredeleniye vremennykh intervalov vliyaniya temperaturnykh faktorov na formirovaniye radial'nogo prirosta v sosnovykh drevostoyakh Kol'skogo regiona (Temporal intervals of temperature factors influence on formation of radial increments in pine stands of the Kola Region), *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2011, Vol. 14, No. 3, pp. 565–576.
- Lebedev E.V., Fotosintez, mineral'noe pitaniye i biologicheskaya produktivnost' rastenii berezy povisloi i sosny obyknovЕННОЙ pri sovместном vyrashchivanii (Photosynthesis, mineral nutrition and biological productivity of silver birch and Scots pine plants in mixed stands), *Lesnoi vestnik*, 2010, No. 5, pp. 15–19.
- Lesy Kol'skogo poluostrova i ikh vozobnovleniye*, (Forest of Kola Peninsula and their recovery), Moscow: Izd-vo. AN SSSR, 1961, 188 p.
- Lindholm M., Lehtonen H., Koström T., Meriläinen J., Eronen M., Timonen M., Climatic signals extracted from ring-width chronologies of Scots pines from the northern, middle and southern parts of the boreal forest belt in Finland, *Silva Fennica*, 2000, Vol. 34/4, pp. 317–330.
- Listov A.A., *Bory-belomoshniki* (Lichen pine forest), Moscow: Agropromizdat, 1986, 179 p.
- Luganskii N.A., Makarenko G.P., Vliyaniye gustoty i sostava berezovo-sosnovykh molodnyakov na rost derev'ev sosny (Influence of the density and composition of birch-pine young stands on the growth of pine trees), *Lesy Urala i khozyaistvo v nikh*, 1976, Vol. 9, pp. 84–89.
- Lukina N.V., Sukhareva T.A., Isaeva L.G., *Tekhnogennyye digressii i vosstanovitel'nye suksessii v severotaezhnykh lesakh* (Technogenic digression and secondary successions in the northern taiga forests), Moscow: Nauka, 2005, 245 p.
- Makhnykina A.V., Verkhovets S.V., Koshurnikova N.N., The effect of various disturbing factors on the radial increment in pine forests of Central Siberia, *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 4, pp. 470–476.
- Matveev S.M., Timashchuk D.A., Dendroclimatic assessment of a 200-year-old Scots pine stand in the Voronezh Biosphere Reserve, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 682–691.
- Monserud R.A., Sterba H., A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest

- stands in Austria, *Forest Ecology & Management*, 1996, Vol. 80, pp. 57–80.
- NASA National Aeronautics and Space Administration. Goddard Institute for Space Studies. GISS Surface Temperature Analysis, 2020. Available at: [https://data.giss.nasa.gov/gistemp/station\\_data\\_v4\\_globe](https://data.giss.nasa.gov/gistemp/station_data_v4_globe)
- Neff J., Harden J., Gleixner G., Fire effect on soil organic matter content, composition and nutrients in boreal interior Alaska, *Canadian J. Forest Research*, 2005, Vol. 35, pp. 2178–2187.
- Nilsson U., Gemmel P., Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition, *Scandinavian J. Forest Research*, 1993, Vol. 8, pp. 213–222.
- Nekrasova T.P., Oчерк rastitel'nosti Laplandskogo zapovednika (Vegetation report of the Lapland Nature Reserve), *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei*, 1935, Vol. 64, No. 2, pp. 239–272.
- Nevolin O.A., Vzaimodeistvie sosny i berezy i rubki ukhoda v sosново-berezovykh nasazhdeniyakh Arkhangel'skoi oblasti (The interaction of pine and birch and improvement cutting in pine and birch plantations of the Arkhangelsk region), *Voprosy lesoustroystva i taksatsii lesov Evropeiskogo Severa*, 1968, Vol. 1, pp. 95–103.
- Nikonov V.V., Pereverzev V.N., *Pochvoobrazovanie v Kol'skoi subarktike* (Soil formation in the Kola subarctic), Leningrad: Nauka, 1989, 168 p.
- Pärn H., Radial growth of conifers in regions of different cement dust loads, *Proceedings of the Estonian Academy of Science. Biology, Ecology*, 2006, Vol. 55(2), pp. 108–122.
- Pärn H., Relationships between radial growth of Scots pine and climate in the northeastern industrial region of Estonia, *Forestry Studies*, 2002, Vol. 36, pp. 47–61.
- Pereverzev V.N., *Lesnye pochvy Kol'skogo poluostrova* (Forest soils of Kola Peninsula), Moscow: Nauka, 2004, 232 p.
- Poloskova E.Y., Goncharova O.A., Kuz'min A.V., Vozrastnye osobennosti i dinamika radial'nogo prirosta sosny obyknovnoy na Kol'skom poluostrove (Age characteristics and dynamics of the radial growth of Scots pine on the Kola Peninsula), *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2013, Vol. 16, No. 3, pp. 519–525.
- Pushkina N.M., Estestvennoe vozobnovlenie rastitel'nosti na lesnykh garyakh (Natural revegetation on forest burned areas), *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1960, Vol. 4, pp. 5–125.
- Rakhteenko H.H., Martinovich B.C., Krot L.A., Kabashnikova G.I., O vzaimodeistvii sosny i berezy v chistykh i smeshannykh nasazhdeniyakh (On the interaction of pine and birch in pure and mixed plantations), In: *Ekologo-fiziolicheskie osnovy vzaimodeistviya rastenii v fitotsenozakh* (Ecological and physiological bases of the interaction of plants in phytocenoses), Minsk: Nauka i tekhnika, 1976, pp. 67–94.
- Regel K., Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola, In: *Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie*, Tail 2. Lapponia Ponoensis, 1923, pp. 164–293.
- Rumyantsev D.E., Vliyanie klimaticheskikh faktorov na rost sosny v Yuzhnoi Karelii (Influence of climatic factors on growth of pine in Southern Karelia), *Lesovedenie*, 2004, No. 5, pp. 73–75.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V., *Oчерki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii* (Outlines of theory of forest populational biology), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2012, 272 p.
- Sannikova N.S., K kolichestvennoi otsenke kornevoi konkurentsii odinochnogo dereva sosny (To a quantitative assessment of the root competition of a single pine tree), In: *Ekologicheskie issledovaniya v lesnykh i lugovykh biogeotsenozakh ravninnogo Zaural'ya* (Ecological research in forest and meadow biogeocenoses of the plain Trans-Urals), Sverdlovsk: UNTs AN SSSR, 1979, pp. 21–26.
- Sannikova N.S., Lokosova E.I., Mikroekosistemnyi analiz strukturno-funktsional'nykh svyazei v lesnykh biogeotsenozakh (Microecosystem analysis of structural and functional relationships in forest biogeocenoses), In: *Geneticheskie i ekologicheskie issledovaniya v lesnykh ekosistemakh* (Genetic and ecological studies in forest ecosystems), Ekaterinburg: UrO RAN, 2001, pp. 73–94.
- Sannikova N.S., Microecosystem analysis of the structure and functions of forest biogeocenoses, *Russian J. Ecology*, 2003, Vol. 34, No. 2, pp. 80–85.
- Schweingruber F.H., *Tree-Rings and environment. Dendroecology*. Berne; Stuttgart; Vienna: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 1996, 609 p.
- Sennoy S.N., Formirovanie molodnyakov na vyрубkakh v sosnovykh borakh (Formation of young stands in clearings of pine forests), In: *Sb. nauchno-issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaistvu* (Collection of scientific research papers on forestry), Leningrad: LenNII lesnogo khozyaistva, 1963, Vol. 7, pp. 136–169.
- Shchekalev R.V., Tarkhanov S.N., Radial'nyi prirost sosny obyknovnoy pri aerotekhnogennom zagryaznenii v basseine Severnoi Dviny (The radial increment of *Pinus sylvestris* under aerotechnogenic pollution in the Severnaya Dvina River Basin), *Lesovedenie*, 2007, No. 2, pp. 45–50.
- Shimanyuk A.P., *Estestvennoe vozobnovlenie na kontsentrirovannykh vyrubkakh* (The natural revegetation on concentrated felling), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1955, 355 p.
- Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirilyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Naurzbaev M.M., Khantemirov R.M., *Metody dendrokronologii. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoi informatsii (Methods of dendrochronology. Fundamental of dendrochronology. Collection of data from tree-rings)*, Krasnoyarsk: Izd-vo KrasGU, 2000, Vol. 1, 80 p.
- Sosorova S.B., Merkusheva M.G., Ubugunov L.L., Pyrogenic changes in microelement content in soils and plants from the pine forests of Western Transbaikal, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 5, pp. 499–508.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Formirovanie struktury tsenopopulyatsii lesoobrazuyushchikh vidov v protsesse poslepozharnogo vosstanovleniya severotaezhnykh lesov (Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, No. 3, pp. 10–28.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Vliyanie parametrov lesnykh soobshchestv na semennuyu produktivnost' i vozobnovlenie *Pinus sylvestris* L. na raznykh etapakh poslepozharnykh suktessii na Evropeiskom severe (Effect of characteristics of forest community on seed production and regrowth of *Pinus sylvestris* L. at differing stages of postfire successions in the European North), *Rastitel'nye resursy*, 2004, Vol. 40, No. 3, pp. 1–15.

- Tarankov V.I., Matveev S.M., Radial'nyi prirost drevostoev sosny obyknovЕННОй v zone deystviya promyshlennogo zagryazneniya (Radial growth of Scots pine stands in the area of industrial pollution), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 1994, No. 4, pp. 47–51.
- Tsinzerling Y.D., Geografiya rastitel'nogo pokrova Severo-Zapada evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation cover geography of the North-West of the European part of the USSR), *Trudy Geomorfologicheskogo instituta AN SSSR. Seriya fiziko-geograficheskaya*, 1934, Vol. 4, No. 1–377.
- Tsvetkov V.F., Chertovskoi V.G., *Klassifikatsionnye tipologicheskie skhemy i lesorastitel'noe raionirovanie Murmanskoi oblasti* (Classification typological schemes and forest zoning of the Murmansk region), Arkhangel'skii institut lesa i lesokhimii, 1978, 35 p.
- Tsvetkov V.F., *Sosnyaki Kol'skoi lesorastitel'noi oblasti i vedenie khozyaistva v nikh* (Forestry in pine woodlands of Kola forest region), Arkhangel'sk: Izd-vo AGTU, 2002, 380 p.
- Tsvetkov V.F., Sostoyanie lesov i lesovozobnovlenie v raione deyatel'nosti kombinata "Severonikel'" v Murmanskoi oblasti (State of forests and reforestation in the area of activity of the Severonikel plant in the Murmansk region), *Problemy biosfery*, 1985, No. 11, pp. 39–60.
- Tsvetkov V.F., Tipy formirovaniya nasazhdenii na vyrubkakh sosnovykh lesov Murmanskoi oblasti (Types of forest stand formation in clearings of pine forests in the Murmansk region), *Lesovedenie*, 1986, No. 3, pp. 3–18.
- Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V., *Promyshlennoe zagryaznenie okruzhayushchei sredy i les* (Industrial pollution of environment and forest), Arkhangel'sk: Izd-vo SAFU, 2012, 315 p.
- Tyukavina O.N., Lezhneva S.V., Cherty edinstva v priroste sosny pri raznykh usloviyakh proizrastaniya v Arkhangel'skom lesnichestve (Unity features at pine growth in different conditions of sprouting in Arkhangel'sk forestry), *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*, 2014, No. 4, pp. 98–11.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa lesov Severnoi Evrazii. Normativy i elementy geografii* (Forest biomass of Northern Eurasia. Norms and elements of geography), Yekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2002, 762 p.
- Veselkin D.V., Struktura ektomikoriz sosny obyknovЕННОй v svyazi s kornevoi konkurensiei drevostoya (The structure of Scots pine ectomycorrhizae in connection with the root competition of the stand), In: *Geneticheskie i ekologicheskie issledovaniya v lesnykh ekosistemakh* (Genetic and ecological investigations in forest ecosystems), Ekaterinburg: UrO RAN, 2001, pp. 113–126.
- Vliyanie promyshlennogo atmosfernogo zagryazneniya na sosnovye lesa Kol'skogo poluostrova (The effect of industrial atmospheric pollution on pine forests of Kola Peninsula), Leningrad: Izd-vo BIN AN SSSR, 1990, 195 p.
- Wilson R.J.S., Luckman B.H., Esper J., A 500-year dendroclimatic reconstruction of spring/summer precipitation from the lower Bavarian Forest Region, Germany, *International J. Climatology*, 2005, Vol. 25(5), pp. 611–630.
- Yakovlev B.A., Kozlova L.G., Klimaticheskie karty: osadki, temperatura vozdukh (Climatic maps: weather elements, air temperature), In: *Atlas Murmanskoi oblasti* (Atlas of the Murmansk region), Moscow: Izd-vo Glavnogo upravleniya geodezii i kartografii pri SM SSSR, 1971, pp. 9–11.
- Yarmishko V.T., Ignateva O.V., Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula, *Biology Bulletin*, 2019, Vol. 46, No. 6, pp. 636–645.
- Yarmishko V.T., Khod rosta *Pinus sylvestris* L. na severnom predele rasprostraneniya v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya (The course of growth of a *Pinus sylvestris* L. in the northern limit of distributions in the conditions air pollution), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2012, Vol. 14, No. 1(6), pp. 1576–1580.
- Yarmishko V.T., Lyanguzova I.V., Lyanguzov A.Y., Izmene-nie godichnogo prirosta stvolov *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) pri snizhenii aerotekhnogennogo zagryazneniya (Changes in the annual increment of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) stems under reduction of air technogenic pollution), *Rastitel'nye resursy*, 2017, Vol. 53, No. 4, pp. 527–542.
- Yarmishko V.T., Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia, *Forestry Ideas (Bulgaria)*, 2015, Vol. 21(2 (50)), pp. 96–105.
- Yarmishko V.T., *Sosna obyknovennaya i atmosferno zagryaznenie na Evropeiskom Severe* (The Scots pine and the atmospheric contamination in North Europe), St. Petersburg: Izd-vo NII Khimii SpbGU, 1997, 210 p.
- Zheleznova O.S., Tobratov S.A., Vliyanie klimata na radial'nyi prirost sosny obyknovЕННОй (*Pinus sylvestris* L.) v razlichnykh mestoobitaniyakh Meshcherskoi nizmennosti (Influence of climate on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in different habitats of Meshchera Lowland), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2019, Vol. 5, No. 67–77.