

ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 574.32: 582.475.4 (470.21)

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ В ПОСТПИРОГЕННЫХ СЕВЕРОТАЁЖНЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

В. В. Горшков, Н. И. Ставрова, Е. А. Волкова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук,
Российская Федерация, 197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2
E-mail: nstavrova@gmail.com

*Исследовано разнообразие вариантов возрастной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. в северотаёжных лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах, сформировавшихся после пожаров давностью 78–87 лет на территории Кольского полуострова. Установлено, что для изученных ценопопуляций сосны, имеющих широкий диапазон полноты (от 6 до 29 м²·га⁻¹) и густоты (от 300 до 3000 экз./га) древостоев, характерны три основных формы возрастных распределений: положительно асимметричная, бимодальная и отрицательно асимметричная. На основе дискриминантного анализа выявлены параметры-предикторы (соотношение покрытий мхов и лишайников в напочвенном покрове, покрытие лишайников р. *Cladonia*, густота и сумма площадей сечений древостоя, толщина лесной подстилки), позволяющие прогнозировать характер возрастной структуры ценопопуляций сосны обыкновенной в северотаёжных лесах начальных стадий постпирогенных сукцессий (~70–100 лет после пожара).*

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L.; ценопопуляции; постпирогенные сукцессии; возрастная структура; северная тайга; Кольский полуостров.

Введение. На территории Кольского полуострова в настоящее время около половины площади сосновых лесов занимают сообщества, возникшие на месте рубок и сопутствовавших им пожаров в 20–30-е и 50–60-е годы прошлого века. Разнообразие путей формирования северотаёжных сосновых лесов после различных антропогенных нарушений, типология вырубков и вырубков-гарей, условия их обсеменения и динамики процессов естественного возобновления, структура и продуктивность восстанавливающихся древостоев на территории Кольского полуострова послужили предметом многочисленных исследований [1–14].

Анализируя комплекс параметров и процессов, объединяемых широко используемыми в лесоведении понятиями «формирование насаждений» и «единый лесообразовательный процесс», В. Ф. Цветков [15] подчёркивает особое значение изучения возрастной структуры лесообразующих видов и её динамики. Такие исследования, учитывая необходимость их проведения на ценопопуляционном уровне, в сообществах разной типологической принадлежности и разного сукцессионного статуса, в сосновых лесах Европейского севера пока ещё немногочисленны [16–22].

© Горшков В. В., Ставрова Н. И., Волкова Е. А., 2016.

Для цитирования: Горшков В. В., Ставрова Н. И., Волкова Е. А. Возрастная структура ценопопуляций сосны в постпирогенных северотаёжных лесах Кольского полуострова // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 1 (29). С. 5–19.

Цель нашего исследования состояла в оценке разнообразия типов возрастной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. и факторов их формирования в лесах Кольского полуострова, возникших на горах с давностью пожаров ~80–90 лет.

Объекты и методика. Исследования выполнены на территории Кольского полуострова в 2007–2014 гг. в северотаёжных сосновых лесах и редколесьях, сформировавшихся после интенсивных пожаров 1926 и 1935 гг. в результате которых дожарные древостои сосны были уничтожены практически полностью (на 70–100 % по сумме площадей сечений). Сбор данных проведён на 11 постоянных пробных площадях (ППП) размером 0,10–0,15 га, представляющих сообщества четырёх типов: сосновые лишайниковые редколесья *Subpinetum cladinosum* (3 ППП), сосняки лишайниковые *Pinetum cladinosum* (3 ППП), сосняки лишайниково-зеленомошные *Pinetum cladinoso-hylocomiosum* (3 ППП) и сосняки зеленомошные *Pinetum hylocomiosum* (2 ППП). Типологическая принадлежность сообществ определена на основе соотношения покрытий зелёных мхов и лишайников в мохово-лишайниковом ярусе [23]. К лишайниковым лесам и редколесьям были отнесены сообщества с долей участия лишайников в напочвенном покрове более 70 %; к лишайниково-зеленомошным лесам – от 30 до 70 %; к зеленомошным – менее 30 %. Среди лишайниковых сообществ, как особый тип, были выделены редколесья, отличающиеся наиболее низкой суммой площадей сечения древесного яруса ($<10 \text{ м}^2 \cdot \text{га}^{-1}$).

Лишайниковые сосновые леса и редколесья, а также сосняки лишайниково-зеленомошные расположены на вершинах и склонах холмов, а также гряд и речных террас, сложенных песчаными, часто завалуненными ледниковыми и водноледниковыми отложениями. На этих высоко водопроницаемых и бедных элементами минерального питания почвообразующих породах под сосновыми лесами и редколесьями формируются иллювиаль-

но-железистые подзолы с коротким профилем и низким содержанием гумуса (менее 1,5 %) в иллювиальном горизонте [24, 25]. Сосняки зеленомошные произрастают на склонах холмов и выровненных участках моренных равнин, сложенных песчаными завалуненными ледниковыми отложениями. Иллювиально-железистые подзолы под этими сообществами отличаются более высоким уровнем увлажнения, большей толщиной органогенного горизонта (от 5,5 до 7,0 см), несколько большей интенсивностью элювиальных и иллювиальных процессов, что приводит к увеличению содержания гумуса в иллювиальном горизонте до 2–3,5 % [24, 25].

В изученных сосновых лесах и редколесьях древесный ярус, к которому мы относили деревья с диаметром ствола на высоте 1,3 м более 4 см, сформирован *Pinus sylvestris* L. с различной долей участия *Betula pubescens* Ehrh., наиболее высокой в сосняках лишайниково-зеленомошных. Характерными чертами северотаёжных древостоев сосны обыкновенной являются низкие значения средней высоты, диаметра и суммы площади сечения стволов. В четырёх сообществах в составе древостоев присутствуют особи дожарного происхождения численностью до 70 экз./га и суммой площади сечения их стволов $5 \text{ м}^2 \cdot \text{га}^{-1}$ (табл. 1). Возраст особей дожарного происхождения в разных сообществах составляет от 95 до 350 лет. Их наличие в составе ценопопуляций существенно сказывается на параметрах возрастных распределений: общей протяжённости и степени дискретности возрастного ряда, среднем арифметическом значении и коэффициенте вариации возраста, величине коэффициента асимметрии. В связи с этим в настоящей работе при анализе возрастной структуры ценопопуляций сосны для обеспечения сопоставимости данных по разным сообществам дожарный компонент древостоев был исключён из рассмотрения. В составе подраста, который сложен теми же видами, что и древостой, выделены две основ-

ные группы особей, различающиеся размерами: крупный подрост с диаметром ствола менее 4 см на высоте 1,3 м и мелкий, представленный особями высотой менее 1,3 м и возрастом более одного года.

Следует отметить, что в изученных сосновых лесах наблюдается существенное внутритипологическое варьирование густоты древостоев (от 1,5 до 3,5 раза) и

ещё более значительное – плотности подраста (2–20 раз). В частности, в сосняках лишайниковых густота древостоев составляет от 600–700 до 1500–1700 экз.·га⁻¹, общая плотность подраста – от 2,5 до 20 тыс. экз.·га⁻¹; в сосняках зеленомошных густота древостоев варьирует от 1500 до 3000 экз.·га⁻¹, а плотность подраста от 70 до 1600 экз.·га⁻¹.

Таблица 1

Характеристики ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. на объектах исследования

Номер ППП	Тип леса	Компонент леса	Средние параметры деревьев				N, экз*га ⁻¹	S, м ² *га ⁻¹
			Возраст, лет	D ₀ , см	D _{1,3м} , см	H, м		
1 (92)	<i>Subpinetum cladinosum</i>	I	188	41,8	34,2	12,0	13	1,2
		II	72	21,7	11,8	9,2	453	5,0
		III	58	5,3	2,4	3,8	87	0,04
		IV	17	0,86	–	0,43	4773	–
2 (96)	То же	II	73	29,6	20,0	9,3	293	9,2
		III	42	4,0	1,6	2,3	87	0,02
		IV	13	0,70	–	0,34	9500	–
3 (56)	«—»	II	71	16,2	9,6	8,0	1067	7,8
		III	60	5,3	2,7	3,8	574	0,33
		IV	24	0,76	–	0,38	1744	–
4 (81)	<i>Pinetum cladinosum</i>	I	315	62,0	48,1	14,0	10	1,82
		II	72	21,8	13,0	10,1	1080	14,3
		III	54	4,9	3,0	3,5	110	0,08
		IV	20	0,58	–	0,25	21510	–
5 (82)	То же	I	313	53,4	35,6	17,7	40	4,0
		II	76	19,2	13,5	12,6	667	9,5
		III	58	4,4	2,8	3,6	160	0,08
		IV	16	0,61	–	0,29	8637	–
6 (97)	«—»	II	76	18,2	10,8	9,8	1670	15,4
		III	53	4,0	2,6	4,3	550	0,3
		IV	17	0,45	–	0,24	2070	–
7 (75)	<i>Pinetum cladinoso-hylocomiosum</i>	II	70	24,7	11,9	11,5	1156	12,9
		III	52	5,3	2,9	4,3	411	0,3
		IV	11	0,48	–	0,30	603	–
8 (90)	То же	I	103	40,5	30,0	16,7	73	5,3
		II	81	28,6	17,6	15,0	420	10,2
		III	56	4,1	2,0	3,7	210	0,09
		IV	21	0,57	–	0,34	1152	–
9 (91)	«—»	II	69	22,8	15,9	12,0	655	13,1
		III	54	5,6	2,4	5,7	55	0,03
		IV	21	0,83	–	0,39	1414	–
10 (93)	<i>Pinetum hylocomiosum</i>	II	69	14,9	10,9	10,5	3100	29,0
		III	50	4,9	3,4	5,1	50	0,04
		IV	36	1,1	–	0,37	20	–
11 (94)	То же	II	70	21,0	14,5	14,6	1480	24,6
		III	56	6,3	3,2	4,3	20	0,02
		IV	19	1,4	–	0,33	1580	–

Примечание: I – допожарный компонент древостоя; II – послепожарный компонент древостоя; III – крупный подрост; IV – мелкий подрост; D₀, D_{1,3} – диаметр у основания ствола и на высоте 1,3 м; H – высота; N – число особей; S – сумма площади сечения стволов.

В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L. и *Calluna vulgaris* L. Общее покрытие его в лишайниковых сообществах составляет в среднем 12 %, в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных – 20 %. В мохово-лишайниковом ярусе лишайниковых сосновых лесов с давностью пожара ~80–90 лет содоминируют *Cladina rangiferina* (L.) Nyl. и *C. mitis* (Sandst.) Hustich. Напочвенный покров лишайниковых редколесий отличается высокой долей участия (до 70 %) *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo. В лишайниково-зеленомошных лесах в составе напочвенного покрова участвуют *Cladina rangiferina*, *C. mitis* и *Pleurozium schreberi*, в сосняках зеленомошных доминирующим видом является *Pleurozium schreberi*.

Давность пожара в изученных сообществах устанавливали по кернам, отобраным у живых деревьев (не менее пяти особей) с пожарными повреждениями стволов, находившихся в радиусе 50–100 м от центра пробной площади. Возраст деревьев на ППП определяли по кернам, отобраным у основания ствола или, при невозможности получения этих данных, по кернам, отобраным на высоте 1,3 м с дальнейшим вычислением возраста у основания ствола по калибровочным кривым, отражающим связь возраста особей на двух указанных уровнях. Возраст особей меньшего размера определяли по калибровочным кривым, построенным на основе зависимости числа годовичных колец на спилах и срезах у основания ствола, от высоты и диаметра модельных деревьев, отобранных в пятиметровой зоне по периметру пробной площади.

Базовыми показателями для типизации возрастной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. на объектах исследования были выбраны, исходя из ранее разработанных методических установок [22, 26]: протяжённость возрастного ряда (L), коэффициент асимметрии (As) и коэффициент эксцесса (Ex), а в качестве дополнительного показателя – степень дискрет-

ности возрастного ряда. По величине этих параметров были оценены масштаб и форма возрастных распределений. Масштаб (относительная протяжённость возрастного ряда) определялся на основе сопоставления протяжённости возрастного ряда особей сосны обыкновенной в конкретных ценопопуляциях с эталоном, в качестве которого был выбран средний максимум возраста деревьев этой породы в условиях региона, составляющий 400 лет. Были выделены следующие градации: 1 – узкий возрастной ряд (до 100 лет); 2 – значительно суженный ряд (100–200 лет); 3 – умеренно суженный ряд (200–350 лет); 4 – полный возрастной ряд (> 350 лет).

Форма рядов распределения численности особей разного возраста в составе ценопопуляций, которая в определённой мере характеризует динамику лесовозобновительного процесса, оценена нами по значениям традиционно используемых для этой цели статистических параметров [27]. На основе многолетних исследований возрастной структуры ценопопуляций древесных растений в условиях северной тайги [22, 26] были выявлены следующие основные формы распределений:

A – распределения, имеющие выраженную положительную асимметрию ($As > 2,0$) и высокие положительные значения эксцесса ($Ex > 4,0$);

B – распределения, характеризующиеся выраженной отрицательной асимметрией ($As < -1,0$) и положительными значениями эксцесса ($Ex > 2,0$);

D – симметричные ($|As| < 0,5$) бимодальные ($-2,0 < Ex < -1,5$) распределения.

Тип возрастной структуры ценопопуляций сосны определяли на основе градации масштаба и характера формы распределения: 1B, 1A, 1D и т. д. В отдельных случаях в соответствии с параметрами распределений выделяли промежуточные типы возрастной структуры: 1A–D, 1B–D.

По степени дискретности возрастного ряда распределения были разделены на четыре типа: условно непрерывные – с разрывом, составляющим не более одной

10-летней возрастной градации; слабо дискретные – с разрывом, составляющим 2–3 градации; умеренно дискретные – с разрывом, составляющим 4–6 градаций; сильно дискретные – с разрывом, составляющим более шести градаций.

При статистической обработке данных использован дискриминантный анализ. Оценка достоверности различий средних значений параметров ценопопуляций проведена по критерию Краскела-Уоллиса (K-W).

Результаты и обсуждение. Исследования показали, что среднее арифметическое значение и коэффициент вариации возраста особей в изученных ценопопуляциях сосны изменяются в широких пределах: соответственно от 9 до 67 лет и от 11 до 132 % (табл. 2). В соответствии с принятыми критериями, возрастные ряды особей сосны были идентифицированы как узкие (76–86 лет). Абсолютное большинство распределений характеризуется непрерывностью, лишь в одном случае отмечен разрыв возрастного ряда. Для ценопопуляций характерны следующие основные формы возрастных распределений: положительно асимметричные (А); симметричные бимодальные (D) и отрицательно асимметричные (В). Имеются,

кроме того, промежуточные формы: А–D и В–D.

Распределения формы А отражают численное доминирование (более 85 %) в составе ценопопуляций особей низших возрастных градаций. Во всех случаях абсолютно преобладают по числу особи самой младшей (до 10 лет) возрастной группы, формирующие основу мелкого подроста, доля которых составляет от 60 до 80 %. Снижение частот по мере увеличения возраста происходит по экспоненциальному закону ($P = 0,001 - 0,03$; $R^2 = 83 - 98 \%$). Эти особенности свидетельствуют об очень высокой интенсивности процесса возобновления и крайне низком уровне выживаемости молодых поколений сосны. На правом крыле распределений выделяется небольшой пик частот (не более 10 %), приходящийся на возрастные градации 60–70 (рис. 1, б, г) или 70–80 лет (рис. 1, в, д), то есть изменение частот старших возрастных градаций (более 50 лет), формирующих современную древостой и крупный подрост, в большинстве случаев имеет характер более или менее симметричной двускатной кривой. Это хорошо известная форма возрастного распределения особей в средневозрастных древостоях сосны в условиях Севера [16, 17], близкая к нормальному распределению.

Таблица 2

Характеристика возрастной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* L в постпирогенных северотаёжных сосновых лесах

Тип сообщества	Номер ППП	Параметры возрастного ряда					Тип	Вариант
		M_x	L	V	As	Ex		
Сосновое лишайниково-редколесье	92	14	83	129	2,42	4,53	1А	Непрерывное
	96	9	81	128	4,56	22,14	1А	Непрерывное
	56	36	85	79	0,03	-1,76	1D	Непрерывное
Сосняк лишайниковый	81	11	86	127	3,22	10,05	1А	Непрерывное
	82	14	80	132	2,73	6,20	1А	Непрерывное
	97	39	86	74	0,06	-1,68	1D	Непрерывное
Сосняк лишайниково-зеленомошный	75	46	81	54	-0,62	-1,15	1В–D	Непрерывное
	90	35	84	76	0,78	-0,89	1А–D	Непрерывное
	91	26	81	109	0,75	-1,33	1А–D	Непрерывное
Сосняк зеленомошный	93	67	76	11	-1,00	1,96	1В	Непрерывное
	94	37	77	89	0,11	-1,93	1D	Слабо дискретное

Примечание: M_x – средний арифметический возраст особей в ценопопуляции, лет; L – протяжённость возрастного ряда, лет; V – коэффициент вариации возраста, %; As – коэффициент асимметрии; Ex – коэффициент эксцесса.

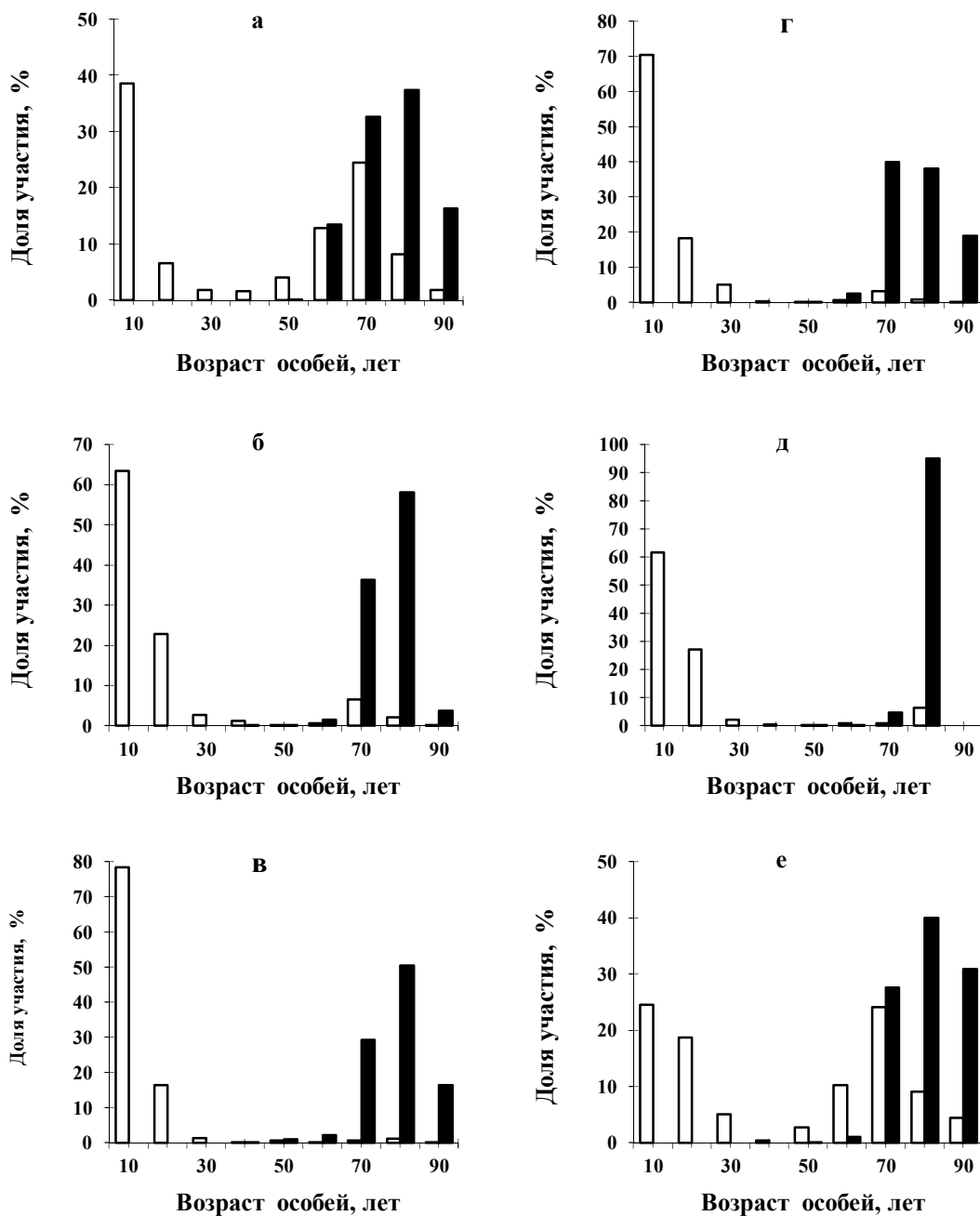


Рис. 1. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (чёрные столбики) по градациям возраста в ценопопуляциях *Pinus sylvestris* в северотаёжных лишайниковых сосновых редколесьях (а–в) и сосняках лишайниковых (г–е) с давностью пожара 82–87 лет

Двускатная кривая свидетельствует о том, что особи, появившиеся через 10–25 лет после пожара, имеют более высокую численность в составе древостоя по сравнению с особями, появившимися до и после этого временного интервала. Полученная оценка периода наиболее успешного послепожарного возобновления сос-

ны совпадает с оценкой В.Ф. Цветкова [4] для сосновых лесов Кольского полуострова. Таким образом, в хорошо дренированных местообитаниях, характерных для северотаёжных лишайниковых лесов и редколесий и сосняков лишайниково-зеленомошных, наиболее благоприятные условия для появления и выживания

всходов и подроста сосны складываются в период формирования покрова из бокальчатых и шиловидных лишайников рода *Cladonia* и пионерных видов мхов [23]. В период до 10 лет после пожара пониженная выживаемость молодых особей обусловлена неблагоприятными микроклиматическими условиями свежих гарей в сухих типах леса [28, 29], а при давности пожара более 25 лет – конкурентным подавлением со стороны первых послепожарных поколений сосны, формирующих древостой [30, 31].

Бимодальные возрастные распределения формы D свидетельствуют о содоминировании в составе ценопопуляций особей младшей и старшей возрастных групп, имеющих возраст менее 20 и 60–70 лет и относящихся соответственно к мелкому подросту и древостою. При этом средние возрастные градации имеют крайне низкие частоты вплоть до полного отсутствия особей в возрасте от 20 до 50–60 лет (рис. 2, з). Общий характер изменения частот от низших возрастных градаций к высшим аналогичен описанному выше для распределений формы А, но пик частот на правом крыле (правая мода) выражен резко и сопоставим с максимумом левого крыла (левая мода): практически во всех случаях различие не более, чем 1,5-кратное, тогда как распределениям формы А свойственны различия до 10–20 раз. Кроме «классических» симметричных бимодальных распределений (рис. 1, а, е) были выявлены распределения промежуточных форм 1А–D и 1В–D (рис. 2, а, б, в), характеризующиеся умеренно выраженной положительной или отрицательной асимметрией. В этих случаях различие между двумя модами более значительное (до трёх крат). Ценопопуляции, имеющие бимодальную возрастную структуру, в большинстве случаев характеризуются теми же закономерностями послепожарного заселения и конкурентного взаимодействия особей, что и ценопопуляции с положительно асимметрич-

ными возрастными распределениями. Различие возрастных распределений форм А и D обусловлено разной интенсивностью пополнения ценопопуляций молодыми особями, что подтверждается достоверным различием плотности мелкого подроста ($K-W = 8,18$; $P = 0,02$). В отдельных случаях при бимодальном возрастном распределении доминирующим по числу особей является первое послепожарное поколение, т. е. сразу происходит массовое заселение сосны на гари (рис. 2, б, з).

Для ценопопуляций, имеющих возрастные распределения формы В, характерна выраженная отрицательная асимметрия, свидетельствующая о доминировании особей старших возрастных градаций (более 60 лет), относящихся к древесному ярусу, доля которых по числу составляет более 80 % (рис. 2, д). От первых послепожарных поколений к последующим наблюдается экспоненциальное снижение численности вплоть до полного отсутствия особей в возрасте менее 30 лет.

Характер возрастной структуры отражает следующие особенности: быстрое заселение гари сосной, жёсткое конкурентное подавление особями первых послепожарных поколений, формирующих древесный ярус, роста и выживаемости последующих поколений, отсутствие пополнения ценопопуляции новыми поколениями особей. Причиной подавления возобновительного процесса на рассматриваемой стадии сукцессии является наличие плотного покрова из зелёных мхов, полное восстановление которого уже близко к своему завершению [23], а также грубогумусной лесной подстилки, толщина которой составляет более 5 см.

Ценопопуляции, имеющие разные формы возрастных распределений (А, D, В), достоверно различаются между собой ($K-W = 7,95-7,99$; $P = 0,02$) по величине среднего значения (соответственно 12 ± 1 , 36 ± 3 и 67 лет) и коэффициента вариации возраста особей (соответственно 130 ± 2 , 80 ± 7 и 11 %).

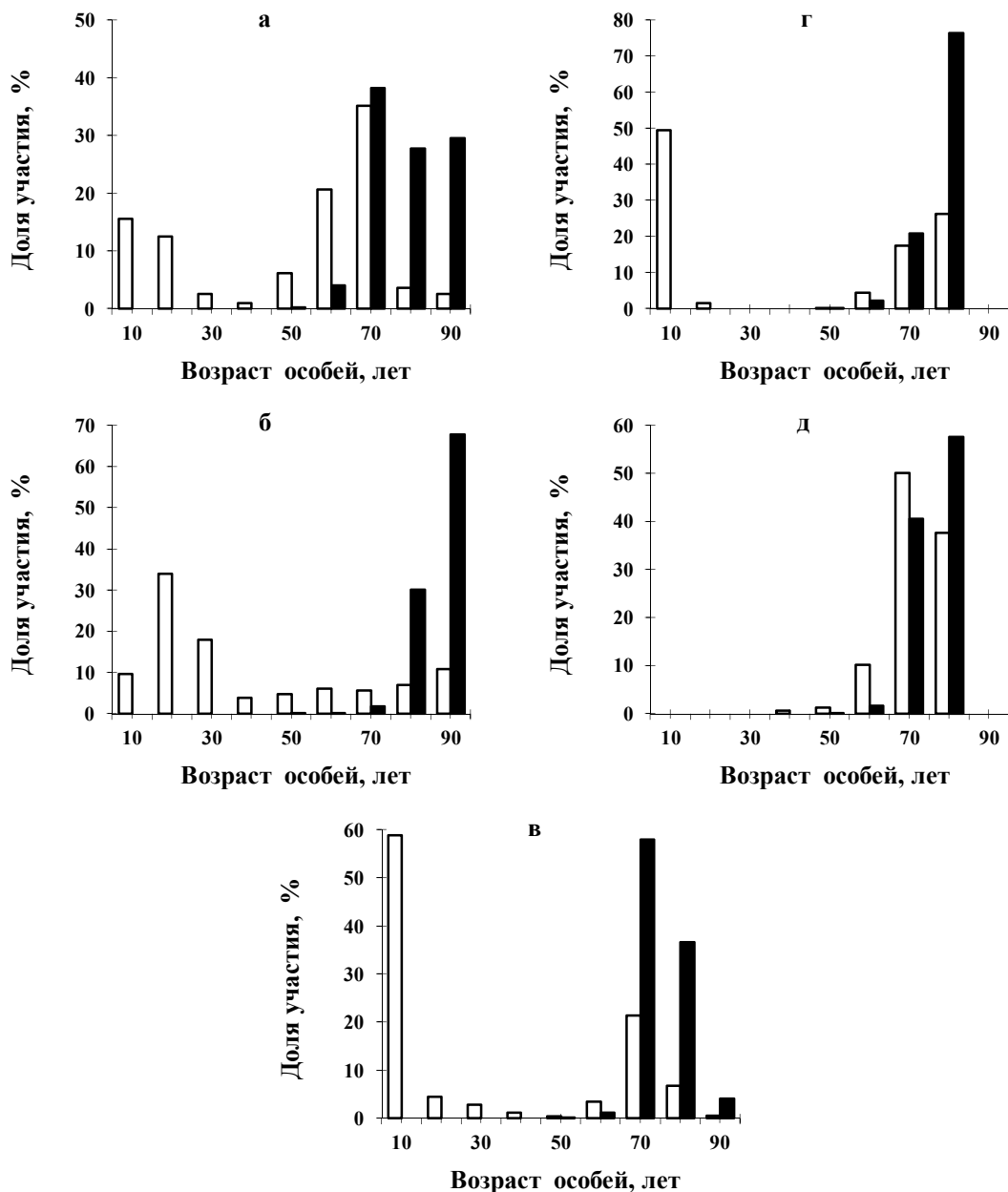


Рис. 2. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (чёрные столбики) по градациям возраста в ценопопуляциях *Pinus sylvestris* в северотаёжных лишайниково-зеленомошных (а–в) и зеленомошных (г–д) сосновых лесах с давностью пожара 78–87 лет

Завершая характеристику основных форм распределения особей сосны обыкновенной по градациям возраста, следует кратко остановиться на характере возрастного распределения запаса древесины. Как показывают данные, приведённые на рис. 1 и 2, в изученных древостоях практически весь запас приходится на первые 2–3 десятилетних послепожарных поколения. Это позволяет заключить, что после катастро-

фических пожаров, приводящих к полному уничтожению древесного яруса, во всех типах дренированных северотаёжных сосновых лесов формируются древостои, являющиеся, по принятой в лесоводстве классификации, одновозрастными: более 90 % запаса древесины приходится на один–два смежных класса возраста. По характеру распределения запаса между первыми тремя десятилетними поколениями

можно выделить следующие основные варианты: 1) большая часть запаса (60–95 %) приходится на первое поколение; 2) преобладающим по запасу (50–60 %) является 2-е или 3-е поколение; 3) запас относительно равномерно распределён между тремя поколениями. Первый вариант наблюдается при массовом заселении сосны в первое десятилетие после пожара, что, по-видимому, в большей мере характерно для более влажных зеленомошных сосновых лесов. Второй и третий варианты распределения запаса формируются при растянутом заселении, которое, согласно полученным данным, является наиболее обычным для лишайниковых сосновых лесов и редколесий, а также сосняков лишайниково-зеленомошных.

Анализ связи структурного разнообразия изученных ценопопуляций сосны с типологическим разнообразием средневозрастных северотаёжных сообществ в первом приближении позволяет заключить, что она не является строгой, в частности, бимодальные распределения (включая промежуточные формы А–D и В–D) формируются в сообществах всех изученных типов (табл. 2; рис. 1, а, е; рис. 2, а–г). В то же время можно отметить, что только в сосняках зеленомошных зарегистрированы отрицательно асимметричные распределения формы В (табл. 2; рис. 2, д).

Из представленных данных ясно, что в формировании разных типов возрастной структуры ценопопуляций сосны на рассматриваемой стадии послепожарной сукцессии (~70–100 лет после пожара) основную роль играет активность и успешность возобновления сосны, определяющая численность молодых поколений. Мы использовали дискриминантный анализ для выявления конкретных факторов, которые могут оказывать влияние на этот процесс и, следовательно, на формирование того или иного типа возрастных распределений. С этих позиций в число предикторов типа возрастной структуры нами были включены показатели, оказывающие

наиболее существенное влияние на численность подростка в сосновых лесах [3, 8, 14, 29, 31–34]. Такими показателями были выбраны: 1) густота и 2) сумма площадей сечений древостоев; 3) покрытие травяно-кустарничкового яруса; 4) соотношение покрытий мхов и лишайников в мохово-лишайниковом ярусе; 5) покрытие доминантных видов лишайникового покрова – лишайников рода *Cladina*; 6) покрытие доминантного вида мохового покрова *Pleurozium schreberi*; 7) толщина лесной подстилки.

Согласно полученным результатам комплекс предикторов, наилучшим образом дискриминирующий разные типы возрастной структуры, включает 5 из 7 выбранных показателей. Были исключены: покрытие травяно-кустарничкового яруса и покрытие *Pleurozium schreberi* (последний параметр косвенно учтён в соотношении покрытий мхов и лишайников). Достоверными являются как первая, так и вторая дискриминантные функции ($\chi^2=27,422$ и $11,049$; $P=0,002$ и $0,026$). Величины коэффициентов дискриминантных функций и средние значения изученных показателей для разных типов структуры приведены в табл. 3. В соответствии с величиной коэффициентов наиболее существенную роль в формировании того или иного типа возрастной структуры ценопопуляций сосны на рассматриваемой стадии сукцессии играют параметры напочвенного покрова: соотношение покрытий мхов и лишайников и покрытие лишайников рода *Cladina*. Нельзя не отметить, что существуют и некоторые не учтённые нами в анализе дополнительные факторы, которые могут влиять на особенности возрастной структуры ценопопуляций древесных растений в бореальных лесах и редколесьях. Среди них, в частности, можно назвать: наличие в составе древостоя отдельных крупных, старых деревьев допозарного происхождения (источника большого количества семян и обильного опада, нарушающего

Таблица 3

Средние значения параметров-предикторов и коэффициенты дискриминантных функций разных форм возрастных распределений особей в ценопопуляциях сосны обыкновенной

Параметры	Форма возрастного распределения			Коэффициенты дискриминантных функций	
	положительно асимметричное	бимодальное	отрицательно асимметричное	1	2
Густота древостоя, экз./га	630±25*	1157±34*	3100	1,711	0,689
Сумма площади сечения стволов, м ² /га	12±3	16±4	29	-5,809	1,759
Доля лишайников в покрытии напочвенного покрова, %	90±9	64±8	22	17,01	-5,559
Покрытие лишайников р. <i>Cladina</i> , %	77±9	50±7	17	-17,18	4,478
Толщина подстилки, см	1,9±1,4	3,5±1,9	5,4	5,574	-2,799

Примечание: * Среднее значение и стандартное отклонение.

плотный напочвенный покров); наличие большого количества, частично разложившегося валежа (что особенно важно для зеленомошных сообществ). Тем не менее, как показали результаты дискриминантного анализа, обоснованно прогнозировать тип возрастной структуры ценопопуляций сосны в сообществах с давностью пожара ~ 70–100 лет можно на основе относительно просто определяемых параметров: соотношения покрытий мхов и лишайников (т. е. типологической принадлежности сообществ), а также густоты и суммы площадей сечений древостоя сосны.

Заключение. Исследования показали, что в северотаёжных сосновых лесах и редколесьях, имеющих примерно одинаковую давность пожара (~70–100 лет), могут формироваться разные типы возрастной структуры ценопопуляций сосны обыкновенной: положительно асимметричные (А), отрицательно асимметричные (В), симметричные бимодальные (D), а также переходные (А–D и В–D). Поскольку в изученной выборке были представлены сообщества разной типологической принадлежности, отличающиеся максимально широким диапазоном густоты и суммы площадей сечений древостоев,

можно утверждать, что разнообразие возрастной структуры ценопопуляций сосны в сообществах с указанной давностью пожара охарактеризовано с достаточной полнотой.

Основную роль в формировании выявленных типов возрастной структуры ценопопуляций сосны играет текущая активность лесовозобновительного процесса: при высокой активности формируются положительно асимметричные распределения, при средней – бимодальные, при низкой – отрицательно асимметричные. В результате выполненного анализа были определены численные значения факторов-предикторов активности возобновления (в частности, густоты и суммы площадей сечений древостоев, соотношения покрытий мхов и лишайников в мохово-лишайниковом ярусе, толщины лесной подстилки), которые соответствуют тому или иному типу возрастной структуры ценопопуляций сосны. Было установлено, что положительно асимметричные возрастные распределения формируются в разреженных сосновых лесах и редколесьях со средней густотой древостоев около 650 экз.·га⁻¹, доминированием лишайников в напочвенном покрове и толщиной

подстилки менее 2 см. Бимодальные распределения наиболее характерны для лишайниково-зеленомошных сосновых лесов, а также лишайниковых сообществ с густотой древостоев от 1000 до 1700 экз.·га⁻¹ и средней толщиной подстилки около 3,5 см. Есть все основания полагать, что отрицательно асимметричные возрастные распределения ценопопуляций сосны характерны только для зеленомошных сосновых лесов, и только тех из них, которые отличаются наиболее высокой густотой (до 3000 экз.·га⁻¹) и суммой пло-

щадей сечений (более 25 м²·га⁻¹) древостоев.

Полученные данные могут служить основой для суждения о характере возрастной структуры ценопопуляций сосны в конкретных сообществах, имеющих давность последнего пожара ~70–100 лет. Мы предполагаем, что они также могут быть использованы для математического моделирования динамики северотаёжных лесных сообществ, в частности, с целью оценки последствий антропогенной деятельности.

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

Авторы выражают благодарность сотруднику Лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН кандидату биологических наук П. Н. Квятину за активное участие в сборе и первичной обработке полевого материала.

Список литературы

1. Мелехов И. С., Репневский В.В. Типы вырубков в сосняках Кольского полуострова // Леса Кольского полуострова и их возобновление: сборник научных статей. М.: Изд. АН СССР, 1961. С. 98–109.
2. Репневский В. В. Естественное возобновление сосны в различных типах вырубков Кольского полуострова // Леса Кольского полуострова и их возобновление. С. 137–176.
3. Репневский В. В. Естественное возобновление в сосняках Мурманской области // Лесное хозяйство. 1963. № 9. С. 11–16.
4. Цветков В. Ф. О связи возобновления сосны с лесными пожарами в сосняках Кольского полуострова // Известия ВУЗов: Лесной журнал. 1968. № 6. С. 37–40.
5. Цветков В. Ф. Лесные пожары и формирование молодняков в лишайниковых борах Кольского полуострова // Известия ВУЗов: Лесной журнал. 1972. № 5. С. 34–37.
6. Цветков В. Ф. Типы формирования насаждений на сплошных вырубках сосновых лесов Мурманской области // Лесоведение. 1986. № 3. С. 10–18.
7. Цветков В. Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2002. 380 с.
8. Цветков В. Ф. Лесовозобновление: природа, закономерности, анализ, прогнозирование. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2008. 212 с.
9. Ярмишко В. Т., Цветков В.Ф. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 4. С. 496–505.
10. Ярмишко В. Т. Формирование фитомассы хвой в сосновых молодняках Кольского полуострова // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 9. С. 1376–1386.
11. Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
12. Горшков В. В., Ставрова Н.И. Влияние лесных пожаров на семенную продуктивность *Pinus sylvestris* L. в сосновых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 1999. Т. 35, Вып. 2. С. 38–46.
13. Горшков В. В., Ставрова Н.И. Динамика возобновления сосны обыкновенной при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 2. С. 62–77.
14. 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. Вып. 3. С. 1–15.
15. Цветков В. Ф. Формирование производных насаждений // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 320–339.
16. Зябченко, С. С. Природные особенности сосновых лесов // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1974. С. 31–71.

17. Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 247 с.
18. Ågren J., Zackrisson O. Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden // *J. of Ecology*. 1990. Vol. 78. Pp. 1049-1062.
19. Engelmark O., Kullman L., Bergeron Y. Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years // *New Phytol.* 1994. Vol. 126. Pp. 163–168.
20. Kuuluvainen T., Mäki T., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia // *Sylva Fennica*. 2002. Vol. 36(1). Pp. 169–184.
21. Горшков В. В., Ставрова Н.И. Возрастная структура популяций *Pinus sylvestris* L. в северотаежных сосновых лесах с различной давностью пожара // *Растительные ресурсы*. 2002. Т. 38. Вып. 1. С. 3–24.
22. Ставрова Н. И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // *Растительные ресурсы*. 2012. Т. 48, № 1. С. 16–34.
23. Горшков В. В., Баккал И.Ю. Нижние ярусы хвойных лесов // *Динамика лесных сообществ Северо-Запада России*. СПб.: ВВМ, 2009. С. 197–227.
24. Никонов В. В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л.: Наука, 1987. 142 с.
25. Переверзев В. Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.
26. Ставрова Н. И. Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского севера России // *Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция. Лекции*. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 397–407.
27. Westoby M. Frequency Distribution of Plant Size during competitive Growth of Stand: the Operation of Distribution-modifying Functions // *Ann. Bot.* 1982. Vol. 50, № 5. Pp. 733–735.
28. Пушкина Н. М. Растительность сосновых гарей Лапландского заповедника и характер ее восстановления // *Труды Лапландского гос. заповедника*. М.: ГУОХиЗ, 1960. Вып. 4. С. 5–125.
29. Санников С. Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны обыкновенной под пологом леса. М.: Наука, 1985. 149 с.
30. Листов А. А. Об угнетенном росте подроста сосны в северотаежных лишайниковых борах // *Лесоведение*. 1974. № 2. С. 35–43.
31. Листов А. А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 182 с.
32. Steijlen I., Nilsson M-Ch., Zackrisson O. Seed regeneration of Scots pine in boreal forests stands dominated by lichen and feather moss // *Can. J. For. Res.* 1995. Vol. 25. Pp. 713-723.
33. Kuuluvainen T., Rouvinen S. Post-fire understory regeneration in a boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories // *J. Veg. Sci.* 2000. Vol. 11. Pp. 801–812.
34. Juntunen V., Neuvonen S. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland // *Sylva Fennica*. 2006. Vol. 40 (3). Pp. 443–458.

Статья поступила в редакцию 05.11.15.

Сведения об авторах

ГОРШКОВ Вадим Викторович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук. Область научных интересов – лесная экология и фитоценология, сукцессионная динамика лесных сообществ, структура и динамика популяций древесных растений. Автор 158 публикаций.

СТАВРОВА Наталья Игоревна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук. Область научных интересов – лесная экология и фитоценология, сукцессионная динамика лесных сообществ, структура и динамика популяций древесных растений. Автор 86 публикаций.

ВОЛКОВА Елена Алексеевна – аспирант, Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук. Область научных интересов – структура ценопопуляций сосны обыкновенной. Автор пяти публикаций.

UDC 574.32: 582.475.4 (470.21)

AGE STRUCTURE OF *PINUS SYLVESTRIS* L. COENOPOPULATIONS IN MIDDLE-AGED PINE FORESTS IN THE KOLA PENINSULA

V. V. Gorshkov, N. I. Stavrova, E. A. Volkova

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science,
2, Prof. Popov str., Saint-Petersburg, 197376, Russian Federation
E-mail: nstavrova@gmail.com

Key words: coenopopulations; age structure; *Pinus sylvestris* L.; middle-aged forests; northern taiga; Kola Peninsula.

ABSTRACT

The aim of the study was to assess the diversity of age structure of *Pinus sylvestris* L. coenopopulations in northern taiga Scots pine forests and woodlands of the Kola Peninsula with fire age of ~80–90. **Objects.** The research was carried out on 11 permanent sample plots (PSP) of the size 0.10–0.15 ha. Four types of Scots pine communities were analyzed: pine woodlands of lichen site type (*Subpinetum cladinosum*) (3 PSP), pine forests of lichen site type (*Pinetum cladinosum*) (3 PSP), pine forests of lichen-green moss site type (*Pinetum cladinoso-hylocomiosum*) (3 PSP) and pine forests of green moss site type (*Pinetum hylocomiosum*) (2 PSP). **Methods.** The age of Scots pine individual trees was determined by analyzing cores and cross-sections which were taken at the base of the trunk. **Results.** Three main forms of age distribution of Scots pine coenopopulations were distinguished on the basis of skew and kurtosis magnitudes in the studied communities having wide range of stand basal area (6 to 29 m²/ha) and stand density (300 to 3000 ind./ha): positively asymmetrical (A), negative asymmetrical (B) and symmetrical bimodal (D). The age range of individuals in all coenopopulations was identified as narrow (<100 years). It was determined that different distribution forms were associated with different reproduction activity of Scots pine. Predictors of different age structure types are: the ratio of mosses and lichens projective cover; projective cover of dominant lichen species of genus *Cladina*, density and total basal area of stands; forest floor thickness. **Conclusion.** Formation of the age distribution of the form A is most likely in the sparse lichen pine forests and woodlands with forest litter thickness of less than 2 cm. Form D is characteristic of lichen-green moss pine forests and lichen pine forests with a relatively high density of the tree stand (1000–1700 ind./ha), and average litter thickness of 3.5 cm. Only pine forests of green moss site type with high density (3000 ind./ha), high total basal area (> 25 m²/ha) and forest litter thickness greater than 5 cm were found to have Scots pine age distribution of the form B.

The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant No 14-04-01394).

The authors wish to express their sincere gratitude to V.L. Komarov and P.N. Katyutin, the staff members of the Laboratory of Ecology of Plant Communities at V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences for active involvement in collection and preprocessing of the field material data.

REFERENCES

1. Melekhov I. S., Repnevskiy V.V. Tipy vyrubok v sosnyakakh Kolskogo poluostrova [Types of logging areas in pine woods of Kola Peninsula]. *Lesa Kolskogo poluostrova i ikh vozobnovlenie: sbornik nauchnykh statey* [Forests of Kola Peninsula and their reforestation: collection of scientific papers]. Moscow: Publishing house AN SSSR, 1961. Pp. 98–109.
2. Repnevskiy V. V. Estestvennoe vozobnovlenie sosny v razlichnykh tipakh vyrubok Kolskogo poluostrova [Natural reforestation of pine trees on various types of clearances on Kola Peninsula]. *Lesa Kolskogo poluostrova i ikh vozobnovlenie* [Forests of Kola Peninsula and their reforestation]. Pp. 137–176.
3. Repnevskiy V. V. Estestvennoe vozobnovlenie v sosnyakakh Murmanskoy oblasti [Natural reforestation in pine woods of Murmansk region]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry]. 1963. No 9. P. 11–16.
4. Tsvetkov V. F. O svyazi vozobnovleniya sosny s lesnymi pozhamami v sosnyakakh Kolskogo poluostrova [On the issue of interdependence of pine reforestation and forest fires in pine woods of Kola Peninsula]. *Izvestiya VUZ: Lesnoy zhurnal*. [Forest journal]. 1968. No 6. Pp. 37–40.
5. Tsvetkov V. F. Lesnye pozhary i formirovanie molodnyakov v lishaynikovyykh borakh Kolskogo poluostrova [Forest fires and formation of

young forest in forest lichen]. *Izvestiya VUZ: Lesnoy zhurnal* [Forest journal] 1972. No 5. Pp. 34-37.

6. Tsvetkov V. F. Tipy formirovaniya nasazhdeniy na sploshnykh vyrubkakh sosnovykh lesov Murmanskoy oblasti [Types of plantations formations on clear cuts in pine woods of Murmansk region]. *Lesovedenie* [Forest science]. 1986. No 3. Pp. 10-18.

7. Tsvetkov V. F. *Sosnyaki Kolskoy lesorastitel'noy oblasti i vedenie khozyaystva v nikh* [Pine woods of Kola forest site and forest management]. Arkhangel'sk: Izd-vo AGTU, 2002. 380 p.

8. Tsvetkov V. F. *Lesovozobnovlenie: priroda, zakonomernosti, analiz, prognozirovaniye* [Reforestation: nature, consistency, prognostication]. Arkhangel'sk: Izd-vo AGTU, 2008. 212 p.

9. Yarmishko V. T., Tsvetkov V.F. Stroenie, zapasy i raspredelenie v pochve kornevykh sistem rasteniy v soobshchestvakh sosnovykh molodnyakov Kolskogo poluostrova [Structure, stock and distribution of root systems in soil on the territory of pine young forest of Kola Peninsula]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1987. Vol. 72, No 4. Pp. 496-505.

10. Yarmishko, V. T. Formirovaniye fitomassy khvoi v sosnovykh molodnyakakh Kolskogo poluostrova [Formation of needle biomass in pine young forest of Kola Peninsula]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1989. Vol.74., No 9. Pp. 1376-1386.

11. Yarmishko V. T. *Sosna obyknovennaya i atmosfernoe zagryaznenie na Evropeyskom Severe* [Scots pine and atmospheric pollution in the European north]. Saint Petersburg: Saint Petersburg State University, Institute of Chemistry, 1997. 210 p.

12. Gorshkov V. V., Stavrova N.I. Vliyaniye lesnykh pozharov na semennuyu produktivnost Pinus sylvestris L. v sosnovykh lesakh Kolskogo poluostrova [The impact of forest fires on the seed production of Pinus sylvestris L. in the pine woods of Kola Peninsula]. *Rastitelnye resursy* [Plant resources]. 1999. Vol. 35., Iss. 2. Pp. 38-46.

13. Gorshkov V. V. Stavrova N.I. Dinamika vobnovleniya sosny obyknovennoy pri vostanovlenii borealnykh sosnovykh lesov posle pozharov [Dynamics of reforestation with Scots pine on the territory of boreal pine forest after forest fires]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2002. Vol.87., No 2. Pp. 62-77.

14. Stavrova N. I. Gorshkov V.V. Vliyaniye parametrov lesnykh soobshchestv na semennuyu produktivnost i vobnovlenie Pinus sylvestris L. na raznykh etapakh poslepozharnykh suktessiy na Evropeyskom Severe [The dependence of forest communities parameters on the seed production and reforestation of Pinus sylvestris L. at different stages of post-fire successions in European north]. *Rastitelnye resursy* [Plant resources]. 2004. Vol. 40., Iss. 3. Pp. 1-15.

15. Tsvetkov V. F. Formirovaniye proizvodnykh nasazhdeniy [Production of derivative planta-

tions]. *Aktualnye problemy geobotaniki: III Vserossiyskaya shkola-konferentsiya*. [Urgent issues of geobotany: 3rd All-Russia school-conference] Petrozavodsk: KarNTS RAN, 2007. Pp. 320-339.

16. Zhabchenko, S. S. Prirodnye osobennosti sosnovykh lesov [Natural features of pine forest]. *Sosnovye lesa Karelii i povysheniye ikh produktivnosti* [Pine woods of Karelia and improvement of their productivity]. Petrozavodsk: Karelian branch of AN SSSR, 1974. Pp. 31-71.

17. Zhabchenko S. S. *Sosnovye lesa Evropejskogo Severa* [Pine woods of the European North] Leningrad: Nauka, 1984. 247 p.

18. Ågren J., Zackrisson O. Age and size structure of Pinus sylvestris populations on mires in central and northern Sweden. *J. of Ecology*. 1990. Vol. 78. Pp. 1049-1062.

19. Engelmark O. Kullman L., Bergeron Y. Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years. *New Phytol*. 1994. Vol. 126. Pp. 163-168.

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

21. Gorshkov V. V., Stavrova N.I. Vozrastnaya struktura populyacij Pinus sylvestris L. v severotaezhnykh sosnovykh lesakh s razlichnoj davnostyu pozhara [Age structure of Pinus sylvestris L. populations in north taiga pine woods which were exposed to forest fires at various periods]. *Rastitelnye resursy* [Plant resources]. 2002. Vol. 38., Iss. 1. Pp. 3-24.

22. Stavrova N. I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N. Vozrastnaya i prostranstvennaya struktura cenopopulyacij Pinus sylvestris (Pinaceae) v usloviyah severnoj tajgi (Kolskiy p-ov) [Age and spatial structure of Pinus sylvestris (Pinaceae) coenopopulations in the conditions of north taiga (Kola Peninsula)]. *Rastitelnye resursy* [Plant resources]. 2012. Vol. 48, No 1. Pp. 16-34.

23. Gorshkov V. V. Bakkal I.Yu. Nizhnie yarusy hvoynykh lesov [Understorey of coniferous forest]. *Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-Zapada Rossii* [Dynamics of forest communities in the North West of Russia]. Saint Petersburg: VVM, 2009. Pp. 197-227.

24. Nikonov V. V. *Pochvoobrazovanie na severnom predele sosnovykh biogeocенозов* [Soil formation on the north boundary of pine biogeocenose]. Leningrad: Nauka, 1987. 142 p.

25. Pereverzev V. N. *Lesnye pochvy Kolskogo poluostrova* [Forest soils of the Kola Peninsula]. Moscow: Nauka, 2004. 232 p.

26. Stavrova N. I. Struktura populyacij drevesnykh rasteniy na raznykh stadiyakh vobnovitelnykh suktessiy v lesakh Evropejskogo severa Rossii [The structure of oody plants populations at different stages of pro-

gressive successions in the forests of European north of Russia]. *Aktualnye problemy geobotaniki: III Vserossijskaya shkola-konferenciya. Lekcii* [Urgent issues of geobotany: 3rd All-Russia school-conference] Petrozavodsk: KarNTS RAN [Karelian Research Centre Russian Academy of Science, 2007. Pp. 397–407.

27. Westoby M. Frequency Distribution of Plant Size during competitive Growth of Stand: the Operation of Distribution-modifying Functions. *Ann. Bot.* 1982. Vol. 50, № 5. Pp. 733–735.

28. Pushkina N. M. Rastitelnost sosnovykh garej Laplandskogo zapovednika i harakter ee voss-tanovleniya [Vegetation of pine fire site of Laplandsky reserve and the character of its reclamation]. *Trudy Laplandskogo gos. zapovednika* [Publications of Laplandsky state reserve]. Moscow: GUOHIZ, 1960. Iss. 4., Pp. 5–125.

29. Sannikov S. N., Sannikova N.S. *Ekologiya estestvennogo vozobnovleniya sosny obyknovlennoj pod pologom lesa* [Ecology of natural reforestation of

Scots pine under shelterwood] Moscow: Nauka, 1985. 149 p.

30. Listov A. A. Ob ugnetenom roste podrosta sosny v severotaezhnykh lishajnikovykh borah [On the stunted growth of pine undergrowth in north taiga lichens]. *Lesovedenie* [Forest science]. 1974. No 2. Pp. 35–43.

31. Listov A. A. *Bory-belomoshniki* [Dry lichenous forest]. Moscow: Agropromizdat, 1986. 182 p.

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

33. Kuuluvainen T., Rouvinen S. Post-fire understory regeneration in a boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. *J. Veg. Sci.* 2000. Vol. 11. Pp. 801–812

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

The article was received 05.11.15.

Citation for an article: Gorshkov V. V., Stavrova N. I., Volkova E. A. Age Structure of *Pinus Sylvestris* L. Coenopopulations in Middle-Aged Pine Forests in the Kola Peninsula. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management.* 2016. No 1(29). Pp. 5-19.

Information about the authors

GORSHKOV Vadim Viktorovich – Doctor of Biological Sciences, leading research associate, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science. Research interests – forest ecology and phytosociology, seral dynamics of forest communities, structure and dynamics of woody plants populations. Author of 158 publications.

STAVROVA Natalia Igorevna – Doctor of Biological Sciences, leading research associate, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science. Research interests – forest ecology and phytosociology, seral dynamics of forest communities, structure and dynamics of woody plants populations. Author of 86 publications.

VOLKOVA Elena Alekseevna – postgraduate student, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science. Research interests – coenopopulations structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*). Author of 5 publications.