

УДК 630*228.1:582.475.4

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ

© 2023 г. Н. И. Ставрова^{а, *}, В. В. Горшков^{а, b}, П. Н. Катютин^{а, c}

^аБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 196376 Россия

^bСанкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
Институтский пер., д. 5, литера У, Санкт-Петербург, 194021 Россия

^cСанкт-Петербургский государственный университет,
Университетская наб., д. 7-9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*E-mail: NStavrova@binran.ru

Поступила в редакцию 14.03.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

На примере северотаежных сосновых (*Pinus sylvestris* L.) лесов западной части Кольского полуострова (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) изучена виталитетная структура средневозрастных древостоев в сообществах лишайниковой, лишайниково-зеленомошной и зеленомошной групп типов (12 постоянных пробных площадей). Установлено, что изученные древостои характеризуются преобладанием по числу умеренно и сильно ослабленных деревьев (суммарная доля 55–70%), по объему стволов — умеренно ослабленных и здоровых (суммарная доля — 50–75%). Значимыми факторами формирования виталитетной структуры средневозрастных сосновых древостоев является их густота, сумма площадей сечений древостоя и тип леса. Основной вклад в характер виталитетной дифференциации деревьев вносит густота древостоя. Выявлены три основных типа виталитетных спектров сосны, различающихся по величине индекса жизненного состояния древостоя.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, древостой, виталитетная структура, северная тайга, Кольский полуостров.

DOI: 10.31857/S0024114823040113, EDN: XUNSNQ

Анализ жизненного состояния деревьев и виталитетной структуры древостоев лесообразующих видов является одной из актуальных научных задач не только для мониторинга и оценки различных видов антропогенного воздействия на лесные сообщества (Tveite, 1987; Алексеев В.А., 1990; Ярмишко, 1990, 1997; Черненко, 2002; Ярмишко и др., 2003; Dobbettin, 2005; Торлопова, Ильчуков, 2007; Kozlov et al., 2009; Augustaitis et al., 2010; Ставрова и др., 2010; Eichhorn, Roskams, 2013; Ярмишко, Игнатъева, 2019; Choi et al., 2021), но и для выявления закономерностей организации и динамики естественных лесных экосистем, развивающихся в отсутствие антропогенных нарушений (Бебия, 2000; Rötzer et al., 2005; Демидко, 2006; Кривец и др., 2008; Шорохова, 2013; Stavrova et al., 2020).

Идентификация разных виталитетных категорий деревьев в составе древостоев может осуществляться разными методами: на основе состояния крон и/или фитомассы хвои (Tveite, 1987; Алексеев В.А., 1989; Ярмишко, 1990, 1997; Roloff, 1991; Черненко, 1993; Solberg, 1999; Ярмишко и др., 2003; Manual ...,

2010; Михайлова и др., 2017; Катютин, Горшков, 2020), скорости роста в высоту и по диаметру, ценологического статуса (Oliver, Larson, 1996; Dobbettin, 2005; Dittmar, Elling, 2007; Горшков и др., 2021), некоторых параметров активности физиологических процессов (Torelli et al., 1999; Martínez-Trinidad et al., 2010; Johnstone et al., 2012; Михайлова и др., 2017). Наиболее часто исследователями применяется метод визуальной оценки, базирующийся на комплексе признаков, характеризующих состояние кроны и ассимиляционного аппарата, который при корректной количественной оценке и выделении оптимального числа категорий (обычно 3–6) дает надежный результат и обеспечивает сопоставимость данных для деревьев разного возраста и разной видовой принадлежности.

Закономерным этапом изучения жизненного состояния деревьев и древостоев является выявление природных и антропогенных факторов, его определяющих. В лесах европейского севера России анализ воздействия антропогенных факторов на состояние деревьев и древостоев, включаю-

Таблица 1. Таксационные характеристики древостоев сосны обыкновенной

ППП	Возраст, лет	Средние		N, экз. га ⁻¹	S, м ² га ⁻¹
		D _{1.3 м} , см	H, м		
Сосновые лишайниковые редколесья					
1	220*	38.2	12.6	11	1.2
	71	9.6	8.0	1067	7.8
2	188*	34.2	12.0	13	1.2
	72	11.8	9.2	453	5.0
3	73	20.0	9.3	293	9.3
Сосняки лишайниковые					
4	315*	48.1	14.0	10	1.8
	72	13.0	10.1	1080	14.3
5	313*	35.6	17.7	40	4.0
	76	13.5	12.6	667	9.5
6	76	10.8	9.8	1670	15.4
Сосняки лишайниково-зеленомошные					
7	70	11.9	11.5	1156	12.9
8	103*	30.0	16.7	73	5.3
	81	17.6	15.0	420	10.2
9	69	15.9	12.0	655	13.1
Сосняки зеленомошные					
10	69	10.9	10.5	3110	29.0
11	70	14.5	14.6	1480	24.6
12	75	14.9	14.2	1610	28.1

Примечание: ППП – постоянная пробная площадь; * – деревья пожарного происхождения; D_{1.3 м} – диаметр на высоте 1.3 м; H – высота; N – число особей; S – сумма площадей сечений.

ший в большинстве случаев количественную оценку “доза-эффект”, представлен в многочисленных работах (Алексеев В.А., 1990; Алексеев А.С., 1990; Ярмишко, 1990, 1997, 2009; Черненко, 2002; Цветков, Цветков, 2012; Ярмишко и др., 2003, 2005; Lyanguzova et al., 2018; Ярмишко, Игнатова, 2019). В то же время влияние природных (экологических, ценологических) факторов на виталитетную дифференциацию особей в составе древостоев исследовано не так широко и подробно (Ярмишко и др., 2003; Торлопова, Ильчуков, 2007; Ставрова и др., 2010, 2016; Шорохова, 2013; Stavrova et al., 2020).

В соответствии с этим, целью настоящего исследования являлся анализ виталитетной структуры древостоев средневозрастных северотаежных сосновых лесов и ее связи с характеристиками сообществ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на территории Кольского полуострова (67°30′–68°10′ с.ш., 33°57′–34°21′ в.д.) в сосновых лишайниковых редколесьях (Subpinetum cladinosum), сосновых лесах лишайниковой (Pinetum cladinosum), ли-

шайниково-зеленомошной (Pinetum hylocomiosocladinosum) и зеленомошной (Pinetum empetroso-myrttilosum) групп типов. Изученные лесные сообщества сформировались после катастрофических пожаров 1920–1930-х гг. и в настоящее время характеризуются отсутствием антропогенного воздействия в виде промышленного загрязнения, рубки леса, лесохозяйственных мероприятий и рекреационной деятельности.

В районе исследований лишайниковые, лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосновые леса распространены на верхних, средних и нижних частях склонов холмов, высоких речных террасах и равнинах, сложенных песчаными, ледниковыми и водно-ледниковыми отложениями. На этих почвообразующих породах, характеризующихся высокой водопроницаемостью и бедностью элементами питания, под сосновыми лесами и редколесьями формируются почвы, относящиеся к отделу Al-Fe-гумусовых почв: подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, средне скелетные (Шишов и др., 2004). Они отличаются коротким почвенным профилем (до 60 см) и накоплением оксалаторастворимых соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте при низком содержании в нем (от 1.5 до 5%) фульватного гумуса (Никонов, 1987; Переверзев, 2004).

Работа проводилась в 2010–2017 гг. на 12 постоянных пробных площадях (ППП) размером 0.10–0.15 га (3 ППП в лишайниковых редколесьях и по 3 ППП в сосняках лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных). В исследованных сообществах основу древесного яруса (деревья с диаметром ствола на высоте 1.3 м более 4 см) формируют особи послепожарного происхождения: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) (табл. 1) с участием березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника обыкновенная (*V. myrtillus* L.), водяника гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup). Мохово-лишайниковый ярус сформирован лишайниками рода *Cladonia* (кладонией звездчатой (*Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo), кладонией оленьей (*C. rangiferina* (L.) Nyl.), кладонией мягкой (*C. mitis* (Sandst.) Hustich.)) и зелеными мхами (плевроциумом Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и дикранумом многоножковым (*Dicranum polysetum* Sw.)).

Категории жизненного состояния деревьев определялись глазомерно с учетом имеющихся рекомендаций (Алексеев В.А., 1989, 1990; Ярмишко, 1997; Методы ..., 2002; Ярмишко и др., 2003; Правила санитарной ..., 2020) на основе сравнения плотности кроны (которая понимается как степень заполненности объема кроны ассимиляционными органами) с плотностью кроны эталон-

ной особи. Эталонная особь характеризуется минимальным угнетением (отдельно стоящее дерево или дерево на краю лесного массива) и максимальной реализацией потенциальных возможностей роста и развития в данных условиях местопроизрастания. Плотность кроны эталонной особи, как максимальная для данного вида, принималась за единицу. Выделялось 5 категорий состояния: I — здоровые (неугнетенные) особи — относительная плотность кроны (CD) >75–100%, II — умеренно ослабленные (умеренно угнетенные) особи — CD >50–75%, III — сильно ослабленные (сильно угнетенные) особи — CD >25–50%, IV — усыхающие особи — CD >0–25%, V — сухие особи. При построении виталитетных спектров оценка участия деревьев разного состояния в составе древостоя проводилась как по числу особей, так и по объему стволов. Доля участия каждого дерева в формировании общего объема рассчитывалась на основе условной величины — произведения площади поперечного сечения ствола на высоте 1.3 м на высоту дерева.

Индекс жизненного состояния древостоев по числу особей рассчитывался как (Алексеев В.А., 1989, 1990; Ярмишко, 2003):

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

где k_i — относительная плотность кроны, скорректированная по относительной массе хвои¹ особей разных категорий состояния: здоровые — 1.0; ослабленные — 0.66; сильно ослабленные — 0.43; усыхающие — 0.13; сухие — 0; f_i — доля участия особей i -той категории состояния по числу. Аналогичным образом рассчитывался индекс состояния древостоев по объему стволов (L_v).

Обработка данных проводилась с использованием методов описательной статистики, регрессионного и дискриминантного анализов. Регрессионный анализ применялся для выявления динамики участия деревьев разных категорий состояния в составе древостоев по градиентам густоты древостоя, полноты древостоя и доли лишайников в напочвенном покрове; дискриминантный анализ — для выделения типов виталитетных спектров.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Виталитетные спектры, рассчитанные по числу особей

В отдельных сообществах численная доля участия здоровых особей сосны обыкновенной варь-

ирует от 1 до 40%, умеренно ослабленных — от 13 до 43%, сильно ослабленных — от 19 до 49%, усыхающих — от 5 до 30%, сухих — от 1 до 19% (рис. 1). Наиболее высоким уровнем варибельности отличается участие особей крайних категорий состояния — здоровых и сухих (коэффициент вариации составляет соответственно 78 и 74%).

Обобщенный виталитетный спектр средневозрастных северотаежных сосновых лесов, рассчитанный по числу особей, характеризуется преобладанием умеренно ($27 \pm 9\%$) и сильно ослабленных ($34 \pm 10\%$) особей. Доля здоровых и усыхающих деревьев в среднем одинакова и составляет соответственно $14 \pm 11\%$ и $15 \pm 7\%$. Наиболее низкую долю участия ($7 \pm 5\%$) имеют сухие особи (табл. 2). Индекс жизненного состояния изученных древостоев, рассчитанный по числу особей (L_n), в среднем составляет 0.50 ± 0.11 , варьируя от 0.40 до 0.61 в разных типах сообществ.

Анализ связи виталитетной структуры сосновых древостоев с их густотой, суммой площадей сечений и типологической принадлежностью сообществ показал следующее. Доля участия здоровых, а также суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных деревьев имеют достоверную отрицательную связь с густотой соснового древостоя. С наиболее высокой степенью точности эта связь может быть аппроксимирована экспоненциальным уравнением ($r = -0.82$ и -0.84 , $p < 0.001$), которое объясняет 68–70% дисперсии данных параметров. Участие сильно ослабленных деревьев не имеет достоверной связи с густотой соснового древостоя. Участие в составе древостоя усыхающих особей достоверно возрастает с увеличением его густоты, причем эта связь наиболее точно описывается сигмоидной функцией ($r = -0.86$, $p < 0.001$), которая объясняет 74% дисперсии. Индекс жизненного состояния изученных сосновых древостоев имеет с их густотой значимую отрицательную экспоненциальную связь ($r = -0.84$, $p < 0.001$), объясняющую 71% дисперсии этого интегрального параметра.

Характер кривых (экспоненциальная и сигмоидная) показывает, что скорость изменения доли участия здоровых, умеренно ослабленных и усыхающих особей с увеличением густоты древостоя непостоянна: сначала она является более высокой, а затем снижается. В частности, в интервале густоты от ~290 до 1400 экз. га⁻¹ доля здоровых особей снижается в среднем на 2.5% при увеличении густоты на 100 экз. га⁻¹, а в интервале от 1400 до 3100 экз. га⁻¹ — лишь на 0.4%. Доля усыхающих возрастает в первом интервале на 1.2%, во втором — на 0.3%.

Связь доли участия здоровых деревьев с суммой площадей сечений соснового древостоя явля-

¹ Величины относительной плотности кроны выявлены на основе результатов специального исследования, в котором определялась масса ассимиляционных органов деревьев сосны обыкновенной разных категорий состояния (Катютин, Горшков, 2020).

² Среднее значение и стандартное отклонение.

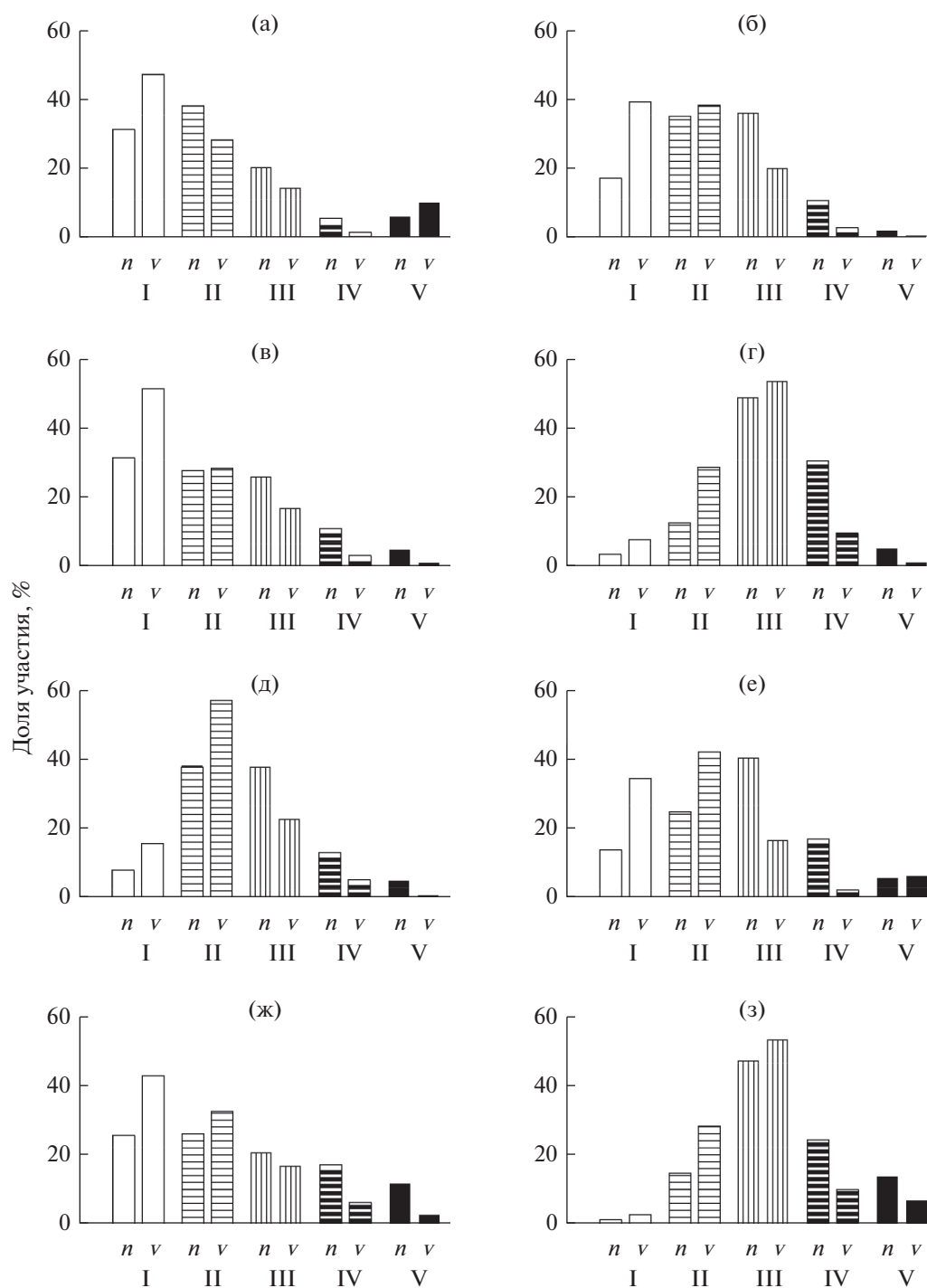


Рис. 1. Виталитетная структура древостоев низкой (а, в, д, ж) и высокой (б, г, е, з) густоты в средневозрастных северо-таежных лишайниковых редколесьях (а – 293 экз. га⁻¹, б – 1078 экз. га⁻¹) и сосняках лишайниковых (в – 707 экз. га⁻¹, г – 1670 экз. га⁻¹), лишайниково-зеленомошных (д – 493 экз. га⁻¹, е – 1156 экз. га⁻¹), зеленомошных (ж – 1610 экз. га⁻¹, з – 3110 экз. га⁻¹). Примечание: *n* – число стволов; *v* – объем стволов; I – здоровые; II – ослабленные; III – сильно ослабленные; IV – усыхающие; V – сухие.

ется более слабой, чем с густотой. Более высокую точность аппроксимации дает экспоненциальная функция ($r = -0.63$, $p < 0.05$), объясняющая 40% дисперсии параметра. Суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных особей линейно связана

с суммой площадей сечений древостоя ($r = -0.62$, $p < 0.05$; $R^2 = 39\%$). Доли участия умеренно и сильно ослабленных деревьев с суммой площадей сечений соснового древостоя не связаны. Участие усыхающих и сухих особей, а также их суммарная

Таблица 2. Средние значения участия (%) деревьев разных категорий состояния и индекс жизненного состояния в разных группах типов сосновых лесов

Категория состояния	Редколесья лишайниковые	Лишайниковые	Лишайниково-зеленомошные	Зеленомошные	В целом
Здоровые	23 ± 15^1	17 ± 14	11 ± 3	9 ± 7	15 ± 11
	39 ± 7	33 ± 22	21 ± 11	15 ± 10	27 ± 16
Ослабленные	36 ± 7	24 ± 10	31 ± 7	23 ± 9	29 ± 9
	36 ± 7	30 ± 2	49 ± 8	36 ± 10	38 ± 10
Сильно ослабленные	31 ± 10	36 ± 11	38 ± 2	32 ± 14	34 ± 10
	20 ± 5	31 ± 19	24 ± 9	32 ± 18	26 ± 13
Усыхающие	7 ± 3	19 ± 10	14 ± 3	21 ± 4	15 ± 7
	2 ± 1	5 ± 3	3 ± 1	8 ± 2	5 ± 3
Сухие	3 ± 3	5 ± 1	6 ± 3	15 ± 4	7 ± 5
	3 ± 6	2 ± 1	3 ± 3	9 ± 7	4 ± 5
Индекс	0.61 ± 0.07	0.51 ± 0.13	0.50 ± 0.03	0.40 ± 0.07	0.50 ± 0.11
	0.72 ± 0.02	0.66 ± 0.14	0.64 ± 0.05	0.53 ± 0.10	0.64 ± 0.10

Примечание. ¹Над чертой – по числу особей; под чертой – по объему стволов.

доля существенно зависят от суммы площадей сечений соснового древостоя. Для первых наиболее высокую точность аппроксимации дает сигмоидная функция ($r = -0.79$, $p < 0.01$), для вторых – линейная ($r = 0.75$, $p < 0.01$). Обе функции объясняют примерно 60–65% дисперсии этих параметров. Изменение суммарного участия усыхающих и сухих деревьев в зависимости от суммы площадей сечений древостоя наиболее точно отражает сигмоидная кривая ($r = -0.88$, $p < 0.001$), объясняющая ~80% дисперсии указанного параметра. Индекс жизненного состояния сосновых древостоев характеризуется экспоненциальным снижением по мере увеличения их полноты ($r = -0.76$, $p < 0.01$). Экспоненциальная функция объясняет 57% дисперсии величины индекса.

Характер кривых свидетельствует, что более быстрое изменение долей участия здоровых и усыхающих особей происходит в первой половине изученного интервала полноты древостоя (6–15 м² га⁻¹): при увеличении полноты на 1 м² га⁻¹ доля первых снижается на 1.6%, доля вторых возрастает на 1.1%. В интервале полноты древостоя 15–29 м² га⁻¹ соответствующие величины составляют 0.8 и 0.5%, т.е. являются в 2 раза более низкими. Численная доля сухих особей равномерно возрастает на всем изученном интервале полноты (от 6.3 до 29 м² га⁻¹).

С долей лишайников в составе мохово-лишайникового яруса имеет функциональную связь только доля сухих особей. Наиболее высокую точность аппроксимации показывает линейная функция ($r = -0.88$, $p < 0.001$), которая объясняет 77% дисперсии доли сухих деревьев. Таким образом, по мере увеличения доли лишайников в напочвенном покрове (и, соответственно, уменьше-

ния доли зеленых мхов) происходит последовательное снижение доли сухих деревьев в сосновом средневозрастном древостое.

На основе дискриминантного анализа выявлены три достоверно различающихся типа виталитетных спектров. В качестве индикаторного параметра была выбрана величина индекса жизненного состояния древостоя, рассчитанная по числу особей.

В качестве предикторов были опробованы следующие группы переменных: 1) густота древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса; 2) сумма площадей сечений древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса; 3) густота древостоя и сумма площадей сечений древостоя; 4) густота древостоя, сумма площадей сечений древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса. Необходимо отметить, что сумма площадей сечений является параметром, достоверно скоррелированным как с густотой древостоя ($r = 0.81$, $P < 0.001$), так и с долей лишайников ($r = 0.74$, $P < 0.01$). В то же время густота древостоя и доля лишайников в покрове не являются скоррелированными параметрами. Учитывая это, а также то, что первая группа переменных показала высокую точность дискриминации типов виталитетных спектров (для 1-ой и 2-ой дискриминирующих функций величина χ^2 равна соответственно 25.628 и 6.735; $P = 0.000$ и 0.009), она была выбрана в качестве основной. Более высоким уровнем значимости во всех случаях отличалась 1-ая дискриминирующая функция, в которой переменной с более высоким значением коэффициента является густота древостоя.

Таблица 3. Характеристики выделенных типов виталитетных спектров средневозрастных северотаежных сосновых древостоев (по результатам дискриминантного анализа)

Параметр	Тип спектра		
	1	2	3
По числу			
Категории состояния			
I + II, %	$\frac{57 \pm 8^1}{48-70}$	$\frac{41 \pm 6}{33-47}$	$\frac{15.5 \pm 0.7}{15-16}$
IV, %	$\frac{9 \pm 4}{5-16}$	$\frac{16 \pm 4}{11-21}$	$\frac{27 \pm 3}{25-30}$
L_n	$\frac{0.60 \pm 0.06}{0.53-0.69}$	$\frac{0.47 \pm 0.05}{0.40-0.52}$	$\frac{0.35 \pm 0.02}{0.34-0.37}$
Характеристики сообществ			
Густота, экз. га ⁻¹	$\frac{697 \pm 333}{293-1090}$	$\frac{1082 \pm 494}{493-1613}$	$\frac{2390 \pm 1004}{1680-3100}$
Доля лишайников, %	$\frac{97 \pm 2}{94-100}$	$\frac{41 \pm 26}{10-65}$	$\frac{58 \pm 51}{22-94}$
По объему			
Категории состояния			
I + II, %	$\frac{75 \pm 3}{72-79}$	$\frac{70 \pm 6}{61-76}$	$\frac{40 \pm 11}{31-53}$
IV, %	$\frac{2.4 \pm 0.9}{1-3}$	$\frac{4 \pm 2}{2-6}$	$\frac{9 \pm 0}{9}$
L_v	$\frac{0.73 \pm 0.03}{0.70-0.77}$	$\frac{0.64 \pm 0.04}{0.60-0.69}$	$\frac{0.48 \pm 0.03}{0.45-0.51}$
Характеристики сообществ			
Густота, экз. га ⁻¹	$\frac{697 \pm 333}{293-1090}$	$\frac{982 \pm 509}{493-1613}$	$\frac{2087 \pm 883}{1480-3100}$
Доля лишайников, % ²	$\frac{97 \pm 2}{94-100}$	$\frac{49 \pm 23}{15-65}$	$\frac{42 \pm 46}{10-94}$

Примечание. Категории состояния: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, IV – усыхающие. Индекс жизненного состояния: L_n – по числу особей, L_v – по объему стволов. S – сумма площадей сечений древостоя.

¹ Среднее значение и стандартное отклонение.

Виталитетный спектр 1-го типа отличается наиболее высокой суммарной долей здоровых и умеренно ослабленных деревьев (50–70%), наиболее низкой долей усыхающих особей (<10%) и наиболее высоким значением индекса состояния – в среднем 0.60 (табл. 3).

Значения факторов-предикторов позволяют заключить, что спектры этого типа свойственны лишайниковым редколесьям и соснякам лишайниковым (густота древостоя от ~300 до 1000 экз. га⁻¹,

доля лишайников в напочвенном покрове – более 94%).

Спектр 2-го типа имеет более низкую долю особей двух высших категорий состояния (~30–50%), повышенную (10–20%) долю усыхающих особей и, как результат, более низкий индекс состояния, находящийся в интервале от 0.40 до 0.50 (табл. 3). Древостои сосны, которым свойственна виталитетная структура 2-го типа, отличаются довольно широкими диапазонами густоты (500–

1600 экз. га⁻¹) и доли лишайников в напочвенном покрове (10–65%). Эти цифры показывают, что 2-ой тип виталитетной структуры характерен, прежде всего, для лишайниково-зеленомошных и зеленомошных северотаежных сосновых лесов.

Для спектра 3-го типа характерно наиболее низкое суммарное участие здоровых и умеренно ослабленных деревьев (<20%) при относительно высокой доле усыхающих (до 25–30%) и наиболее низкое значение индекса состояния — в среднем 0.35. Такие спектры характерны для густых северотаежных сосновых древостоев (1700–3000 экз. га⁻¹), независимо от типологической принадлежности. В исследованной выборке сообществ таким типом спектра обладают наиболее густой сосняк лишайниковый и наиболее густой сосняк зеленомошный.

*Виталитетные спектры,
рассчитанные по объему стволов*

В изученных сосновых древостоях виталитетные спектры, рассчитанные по объему стволов, имеют некоторые отличия от спектров, рассчитанных по числу особей. Доля участия здоровых деревьев в общем объеме в разных сообществах варьирует от 3 до 51%, доля ослабленных — от 28 до 58%, сильно ослабленных — от 14 до 53%, усыхающих — от 1 до 9%, сухих — от 0.5 до 17% (рис. 1). Вариабельность объемных долей особей низших категорий состояния (сильно ослабленных, усыхающих, сухих) является более высокой, чем вариабельность их долей по числу, для особей высших категорий состояния — здоровых и умеренно ослабленных, характерна обратная закономерность.

В обобщенном виталитетном спектре по объему четко выражено преобладание умеренно ослабленных деревьев ($38 \pm 10\%$), средняя доля здоровых ($27 \pm 16\%$) примерно в 2 раза выше, чем их доля по числу (табл. 2). Объемная доля сильно ослабленных ($26 \pm 13\%$), усыхающих ($5 \pm 3\%$) и сухих ($4 \pm 5\%$) особей, напротив, ниже, чем их численная доля. Индекс жизненного состояния изученных древостоев, рассчитанный по объему стволов (L_v), в среднем составил 0.64 ± 0.10 ($0.53–0.72$), т.е. был заметно более высоким, чем индекс по числу стволов.

Объемная доля здоровых и суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных деревьев имеет довольно тесную отрицательную экспоненциальную связь ($r = -0.79$ и -0.83 , $p < 0.01$ и 0.001 ; $R^2 = 62$ и 69% соответственно) с густотой соснового древостоя. Доли участия в общем объеме сильно ослабленных и усыхающих особей положительно связаны с густотой древостоя. У первых связь наиболее точно аппроксимируется линейной функцией ($r = 0.71$, $p < 0.01$; $R^2 = 50\%$), у вторых — сигмоидной ($r = -0.70$, $p < 0.01$; $R^2 = 50\%$).

Объемная доля участия умеренно ослабленных и сухих деревьев достоверной функциональной связи с густотой древостоя не имеет. Изменение величины индекса жизненного состояния сосновых древостоев, рассчитанного по объему стволов, в зависимости от их густоты наиболее точно аппроксимируется отрицательной экспоненциальной функцией ($r = -0.77$, $p < 0.01$; $R^2 = 60\%$).

Таким образом, объемная доля здоровых и усыхающих деревьев, так же, как их численная доля, в изученном интервале густоты древостоя изменяется с разной скоростью. Более быстро — в первой половине интервала (от 290 до 1400 экз. га⁻¹): при увеличении густоты на 100 экз. га⁻¹ доля здоровых особей снижается в среднем на 2.7%, доля усыхающих возрастает на 0.5%. Во второй половине интервала (густота от 1400 до 3100 экз. га⁻¹) соответствующая величина у здоровых особей составляет 0.8%, у усыхающих — 0.06%. В то же время доля сильно ослабленных деревьев равномерно увеличивается во всем исследованном интервале густоты.

Аналогичные тенденции прослеживаются в отношении связи долей участия деревьев разных категорий состояния с суммой площадей сечений соснового древостоя. Доля здоровых особей в общем объеме стволов, а также суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных имеют отрицательную экспоненциальную связь с полнотой древостоя, однако менее тесную ($r = -0.68$ и -0.61 , $p < 0.05$; $R^2 = 46$ и 38% соответственно), чем с его густотой. Доля участия усыхающих особей в общем объеме стволов характеризуется положительной связью с полнотой древостоя. Связь может быть с одинаковой степенью точности аппроксимирована линейной и экспоненциальной функциями ($r = 0.72–0.73$, $p < 0.01$; $R^2 = 52–53\%$). Изменение суммарной объемной доли усыхающих и сухих деревьев по мере увеличения полноты древостоя в большей степени соответствует экспоненциальной кривой ($r = 0.70$, $p < 0.01$; $R^2 = 50\%$). Индекс жизненного состояния древостоев, рассчитанный по объему стволов, демонстрирует экспоненциальное снижение по мере увеличения полноты ($r = -0.72$, $p < 0.01$; $R^2 = 52\%$).

Доля здоровых особей в общем объеме стволов имеет положительную линейную связь с долей лишайников в напочвенном покрове ($r = 0.63$, $p < 0.05$; $R^2 = 28\%$). Изменение объемной доли усыхающих ($r = 0.65$, $p < 0.05$; $R^2 = 42\%$) и сухих ($r = 0.72$, $p < 0.01$; $R^2 = 52\%$) деревьев наиболее точно описывает уравнение гиперболы: быстрое начальное снижение сменяется значительно более медленным.

Дискриминантный анализ выявил три типа виталитетных спектров, в целом соответствующих типам, выделяемым по числу особей. Инди-

каторным признаком являлась величина индекса жизненного состояния, рассчитанная по объему. Предикторами служили так же, как в случае спектров, рассчитанных по числу особей, густота древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса. Для 1-ой и 2-ой дискриминирующих функций величина χ^2 равна соответственно 12.403 и 4.252; $P = 0.015$ и 0.039 . На основе величин коэффициентов дискриминации можно заключить, что оба предиктора примерно в равной мере дискриминировали 3 выделенные группы виталитетных спектров.

В виталитетных спектрах, рассчитанных по объему стволов, суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных деревьев оказалась в 1.5–2.5 выше, а усыхающих – в 3–4 раза ниже, чем в спектрах по числу особей (табл. 3). Это повлекло за собой соответствующее увеличение индекса жизненного состояния.

Результаты выполненного исследования показали, что в древостоях средневозрастных северотаежных сосновых лесов по числу преобладают умеренно и сильно ослабленные деревья, а основными виталитетными категориями деревьев, формирующими общий объем стволов, являются умеренно ослабленные и здоровые. Это согласуется со сделанными нами ранее выводами (Горшков и др., 2013; Ставрова и др., 2016) о характере виталитетной структуры древостоев лишайниковых северотаежных сосновых лесов, имеющих возраст от 80 до 380 лет.

В связи с этим следует упомянуть о высказанном еще в 60-х гг. прошлого века положении о том, что оптимальным путем развития особей древесных растений является развитие не на высоком, а на среднем уровне жизненности (Левин, 1966). Такие особи, развивающиеся в условиях “умеренного фитоценоотического пресса”, способны пройти полный жизненный цикл, активно мобилизуя свой биологический потенциал и проявляя наибольшую жизнестойкость в условиях конкуренции. Согласно результатам специальных исследований, деревья 2–3 классов Крафта характеризуются наиболее эффективным использованием площади питания для ростовых процессов (Нагимов, 2000, цит. по Рогозин, 2019). Именно такие деревья в итоге должны формировать основу господствующего компонента ценопопуляций древесных растений. Данные целого ряда исследований, выполненных на примере разных лесобразующих видов – ели сибирской (*Picea obovate*) (Алексеев, Ярмишко, 1990; Ставрова и др., 2010), пихты сибирской (*Abies sibirica*) (Махатков, 1991), пихты кавказской (*Abies caucasica*) (Бебия, 2000), сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) (Демидко, 2011; Кривец и др., 2014), сосны обыкновенной (Шорохова, 2013), подтверждают этот вывод.

В то же время в некоторых работах указывается на преобладание в северо- и среднетаежных лесах разного возраста по числу и объему здоровых деревьев (Ярмишко, 1997; Торлопова, Ильчуков, 2007; Ярмишко, Игнатъева, 2019). Можно предполагать, что имеющиеся расхождения обусловлены тем, что указанные исследования имели целью изучение влияния промышленного загрязнения на состояние сосновых древостоев и в соответствии с этим в них использовались несколько иные подходы к оценке жизненного состояния деревьев на незагрязненных территориях.

Для обоснования закономерности выявленного типа виталитетной структуры средневозрастных сосновых лесов логично обратиться к данным о возрастной динамике виталитетной структуры древостоев в процессе послепожарного восстановления северотаежных сосновых и елово-сосновых лесов Кольского полуострова. В молодых древостоях, сформировавшихся через 30–40 лет после пожара, абсолютно доминируют здоровые деревья (80–90%), через 50–60 лет их доля снижается до 50%, а доля умеренно ослабленных возрастает до 30% (Ярмишко и др., 2005). К 80-летнему возрасту виталитетное разнообразие особей сосны реализуется в полной мере: в его составе присутствуют деревья пяти разных категорий состояния, при этом доля участия здоровых особей не превышает в среднем 20%, а преобладающими по числу (60–70%) являются умеренно и сильно ослабленные (Горшков и др., 2013; Ставрова и др., 2016). Наличие выраженной тенденции повышения виталитетного разнообразия в возрастном ряду древостоев показано, в частности, на примере коренных северо- и среднетаежных сосняков в Республике Коми (Торлопова, Ильчуков, 2007), древостоев из пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii*) на территории Северной Америки (Binkley, 2004), сосны кедровой сибирской в кедровниках Горного Алтая (Демидко, 2006, 2011). При этом авторы сообщают о 2–3-кратном снижении объемной доли здоровых деревьев и 3–4-кратном увеличении суммарной доли ослабленных и сильно ослабленных с увеличением возраста древостоев.

Дифференциацию особей по скорости роста и биомассе, уровню конкурентоспособности и жизненности (степени доминирования) в процессе развития древостоя обычно связывают, с одной стороны, с возрастным изменением активности метаболизма и снижением устойчивости особей к вредителям и болезням, с другой (и наиболее часто) – с внутри- и межпопуляционным конкурентным взаимодействием (Nilsson, Gammel, 1993; Касаткин и др., 2012; Das, 2012; Усольцев, 2013; Санников, Санникова, 2014). Кроме того, среди возможных причин иногда указывается неоднородность условий микроместообитаний в

пределах сообществ и генетические особенности особей (Демаков и др., 2013).

В экспериментальном исследовании, выполненном С.Н. Санниковым с соавторами (Санников и др., 2012), установлено, что корневая и световая конкуренция объясняют от 50 до 75% варьирования ростовых параметров молодого поколения хвойных, причем главную роль в дифференциации особей играет корневая конкуренция. В работе D. Coomes и R. Allen (2007) было показано, что конкуренция за питательные вещества влияет на деревья всех размеров, тогда как конкуренция за свет оказывает существенное влияние в основном на малоразмерные, наиболее угнетенные деревья.

Согласно имеющимся данным (Санникова, 1992; Санникова, Локосова, 2001), в одном и том же сообществе коренасыщенность верхних горизонтов почв является в 2–4 раза более низкой на редкостойных участках по сравнению с участками, отличающимися более высокой густотой древостоя. Это свидетельствует о том, что такой параметр, как густота древостоя, косвенно может отражать степень напряженности корневой конкуренции между особями древесных растений. Локальная густота древостоя, выражаемая через расстояние между потенциально конкурирующими растениями, а также площадь питания часто используются при моделировании конкурентных отношений особей древесных растений, процессов роста и формирования структуры древостоев (Ястребов, Познанская, 1993; Mäkinen, 1997; Касаткин и др., 2012; Грабарник, Секретенко, 2015).

В сосновых лесах района исследований смыкание и перекрытие корневых систем деревьев наблюдаются уже в 25–30-летнем возрасте (Ярмишко, Цветков, 1987; Ярмишко, 1997), несмотря на разреженность северотаежных древостоев. Можно предполагать, что эти процессы ведут к последовательному увеличению напряженности корневой конкуренции, что не может с течением времени не отразиться на скорости роста и жизненном состоянии особей в составе древостоев. Результаты выполненного нами исследования показали, что в средневозрастных северотаежных сосновых лесах густота древостоя является значимым фактором виталитетной дифференциации особей в его составе. Роль суммы площадей сечений древостоя в формировании виталитетной структуры изученных древостоев является, хотя и достоверной, но более слабой. С густотой древостоя связано 65–70% дисперсии суммарной доли участия здоровых и умеренно ослабленных деревьев как по числу, так и по объему, в то время как с полнотой — 40–45%. Аналогичную закономерность демонстрирует и величина индекса жизненного состояния древостоев (соответственно 60–70% и 52–57%).

Проведенный анализ показал, что на исследованных градиентах густоты ($290\text{--}3100$ экз. га⁻¹) и суммы площадей сечений ($6.3\text{--}29.0$ м² га⁻¹) сосновых средневозрастных древостоев доля участия деревьев разных категорий состояния, как правило, изменяется нелинейно как по числу, так и по объему. Более быстрое изменение долей участия здоровых и усыхающих деревьев (соответственно снижение и увеличение) происходит в первой половине исследованных интервалов густоты и полноты. Гораздо реже отмечается равномерное изменение доли участия особей определенной категории состояния.

Проведенный анализ показал, что типологические различия сообществ (определяемые по доле лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса) оказывают значимое влияние на виталитетную дифференциацию особей лесообразующих видов. В районе исследований разреженные сосновые сообщества лишайникового типа (особенно лишайниковые сосновые редколесья) по сравнению с сосняками зеленомошными отличаются более высоким уровнем жизненного состояния древостоев. Роль условий местообитания и типа леса подтверждается данными анализа виталитетной структуры северо- и среднетаежных сосновых древостоев в сообществах лишайниковой, зеленомошной и сфагновой группы типов на востоке Европейской России (Торлопова, Ильчуков, 2007). Согласно данным исследований, проведенных на территории Западной Сибири (Кривец и др., 2008, 2014), в разнотравных и крупнопоротниковых кедровых сообществах дренированных автоморфных местообитаний уровень жизненного состояния древостоев кедра сибирского является более высоким (по объему доминируют здоровые и ослабленные деревья), чем в полугидроморфных условиях, где основной объем формируют ослабленные и сильно ослабленные особи.

Вместе с тем, результаты выполненного исследования показали, что в средневозрастных северотаежных сосновых лесах тип виталитетного спектра сосны не связан строго с определенным типом леса и определенной густотой древостоя, хотя эти параметры играют очень важную роль. По-видимому, характер виталитетной структуры зависит от большого комплекса факторов, среди которых, в частности, не только конкуренция, но и экспериментально обоснованное “партнерство” соседних деревьев в древостоях, не только общая густота древостоя, но и особенности пространственного распределения особей (Рогозин, 2019).

ВЫВОДЫ

1. В древостоях средневозрастных северотаежных сосновых лесов, независимо от их типологи-

ческой принадлежности, преобладающими по числу категориями являются умеренно и сильно ослабленные деревья (суммарная доля — от 55 до 70%), по объему стволов — умеренно ослабленные и здоровые (суммарная доля — 50–75%).

2. Изменение участия особей разных категорий состояния в древесном ярусе сосновых лесов по градиентам густоты (290–3100 экз. га⁻¹) и суммы площадей сечений (6.3–29.0 м² га⁻¹) древостоя имеет нелинейный характер: снижение доли здоровых и ослабленных деревьев и увеличение доли усыхающих и сухих в первой половине изученных интервалов является в 2–3 раза более быстрым, чем во второй половине.

3. Наиболее важным фактором, определяющим характер виталитетной структуры средневозрастных северотаежных сосновых древостоев, является его густота, с которой связано 60–70% варьирования величины индекса жизненного состояния.

4. Значимый вклад в формирование виталитетной дифференциации деревьев вносят сумма площадей сечений древостоя (50–60% варьирования индекса жизненного состояния) и тип леса.

5. Через 85–90 лет после пожара основные параметры виталитетной структуры северотаежных древостоев сосны уже близки к эталонным параметрам, характерным для малонарушенных и ненарушенных северотаежных лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Алексеев В.А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. 1990. Л., Наука. С. 38–53.
- Алексеев В.А., Ярмишко В.Т. Влияние атмосферного загрязнения с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северотаежных древостоев // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 105–115.
- Алексеев А.С. Анализ экологической структуры популяции *Picea abies* (Pinaceae) в условиях атмосферного загрязнения // Ботанический журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1277–1284.
- Бегия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н., Тумакова Е.А. Типы размерной и виталитетной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. № 4. С. 512–531.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н., Лянгузов А.Ю. Радиальный прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в северотаежных лишайниковых сосновых лесах и редколесьях // Известия РАН. Серия биологическая. 2021. № 2. С. 200–210.
- Грабарник П.Я., Секретенко О.П. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 32–44.
- Демаков Ю.П., Исаев А.В., Нехаев И.Н. Характер освоения деревьями жизненного пространства в пойменных биогеоценозах // Научные труды государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. 2013. Вып. 6. С. 163–184.
- Демидко Д.А. Виталитетная структура ненарушенных древостоев кедрового сибирского в субальпийском подполюсе и на верхней границе леса в горном Алтае // Экология. 2006. № 5. С. 394–397.
- Демидко Д.А. Состояние кедровых древостоев Северо-Восточного Алтая и методы его оценки // Лесоведение. 2011. № 1. С. 19–27.
- Касаткин А.С., Бойко А.А., Колтунова А.И., Гаврилин Д.С. Радиальный прирост сосны обыкновенной в условиях конкуренции // Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 2012. № 2(34). С. 50–54.
- Катютин П.Н., Горшков В.В. Жизненное состояние, скорость роста и надземная фитомасса *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в средневозрастных северотаежных лесах // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56. № 2. С. 99–111.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Виталитетная структура древостоев кедрового сибирского *Pinus sibirica* Du Roi на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 225–231.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Чернова Н.А., Пац Е.Н., Керчев И.А. Комплексная характеристика биологического разнообразия кедровых лесов на южном пределе их распространения в Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2(26). С. 130–150.
- Левин Г.Г. Возрастные изменения у растений (анализ некоторых понятий и представлений) // Ботанический журн. 1966. Т. 51. № 12. С. 1774–1795.
- Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюллетень МОИП. 1991. Т. 96. № 4. С. 79–88.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Михайлова Т.А., Калугина О.В., Шергина О.В. Динамика состояния сосновых лесов Предбайкалья в условиях воздействия антропогенных факторов // Сибирский лесной журн. 2017. № 1. С. 44–55.
- Никонов В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л.: Наука, 1987. 142 с.
- Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. 2020 // Интернет-портал актуальных нормативно-правовых документов. <https://docs.cntd.ru/document/573053313>
- Рогозин М.В. Структура древостоев: конкуренция или партнерство? [Электронный ресурс]. Пермь: Пермский национальный исследовательский университет, 2019. 223 с. <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/mono/rogozin-struktura-drevostoev.pdf>
- Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценозэкосистема // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 25–34.

- 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. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. 65 с.
- 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.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Picea obovata* и *Betula pubescens* в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Ботанический журн. 2010. Т. 95. № 11. С. 1550–1565.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Формирование структуры ценопопуляций лесобразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов // Труды Карельского НЦ РАН. Серия “Биогеография”. 2016. Т. 3. С. 10–28.
- Торлопова Н.В., Ильчуков С.В. Сосновые леса европейского Северо-Востока: структура, состояние, флористический комплекс. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 191 с.
- Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛУТУ, 2013. 556 с.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес. Архангельск: Изд-во Северного (Арктического) федерального университета, 2012. 312 с.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
- Черненко Т.В. Различные аспекты дендроиндикации техногенного загрязнения // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. М.: Наука, 1993. С. 211–234.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 2004. 342 с.
- Шорохова Е.А. Взаимосвязь структурных показателей ценопопуляций сосны *Pinus sylvestris* L. в коренных северотаежных сосняках Карелии // Труды Карельского НЦ РАН. Серия Биогеография. 2013. № 6. С. 159–166.
- Ярмишко В.Т. Состояние сосновых древостоев // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. 1990. Л.: БИН РАН. С. 104–109.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ ХИМИИ СПбГУ, 1997. 210 с.
- Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. № 4. С. 1–19.
- Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н. Многолетняя динамика виталитетной структуры древесного яруса хвойных лесов при разном уровне промышленного загрязнения на Кольском полуострове // Проблемы экологии растительных сообществ. СПб.: ВВМ, 2005. С. 58–70.
- Ярмишко В.Т. Динамика древесного яруса сосновых (*Pinus sylvestris* L.) лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ, 2009. С. 58–87.
- Ярмишко В.Т., Игнатъева О.В. Многолетний импактный мониторинг состояния сосновых лесов в центральной части Кольского полуострова // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 6. С. 658–668.
- Ярмишко В.Т., Цветков В.Ф. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова // Ботанический журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 496–505.
- Ястребов А.Б., Познанская А.А. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии // Ботанический журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 123–133.
- Augustaitis A., Šopauskiene D., Baužienė I. Direct and indirect effects of regional air pollution on the crown defoliation // Baltic Forestry. 2010. V. 16. P. 23–34.
- Binkley D.A. hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development // Forest Ecology and Management. 2004. № 190. P. 265–271.
- Choi Y., Chung H.I., Lim Ch.-H., Lee J.-H., Choi W.I., Jeon S.W. Multi-Model Approaches to the Spatialization of Tree Vitality Surveys: Constructing a National Tree Vitality Map // Forests. 2021. № 12. P. 1009–1025.
<https://doi.org/10.3390/f12081009>
- Coomes D.A., Allen R.B. Effects of size, competition and altitude on tree growth // Journal of Ecology. 2007. V. 95. P. 1084–1097.
- 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.
- Dittmar C., Elling W. Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria) // Dendrochronologia. 2007. V. 25. № 1. P. 37–56.
- Dobbertin M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review // European Journal of Forest Research. 2005. V. 124. № 4. P. 319–333.
<https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>
- Eichhorn J., Roskams P. Assessment of Tree Condition // Forest Monitoring Methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia. Development in Environment Science. 2013. V. 12. P. 139–167.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098222-9.00008-X>
- Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M. Chlorophyll fluorescence of the trunk rather than leaves indicates visual vitality in *Eucalyptus saligna* // Trees – Structure and Function. 2012. V. 26. № 5. P. 1565–1576.
<https://doi.org/10.1080/03071375.2013.783746>
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Plant Growth and Vitality // Impacts of Point Polluters on Terrestrial Biota. Environmental Pollution. V. 15. Dordrecht: Springer, 2009.
https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1_4
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N., Bakkal I. Impact of Heavy Metals on Forest Ecosystems of the European North of Russia // Heavy Metals. 2018.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.73323>

Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests // UNECE, ICP Forest Programme Coordinating Centers. Hamburg, 2010. <http://www.icp-forest.org/Manual.htm>

Martínez-Trinidad T., Watson W.T., Arnold M.A., Lombardini L., Appel D.N. Comparing various techniques to measure tree vitality of live oaks // Urban Forestry & Urban Greening. 2010. V. 9. № 3. P. 199–203.

Mäkinen H. Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families // Silva Fennica. 1997. V. 31. № 1. P. 43–52.

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

Oliver C.D., Larson B.C. Forest Stand Dynamics. N.Y.: John Wiley & Sons, 1996. 543 p.

Roloff A. Crown Structure and Tree Vitality // Longhurst J.W.S. (eds) Acid Deposition. Springer, Berlin, Heidelberg., 1991. P. 193–213.

https://doi.org/10.1007/978-3-642-76473-8_13

Rötzer T., Grote R., Pretzsch H. Effects of environmental changes on the vitality of forest stands // Eur. J. Forest Research. 2005. V. 124. P. 349–362. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0086-2>

Solberg S. Crown condition and growth relationships within stands of *Picea abies* // Scandinavian J. Forest Research. 1999. V. 14. № 4. P. 320–327.

<https://doi.org/10.1080/02827580050160510>

Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Bakkal I.J. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession // Forests. 2020. V. 11. № 5. P. 558.

<https://doi.org/10.3390/f11050558>

Torelli N., Shortle W.C., Cufar K., Ferlin F., Smith K.T. Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia // Forest Pathology. 1999. V. 29. № 3. P. 189–197.

Tveite B. Air Pollution and Forest Damage in Norway. In: Hutchinson T.C., Meema K.M. Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems. NATO ASI Series (Series G: Ecological Sciences). 1987. V. 16. Springer, Berlin, Heidelberg.

https://doi.org/10.1007/978-3-642-70874-9_4

Vitality Structure of the Middle-Aged Northern Taiga Pine Forest Stands

N. I. Stavrova^{1, *}, V. V. Gorshkov^{1, 2}, and P. N. Katjutin^{1, 3}

¹Komarov Botanical Institute of the RAS, Professor Popov, st. 2, Saint-Petersburg, 197376 Russia

²Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln., 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

³Saint Petersburg State University, Universitetskaya emb., 7–9, Saint Petersburg, 199034 Russia

*E-mail: NStavrova@binran.ru

On the example of the northern taiga pine (*Pinus sylvestris* L.) forests of the western Kola peninsula (67°30'–68°10' N, 33°57'–34°21' W) the vitality structure of the middle-aged forest stands was studied in the communities within the lichen, lichen-green moss and green moss groups of forest types (12 permanent sample plots). It has been established that the studied forest stands are characterized by a numerical predominance of moderately and severely weakened trees (total share of 55–70%), and of moderately weakened and healthy trees in terms of trunk volume (total share of 50–75%). The significant factors found to contribute into the formation of the middle-aged pine forest stands' vitality structure are their density, the sum of the basal areas and the forest type. The density of the forest stand is the main contributor to the nature of the trees' vitality differentiation. Three main types of pine vitality spectra were identified, differing in the value of the stand vitality index.

Keywords: Scots pine, forest stand, vitality structure, northern taiga, Kola peninsula.

REFERENCES

Alekseev A.S., Analiz ekologicheskoi struktury populyatsii *Picea abies* (Pinaceae) v usloviyakh atmosfornogo zagryazneniya (Analysis of ecological structure of the *Picea abies* (Pinaceae) population growing under atmospheric pollution), *Botanicheskii zhurnal*, 1990, Vol. 75, No. 9, pp. 1277–1284.

Alekseev V.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.

Alekseev V.A., Nekotorye voprosy diagnostiki i klassifikatsii povrezhdennykh zagryazneniem lesnykh ekosistem (Issues of detection and classification of forest ecosystems disturbed by pollution), In: *Lesnye ekosistemy i atmosfornoe zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Lenin-

grad: Nauka, 1990, pp. 38–53.

Alekseev V.A., Yarmishko V.T., Vliyanie atmosfornogo zagryazneniya dvuokis'yu sery s primes'yu tyazhelykh metall-ov na stroenie i produktivnost' severo-taizhnykh 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 atmosfornoe zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, pp. 105–115.

Augustaitis A., Šopauskiene D., Baužiene I., Direct and indirect effects of regional air pollution on the crown defoliation, *Baltic Forestry*, 2010, Vol. 16, pp. 23–34.

Bebiya S.M., Differentsiatsiya derev'ev v lesu, ikh klassifikatsiya i opredelenie zhiznennogo sostoyaniya drevostoev

- (Differentiation of trees in the forest, their classification and determination of the vital state of forest stands), *Lesovedenie*, 2000, No. 4, pp. 35–43.
- Binkley D.A., Hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development, *Forest Ecology and Management*, 2004, No. 190, pp. 265–271.
- Chernen'kova T.V., Razlichnye aspekty dendroindikatsii tekhnogennoho zagryazneniya (Various aspects of dendroindication of technogenic pollution), In: *Okhrana lesnykh ekosistem i ratsional'noe ispol'zovanie lesnykh resursov* (Protection of forest ecosystems and rational use of forest resources), Moscow: Nauka, 1993, pp. 211–234.
- Chernen'kova T.V., *Reaktsiya lesnoi rastitel'nosti na promyshlennoe zagryaznenie* (Response of forest vegetation to industrial pollution), Moscow: Nauka, 2002, 191 p.
- Choi Y., Chung H.I., Lim Ch-H., Lee J-H., Choi W.I., Jeon S.W., Multi-Model Approaches to the Spatialization of Tree Vitality Surveys: Constructing a National Tree Vitality Map, *Forests*, 2021, No. 12, pp. 1009–1025. <https://doi.org/10.3390/f12081009>
- Coomes D.A., Allen R.B., Effects of size, competition and altitude on tree growth, *Journal of Ecology*, 2007, Vol. 95, pp. 1084–1097
- Das A., The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests, *Canadian J. Forest Research*, 2012, Vol. 42, No. 11, pp. 1983–1995.
- Demakov Y.P., Isaev A.V., Nekhaev I.N., Kharakter osvoeniya derev'yami zhiznennogo prostranstva v poimennykh biogeotsenozakh (The character of life area development by trees in bottomland biogeocenosis), In: *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"* (Scientific papers of the State Nature Reserve "Bol'shaya Kokshaga"), Yoshkar-Ola: Izd-vo PGU, 2013, Vol. 6, pp. 163–184.
- Demidko D.A., Sostoyanie kedrovyykh drevostoev Severo-Vostochnogo Altaya i metody ego otsenki (The state of Siberian pine forests in Northeastern Altai and methods for its assessment), *Lesovedenie*, 2011, No. 1, pp. 19–27.
- Demidko D.A., Vitality structure of undisturbed siberian stone pine stands in the subalpine belt and at the timberline in the Mountain Altai, *Russian J. Ecology*, 2006, Vol. 37, No. 5, pp. 359–362.
- Dittmar C., Elling W., Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria), *Dendrochronologia*, 2007, Vol. 25, No. 1, pp. 37–56.
- Dobbertin M., Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review, *European J. Forest Research*, 2005, Vol. 124, No. 4, pp. 319–333. <http://dx.doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>
- Eichhorn J., Roskams P., Assessment of Tree Condition, In: *Forest Monitoring Methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia*, Development in Environment Science, 2013, Vol. 12, pp. 139–167. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098222-9.00008-X>
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katjutin P.N., Lyanguzov A.Y., Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in lichen pine forests and woodlands of the northern taiga, *Biology Bulletin*, 2021, Vol. 48, No. 2, pp. 214–223.
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katyutin P.N., Tumakova E.A., Tipy razmernoi i vitalitetnoi struktury tsenopopulyatsii *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v usloviyakh severnoi taigi (Kol'skii p-ov) (Types of size and vitality structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in northern taiga (Kola Peninsula)), *Rastitel'nye resursy*, 2013, Vol. 49, No. 4, pp. 512–531.
- Grabarnik P.Y., Sekretenko O.P., Analiz gorizontol'noi struktury drevostoev metodami sluchainykh tochechnykh polei (Analysis of tree stand horizontal structure using random point field methods), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 32–44.
- Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M., Chlorophyll fluorescence of the trunk rather than leaves indicates visual vitality in *Eucalyptus saligna*, *Trees – Structure and Function*, 2012, Vol. 26, No. 5, pp. 1565–1576. <http://dx.doi.org/10.1080/03071375.2013.783746>
- Kasatkin A.S., Boiko A.A., Koltunova A.I., Gavrilin D.S., Radial'nyi prirost sosny obyknovennoi v usloviyakh konkurentssii (Radial increment of Scotch pine under the conditions of competition), *Izvestiya Orenburgskogo gos. agrarnogo universiteta*, 2012, No. 2(34), pp. 50–54.
- Katyutin P.N., Gorshkov V.V., Zhiznennoe sostoyanie, skorost' rosta i nadzemnaya fitomassa *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v srednevozrastnykh severotaezhnykh lesakh (Vitality, growth speed and aboveground biomass of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in Middle-aged North taiga forests), *Rastitel'nye resursy*, 2020, Vol. 56, No. 2, pp. 99–111.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E., Plant Growth and Vitality, In: *Impacts of Point Polluters on Terrestrial Biota*, Environmental Pollution, Vol. 15, Dordrecht: Springer, 2009. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1_4
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Chernova N.A., Pats E.N., Kerchev I.A., Kompleksnaya kharakteristika biologicheskogo raznoobraziya kedrovyykh lesov na yuzhnom predele ikh rasprostraneniya v Zapadnoi Sibiri (A complex description of Siberian stone pine forests biodiversity at the southern border of their outreach in West Siberia (Russia)), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2014, No. 2(26), pp. 130–150.
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Demidko D.A., Vitalitetnaya struktura drevostoev kedra sibirskogo *Pinus sibirica* Du Tour na yugo-vostoke Zapadnoi Sibiri (Vitality structure of Siberian stone pine stands in the southeast of Western Siberia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Prilozhenie № 7, ser. Biologicheskie nauki (biologiya, pochvo-vedenie, lesovedenie)*, 2008, No. 313, pp. 225–231.
- Levin G.G., Vozrastnye izmeneniya u rastenii (analiz nekotorykh ponyatii i predstavlenii) (Age changes in plants), *Botanicheskii zhurnal*, 1966, Vol. 51, No. 12, pp. 1774–1795.
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N. and Bakal I., Impact of Heavy Metals on Forest Ecosystems of the European North of Russia, *Heavy Metals*, 2018. <https://doi.org/10.5772/intechopen.73323>
- Makhatkov I.D., Polivariantnost' ontogeneza pikhty sibirskoi (Ontogenic multiplicity of Siberian fir), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 1991, Vol. 96, No. 6, pp. 79–88.
- Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*, UNECE, ICP Forest Programme Coordinating Centers, Hamburg, 2010, available at: <http://www.icp-forest.org/Manual.htm>
- Martínez-Trinidad T., Watson W.T., Arnold M.A., Lombardini L., Appel D.N., Comparing various techniques to

- measure tree vitality of live oaks, *Urban Forestry & Urban Greening*, 2010, Vol. 9, No. 3, pp. 199–203.
- Mäkinen H., Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families, *Silva Fennica*, 1997, Vol. 31, No. 1, pp. 43–52.
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Mikhailova T.A., Kalugina O.V., Shergina O.V., Dinamika sostoyaniya sosnovykh lesov Predbaikaliya v usloviyakh vozdvoystviya antropogennykh faktorov (The dynamics of pine forests in Prebaikalia under anthropogenic impact), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 1, pp. 44–55.
- Nikonov V.V., *Pochvoobrazovanie na severnom predele sosnovykh biogeotsenozov* (Soil development on the northern limit of pine biogeocoenoses), Leningrad: Nauka, 1987, 141 p.
- 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.
- Oliver C.D., Larson B.C., *Forest Stand Dynamics*, N.Y.: John Wiley & Sons, 1996, 543 p.
- Pereverzev V.N., *Lesnye pochvy Kol'skogo poluostrova* (Forest soils of Kola Peninsula), Moscow: Nauka, 2004, 232 p.
- Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh. 2020* (Rules of sanitary safety in forests), available at: <https://docs.cntd.ru/document/573053313>
- Rogozin M.V., *Struktura drevostoev: konkurentsiya ili partnerstvo?* (The structure of the forest: competition or partnership?), Perm: PGNIU, 2019, 223 p., available at: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/mono/rogozin-struktura-drevostoev.pdf>
- Roloff A., Crown Structure and Tree Vitality, In: *Acid Deposition*, Springer, Berlin, Heidelberg, 1991, pp. 193–213. https://doi.org/10.1007/978-3-642-76473-8_13
- Rötzer T., Grote R., Pretzsch H., Effects of environmental changes on the vitality of forest stands, *Eur. J. Forest Research*, 2005, Vol. 124, pp. 349–362. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0086-2>
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Les kak podzemno-somknutaya dendrotsenoekosistema (Forest as Underground-Closed Dendrocenoecosystem), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 1, pp. 25–34.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V., *Ocherki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii* (Outlines of theory of forest populational biology), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2012, 272 p.
- Sannikova N.S., Lokosova E.I., Mikroekosistemnyi analiz strukturno-funktsional'nykh svyazei v lesnykh biogeotsenozakh (Microecosystem analysis of structural and functional relationships in forest biogeocoenoses), 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., *Mikroekosistemnyi analiz tsenopopulyatsii drevesnykh rastenii* (Microecosystem analysis of coenopopulations of woody plants), Ekaterinburg: UrO RAN, 1992, 65 p.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Shorokhova E.A., Vzaimosvyaz' strukturnykh pokazatelei tsenopopulyatsii sosny *Pinus sylvestris* L. v korennykh severotaezhnykh sosnyakakh Karelii (Relationship between characteristics of Scots pine *Pinus sylvestris* L. population structure in northern boreal Scots pine stands in Karelia), *Trudy Karel'skogo NTs RAN. Seriya Biogeografiya*, 2013, No. 6, pp. 159–166.
- Solberg S., Crown condition and growth relationships within stands of *Picea abies*, *Scandinavian J. Forest Research*, 1999, Vol. 14, No. 4, pp. 320–327. <http://dx.doi.org/10.1080/02827580050160510>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Dinamika vitalitetnoi struktury tsenopopulyatsii *Picea obovata* i *Betula pubescens* v protsesse poslepozharnykh suksessii severotaezhnykh elovykh lesov (Dynamics of vitality structure of *Picea obovata* and *Betula pubescens* coenopopulations during postfire succession in northern taiga spruce forest), *Botanicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 95, No. 11, pp. 1550–1565.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Formirovaniye struktury tsenopopulyatsii lesoobrazuyushchikh vidov v protsesse poslepozhar'nogo 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, Vol. 3, pp. 10328.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Bakkal I.I., The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession, *Forests*, 2020, Vol. 11, No. 5, p. 558. <https://doi.org/10.3390/f11050558>
- Torelli N., Shortle W.C., Cufar K., Ferlin F., Smith K.T., Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia, *Forest Pathology*, 1999, Vol. 29, No. 3, pp. 189–197.
- Torlopova N.V., Il'chukov S.V., *Sosnovye lesa evropeiskogo Severo-Vostoka: struktura, sostoyanie, floristicheskii kompleks* (Pine forests in Northeastern Europe: structure, health, and floristic complex), Ekaterinburg: Izd-vo IB Komi NTs UrO RAN, 2007, 191 p.
- Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V., *Promyshlennoe zagryaznenie okruzhayushchei sredy i les* (Industrial pollution of environment and forest), Arkhangelsk: Izd-vo SAFU, 2012, 315 p.
- Tveite B., Air Pollution and Forest Damage in Norway. In: *Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems*, NATO ASI Series (Series G: Ecological Sciences), 1987, Vol. 16, Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70874-9_4
- Usol'tsev V.A., *Produktsionnye pokazateli i konkurentnye ot-nosheniya derev'ev. Issledovanie zavisimosti* (Production and competitive relations of trees: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 553 p.
- Yarmishko V.T., Dinamika drevesnogo yarusa sosnovykh (*Pinus sylvestris* L.) lesov (Tree layer dynamics in pine (*Pinus sylvestris* L.) forests), In: *Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-Zapada Rossii* (Dynamics of forest communities in North-western Russia), Saint Petersburg: VVM, 2009, pp. 58–87.
- Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katyutin P.N., Mnogoletnyaya dinamika vitalitetnoi struktury drevesnogo yarusa khvoinykh lesov pri raznom urovne promyshlennogo zagryazneniya na Kol'skom poluostrove (Long-term dynamics of the vitality structure of the tree layer of coniferous

forests at different levels of industrial pollution on the Kola Peninsula), In: *Problemy ekologii rastitel'nykh soobshchestv* (Issues of ecology of plant communities), Saint Petersburg: VVM, 2005, pp. 58–70.

Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Vitalitetnaya struktura *Pinus sylvestris* L. v lesnykh soobshchestvakh s raznoi stepen'yu i tipom antropogennoi narushennosti (Kol'skii poluostrov) (*Pinus sylvestris* L. vital state structure in the tree layer of pine forest with different degree and type of anthropogenic disturbance (Kola peninsula)), *Rastitel'nye resursy*, 2003, Vol. 39, No. 4, pp. 1–19.

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., *Sosna obyknovennaya i atmosfernoie zagryaznenie na Evropeiskom Severe* (The Scots pine and the atmospheric contamination in North Europe), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SpbGU, 1997, 210 p.

Yarmishko V.T., Sostoyanie sosnovykh drevostoev (The state of pine stands), In: *Vliyanie promyshlennogo atmosfernogo zagryazneniya na osnovnye lesa Kol'skogo poluostrova* (Influence of industrial atmospheric pollution on pine forests of the Kola Peninsula), Leningrad: BIN RAN, 1990, pp. 104–109.

Yarmishko V.T., Tsvetkov V.F., Stroenie, zapasy i raspredelenie v pochve kornevykh sistem rastenii v soobshchestvakh sosnovykh molodnyakov Kol'skogo poluostrova (Structure, reserves and distribution in soil of root systems in plants of young pine stands of Kolsky Peninsula), *Botanicheskii zhurnal*. 1987, Vol. 72, No. 4, pp. 496–505.

Yastrebov A.B., Poznanskaya A.A., Analiz vliyaniya drevostoya na podrost v sosnovykh borakh Karelii (The analysis of the impact of the tree stand of the regrowth in pine forests of Karelia), *Botanicheskii zhurnal*, 1993, Vol. 78, No. 4, pp. 123–133.