
СООБЩЕНИЯ

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ДРЕВОСТОЯ НА МЕСТЕ СГОРЕВШЕГО ЕЛЬНИКА В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2024 г. М. Ю. Пукинская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия
E-mail: pukinskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 20.09.2023 г.
Получена после доработки 11.12.2023 г.
Принята к публикации 21.12.2023 г.

Исследование проводили в Центральном-Лесном заповеднике (южная тайга, Тверская область) на гари, образовавшейся в 1999 году. Целью работы было выяснить характеристики формирующегося на гари древостоя и возможности их применения для реконструкции истории нарушений в старых ельниках. Для этого были заложены 14 пробных площадей (по 100 м²). Через 22 года после пожара на месте выгоревших ельников чернично-кисличного и кислично-неморальнотравного (из *Picea abies* (L.) Н. Karst.) формируется смешанный мелколиственный лес с преобладанием березы и значительным участием ели. В подросте соотношение ели предварительного и последующего возобновления 1:3. В напочвенном покрове отмечено малое количество неморальных видов трав, а в древостое и подлеске — отсутствие широколиственных пород. В почвенных прикопках много углей было обнаружено на 4 пробных площадях; на 3 — угли отсутствовали и на 7 пробных площадях найдены угли мелкие и в небольшом количестве. Сделан вывод о том, что для выявления первого послепожарного поколения ели в старых древостоях можно использовать только совокупность признаков.

Отличительные признаки первого послепожарного поколения древостоя:

- большая примесь березы и осины в древостое;
- большая пестрота сложения осиновой части древостоя (присутствие на небольшой площади разных форм осины, отличающихся по полу, цвету весенней листвы и срокам распускания листьев);
- в случае присутствия широколиственных пород, они намного моложе ели;
- наличие резкого спада, а затем подъема приростов у значительной части наиболее старых елей;
- у основного поколения ели начальные радиальные приросты составляют в среднем 2.1 мм/год и отсутствуют синхронные резкие подъемы приростов в начале жизни.

Наличие углей не менее чем на 30% пробных площадей (по 100 м²) также свидетельствует в пользу того, что данный древостой вырос на свежей гари. Возраст осины наиболее точно соответствует году пожара.

Ключевые слова: пожарные нарушения древостоя, пирогенные сукцессии, *Picea abies* (L.) Н. Karst., рост ели на гари, Центрально-Лесной заповедник

DOI: 10.31857/S0006813624020023, EDN: RLJOND

С потеплением климата, усилением засух и усыхания хвойных лесов возрастает и число лесных пожаров (Hart et al., 2019; Baltzer et al., 2021; Lesven et al., 2022). Поэтому, изучение послепожарной динамики древостоев и перспектив лесовосстановления на гарях особенно актуально.

В то же время для оценки устойчивости древостоев необходимо представлять себе

историю формирования современных лесов. Это важно также и в целях лесопользования, для прогнозирования роста запаса древесины (Sennov, 2001). При реконструкции истории лесов по дендрохронограммам важными показателями являются начальные приросты деревьев и их изменение, отражающие лесорастительные условия в первые десятилетия жизни. Методика выявления прошедших нарушений

древостоя была разработана для североамериканских лесов К. Лоримером с коллегами (Lorimer, 1980; Guldin, Lorimer, 1985; Lorimer, Frelich, 1989; Frelich, Lorimer, 1991), также она успешно применялась в европейских еловых лесах (Svoboda et al., 2011). Основатели метода выявления “освобождений” (release) подчеркивали необходимость региональных исследований, уточнения признаков нарушений, применительно к местным древесным породам и условиям произрастания.

В Центрально-Лесном заповеднике (ЦЛЗ) нами были получены данные по развитию подроста ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) в разреженных спелых ельниках, в “окнах”, на участках сплошных ветровалов, в молодняках на зарастающих полянах (Pukinskaya, 2006, 2009, 2020). Данные по развитию подроста ели на гари в южнотаежной подзоне фрагментарные.

Заращению гарей, восстановлению елового древостоя и дальнейшим изменениям его структуры посвящено довольно много работ, но в основном по средней и северной тайге (Melekhov, 1933; Korchagin, 1954; Dekatov, Kenedysh, 1981; Katyutin et al., 2014; Aleinikov et al., 2015, 2018; Stavrova, Gorshkov, 2017; Buryak, Zarusbin, 2018). Данные по южнотаежным гарям немногочисленны (Kalinin, 2010).

Целью данной работы было: описать состояние растительности через 22 года после пожара; выяснить характеристики формирующегося на гари древостоя и возможности их применения для реконструкции истории нарушений в старых ельниках. В задачи исследования входило: мониторинг изменений растительности на гари 1999 г.; изучение роста елового подроста на гари; выяснение численности и соотношения предварительного и последующего возобновления древесных пород; анализ распределения и количества углей на пробных площадях (в зависимости от интенсивности выгорания и состояния допожарного древостоя).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник расположен на водоразделе верховьев рек Волга и Западная Двина, он находится на территории Нелидовского и Андреапольского районов Тверской

области, в подзоне южной тайги (Zony..., 1999; Safronova, Yurkovskaya, 2015).

В ЦЛЗ еловые леса охраняются с 1931 г. С этого времени крупный пожар был здесь только в 1999 г., когда выгорело 144 га елового леса, предварительно сильно поврежденного ураганом (Zhitlukhina et al., 2002). Причина пожара естественная — грозовая молния в период аномально сухого лета. Лесной пожар был смешанного типа и неоднородным по интенсивности. На гари присутствовали участки и верхового, и низового типов выгорания, а также отдельные куртины сохранившегося допожарного подроста и отдельно стоящие уцелевшие осины I яруса. На этой гари в 2007–2011 гг. нами неоднократно проводились маршрутные обследования, а в 2022 г. — изучение растительности на пробных площадях.

Для изучения состояния растительности через 22 года после выгорания было заложено 14 пробных площадей (по 100 м²), равномерно размещенных в северо-западной части гари. Пробные площади охватили 6 га (из 144 га общей площади сгоревшего леса).

На пробных площадях проводилось описание травяно-кустарничкового яруса и подлеска, пересчет подроста древесных пород. У ели мы относили к всходам экземпляры высотой менее 30 см, а к подросту — от 30 см и выше. При пересчете численности лиственных в формирующемся древостое указано количество стволов ≥ 4 см в диаметре, поскольку по высоте эти деревья составляют верхний полог древостоя (от 5 м и выше). При указании возраста лиственных учитывалось все разнообразие подроста. У не крупного елового подроста (высотой до 3–5 м) скорость роста главной оси в высоту определялась по кольцевым рубцам от почечных чешуй, скорость роста по радиусу — с помощью штангенциркуля (измеряли диаметр главной оси на уровне пня (у.п., на высоте 30 см) и уровне груди (у.г., на высоте 130 см). Всего обмерено 55 особей не крупного подроста ели. У модельных особей подроста осины и березы делали спилы на уровне корневой шейки. У елей более 4 м высотой брали керны на высоте у.п. и у.г., у деревьев лиственных пород — только на у.п. Всего в работе использовано 77 кернов ели, 9 кернов осины, 7 — березы, 6 — ольхи серой, 2 — ольхи черной, 1 керн липы. На каждой пробной

площади по нескольким почвенным прикопкам (под корнями и в фоновых участках) определялось наличие, количество и размер углей.

Названия сосудистых растений приведены по базе данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>). При анализе изменений в травяном покрове мы сравнивали полностью выгоревшие участки с частично сохранившимися и негоревшими (что определялось по наличию подроста древесных пород, выросшего до 1999 г.). Выгорание, как и по всей площади, было неравномерным.

Измерение радиальных приростов елей по кернам проводилось при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм). Изучая ход роста ели на гари, мы анализировали в первую очередь признаки, количественную характеристику которых можно получить у взрослых деревьев (в целях дендроиндикации) — это возраст и приросты по радиусу, измеренные на у.п. и у.г., а также скорость роста главной оси подроста в высоту от у.п. до у.г. На возрастные группы (табл. 3) мы делили предварительное возобновление, исходя из известных в данном случае дат крупных нарушений. К старшей группе были отнесены ели, у которых первые (центральные) 10 колец (на у.г. и на у.п.) сформировались до нарушений. К младшей группе предварительного подроста были отнесены ели, начало развития которых (формирование 6–10 центральных колец на у.п.) происходило сразу после урагана 1987 г., а с у.г. они росли после урагана и пожара.

При статистической обработке проводилась проверка на нормальность распределения выборок с помощью W-теста Шапиро-Уилка. При выявлении нормального распределения у сравниваемых выборок использовали t-критерий Стьюдента, при выявлении отклонения от нормального распределения — критерий Колмогорова-Смирнова, с достоверностью различий на 5% уровне значимости. Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 и при помощи пакета статистических программ Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Травяной покров

Работа на гари 1999 г. была начата сотрудниками ЦЛЗ на следующий год после пожара

(Zhitlukhina et al., 2002). Авторы приводят описание 4 пробных площадей, 2 из которых были первоначально заложены в 1975 г. Сравнительная растительность одной пробной площади ельника кисличного по описаниям 1975 и 2000 гг., авторы отмечают доминирование на гари *Equisetum sylvaticum* L. и *Chamerion angustifolium* (L.) Holub и появление 14 ранее отсутствовавших видов. Одновременно зарегистрировано исчезновение 10 и снижение обилия еще 9 лесных видов. Однако, сравнение этих описаний не позволяет установить, что является следствием пирогенного воздействия, а что — изменения растительности после произошедших в 1987 г. сплошных вывалов древостоя.

Как показало наше обследование, через 10 лет после пожара (в 2009 г.) в травяном покрове содоминировали *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth (проективное покрытие (пп) 50%), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (пп 50%), *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. (пп 25%) и *Chamerion angustifolium* (пп 20%). Остальные виды были представлены с незначительным обилием. Через 22 года после пожара, в этой же части гари в травяно-кустарничковом ярусе преобладали 5 видов: *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria* L., *Anemoides nemorosa* (L.) Holub, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Oxalis acetosella* L. (табл. 1). В числе доминантов травяного яруса остался только лабазник, хотя его покрытие сократилось примерно в 10 раз. Бодяк огородный и иван-чай также сильно сократили проективное покрытие. Примечательно, что на гари за последние 12 лет произошло замещение болотного вейника на лесной. Это отражает усиление участия древесных видов в растительном покрове и уменьшение влажности.

Сравнение пробных площадей (по материалам 2022 г.) полностью выгоревших участков с частично сохранившимися и негоревшими (табл. 1) показывает следующее. Из отмеченных на всех пробных площадях 72 видов травяно-кустарничкового яруса на частично сохранившихся участках присутствовали 68 видов (на общей площади 800 м²), а на полностью выгоревших — 59 видов (600 м²); при этом общих — 55 видов. На пробных площадях на месте полностью выгоревших участков отсутствует 13 видов, в их числе: *Adoxa moschatellina* L., *Calamagrostis canescens*, *Polygonatum multiflorum* (L.) All.,

Таблица 1. Травяно-кустарничковый ярус и подлесок на пробных площадях

Table 1. Herb-dwarf shrub layer and the undergrowth on the sample plots

№ пробной площади / № of sample plot	негоревшие участки unburned areas		не полностью выгоревшие участки not completely burnt out areas						Р	полностью выгоревшие участки completely burnt out areas						ПП ср., %	Р	
	11	13	1	3	5	7	8	14		2	4	6	9	10	12			
ОПП, % / general projective coverage, %	75	70	40	45	30	65	30	35			70	30	35	20	20	30		
ПП трав, % / Projective cover of grass-shrub layer, %	25	15	25	45	20	55	25	20			60	20	15	15	15	15		
ПП мхов, % / Projective cover of mosses, %	75	65	40	10	15	40	10	20			30	20	35	10	20	25		
<i>Aconitum lycoctonum</i> L.		0.5	0.5	0.5		5				0.8	0.5	0.5					0.1	0.2
<i>Adoxa moschatellina</i> L.				0.5	0.5	20		1		2.8	0.5						0.0	0.0
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		1	0.5	10	3	20	10	5		6.2	0.9	3	3	0.5		3	1.6	0.7
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub		0.5	1	10	5	25		0.5		5.3	0.8	0.5	2	4			1.1	0.5
<i>Angelica sylvestris</i> L.		0.5	1	1	1	10	0.5	1		1.9	0.9	5	3	2	0.5	0.5	2.3	1.0
<i>Asarum europaeum</i> L.		0.5	0.5	3		7	10	3		3.0	0.8	3	2				0.8	0.3
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth		1	2			4	3			1.3	0.5	2		2		0.5	0.8	0.5
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth					5	0.5	5			1.3	0.4		3	5	8	10	6.0	0.8
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth							10			1.3	0.1						0.0	0.0
<i>Caltha radicans</i> T. Forst.										0.0	0.0	10				1	1.8	0.3
<i>Cardamine amara</i> L.		0.5	0.5							0.1	0.3	10					1.7	0.2
<i>Carex cinerea</i> Pollich			0.5			0.5				0.1	0.3						0.0	0.0
<i>Carex digitata</i> L.	0.5		0.5	0.5			1	0.5		0.4	0.6	0.5					0.1	0.2
<i>Carex praecox</i> Schreb.										0.0	0.0			0.5			0.1	0.2
<i>Carex vesicaria</i> L.						0.5				0.1	0.1	3					0.5	0.2
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.							0.5			0.1	0.1			0.5	0.5	0.5	0.3	0.5
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.				1		20				2.6	0.3	1	1				0.3	0.3
<i>Cinna latifolia</i> (Trevir.) Griseb.						0.5				0.1	0.1	1					0.2	0.2
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.		0.5	1	2	0.5	3	2	2		1.4	0.9	3	1	0.5		0.5	0.8	0.7
<i>Comarum palustre</i> L.										0.0	0.0		0.5	0.5			0.2	0.3
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench		1	3			0.5		5		1.2	0.5	7		0.5			1.3	0.3

<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.			3	2		4	3	2	1.8	0.6		3						0.5	0.2
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.			2	1					0.4	0.3	2	1						0.5	0.3
<i>Ranunculus casubicus</i> L.		2	0.5	1		2			0.7	0.5	5							0.8	0.2
<i>Ranunculus repens</i> L.		2				5			0.9	0.3	5			2				1.2	0.3
<i>Rubus idaeus</i> L.			1	0.5		1	0.5		0.4	0.6	0.5	1	1	3	2	3	1.8	1.0	
<i>Rubus saxatilis</i> L.		0.5				1	0.5		0.3	0.4						0.5	0.1	0.2	
<i>Solidago virgaurea</i> L.		0.5			2				0.3	0.3		1	2	0.5			0.6	0.5	
<i>Stellaria holostea</i> L.	0.5			2		5	5	0.5	1.6	0.6		3		2	0.5	5	1.8	0.7	
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.					0.5				0.1	0.1		1					0.2	0.2	
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.				0.5					0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Trientalis europaea</i> L.	0.5					1		0.5	0.3	0.4				0.5		1	0.3	0.3	
<i>Tussilago farfara</i> L.							1		0.1	0.1		1					0.2	0.2	
<i>Urtica dioica</i> L.				0.5					0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	10					5			1.9	0.3			2		0.5		0.4	0.3	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.			0.5		2				0.3	0.3			2				0.3	0.2	
<i>Vicia sepium</i> L.							0.5		0.1	0.1						0.5	0.1	0.2	
<i>Vicia sylvatica</i> L.				2			1		0.4	0.3		1		1			0.3	0.3	
<i>Viola mirabilis</i> L.							0.5		0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Viola riviniana</i> Rehb.				0.5					0.1	0.1							0.0	0.0	
Количество видов / Number of species	15	25	36	35	21	40	35	28			38	31	23	26	13	22			

Подлесок / Shrub layer

ПП подлеска / Projective cover of undergrowth, %	5	5	4	8	15	10	8	15	9		5	25	20	20	20	10	17		
<i>Daphne mezereum</i> L.				0.5		1			0.2	0.3							0.0	0.0	
<i>Frangula alnus</i> Mill.						1			0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		1	1	4		3	1	0.5	1.3	0.8	0.5	1	1	1	3		0.9	0.7	
<i>Padus avium</i> Mill.	1			0.5			0.5	10	1.5	0.5				1			0.2	0.2	
<i>Ribes nigrum</i> L.		1	1	0.5	1	2	1	2	1.1	0.9	1	5		1			1.2	0.5	
<i>Rosa majalis</i> Herrm.						0.5			0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Salix</i> sp.		1	1		10	3	3	2	2.5	0.8	3	15	20	10	10	10	11.3	1.0	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	2	2	1	2	5	1	3	5	2.6	1.0	0.5	5	2	10	10		4.6	0.8	
<i>Viburnum opulus</i> L.			0.5	0.5		0.5	0.5	0.5	0.3	0.6		0.5	1				0.3	0.3	

Примечание. ППср. — среднее проективное покрытие вида, %; Р — встречаемость.

Note. ППср. — average projective coverage of species, %; Р — occurrence.

Lycopodium annotinum L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. и др. В то же время на выгоревших участках имеются виды, отсутствующие на остальных: *Carex praecox* Schreb., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Comarum palustre* L., *Caltha radicans* T. Forst.

На выгоревших участках больше **встречаемость** 6 видов¹ (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm, *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Caltha radicans* T. Forst., *Orthilia secunda* (L.) House). Встречаемость 10 видов на выгоревших площадках значительно ниже (*Asarum europaeum* L., *Carex digitata* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Adoxa moschatellina* L., *Aconitum lycoctonum* L., *Filipendula ulmaria*, *Hepatica nobilis* Mill., *Paris quadrifolia* L., *Ranunculus cassubicus* L.).

На выгоревших участках с большим обилием (**по среднему проективному покрытию**) представлены 7 видов (*Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Fragaria vesca* L., *Rubus idaeus*, *Cardamine amara* L., *Carex vesicaria* L., *Gymnocarpium dryopteris*). Среднее проективное покрытие 20 видов здесь ниже (*Aegopodium podagraria*, *Anemonoides nemorosa*, *Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Asarum europaeum*, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Pulmonaria obscura*, *Geum rivale* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Hepatica nobilis*, *Carex digitata*, *Equisetum sylvaticum*, *Paris quadrifolia*, *Aconitum lycoctonum*, *Calamagrostis canescens*, *Cirsium oleraceum*, *Festuca altissima* All.).

Таким образом, на полностью выгоревших участках (по сравнению с остальными) через 22 года после пожара меньше неморальных трав и больше присутствие пионерных нитрофильных видов — малины и иван-чая, светолюбивых лесных видов — вейника и земляники, а также некоторых видов-гигромезофитов.

На пробных площадях на месте полностью выгоревшей растительности отмечено 6 видов подлеска, а на частично сохранившихся и негоревших — 9 видов. Среднее проективное покрытие подлеска на сгоревших местах вдвое больше, чем в остальных (17 и 9% соответственно).

¹ Изменение мы считали значимым для встречаемости — 0.3 и более, а для среднего проективного покрытия — в 1.5 и более раз.

Однако основная разница — за счет проективного покрытия ив.

2. Древостой

По данным лесоустройства 1939 г. (наиболее детального) наши пробные площади расположены на месте двух выделов ельника чернично-кисличного и кислично-неморальнотравного со средним возрастом ели 100 и 130 лет соответственно. Примесь березы и осины составляла 1–3 единицы в формуле древостоя (их возраст не указан).

По нашим данным, в 1880-х гг. эти древостои претерпели, по-видимому, крупное нарушение, о чем свидетельствует резкое синхронное увеличение радиальных приростов у обеих сохранившихся елей I яруса. На то, что это был сплошной ветровал (а не пожар), указывает наличие на краю леса, примыкающего к гари, крупного (1 га) клона осины (130-летнего возраста на 2011 г.) и отсутствие на этом участке осин других форм².

Со времени организации заповедника (1931 г.) и до конца 1980-х гг. крупных нарушений древостоя на этой территории не зафиксировано. В 1987 г. ураганный ветер вызвал прореживание древостоя и сплошные вывалы. То есть ко времени выгорания на исследуемой площади перемежались участки сплошного ветровала 12-летней давности, заросшие еловыми и лиственными молодняками, и сохранившиеся участки изреженного перестойного ельника.

Породный состав молодняков на гари

В 2007 г. (при нашем первом обследовании) на гари чередовались участки, заросшие лабазником и древесным подростом (рис. 1а). О неравномерности выгорания свидетельствовали местами сохранившиеся крупные осины и ели I яруса, расположенные одиночно или куртинами. Возраст пробуренных елей 102, 135, 173 года на у.г. (на 2022 г.). Высота подростка лиственных пород не превышала 2–2.5 м, а предварительного (допожарного) подростка ели — 4–5 м. Присутствие на гари допожарного подростка

² Как показали наши исследования (Pukinskaya, 2012), послепожарные осинники такого размера всегда неоднородны и включают осины разного пола, цвета весенней листвы и срока распускания листьев.

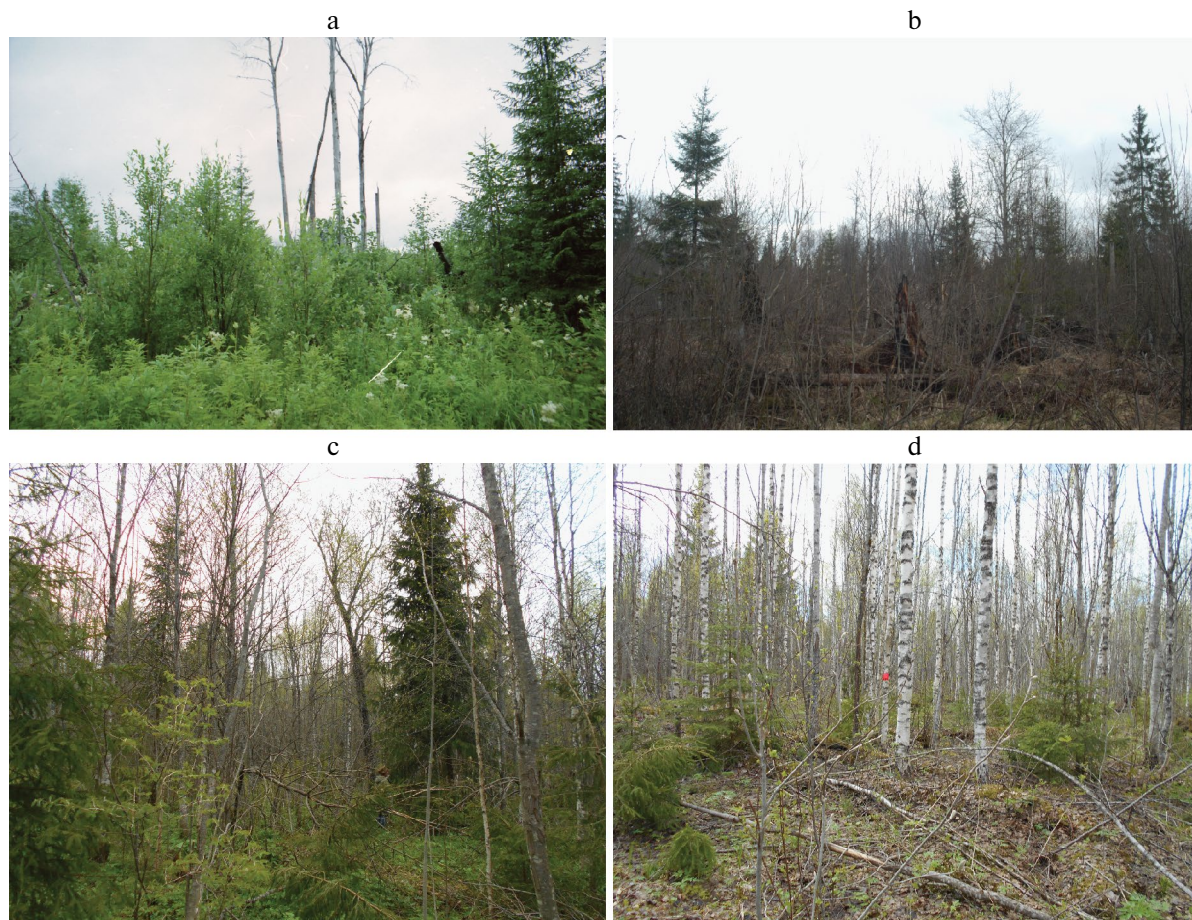


Рис. 1. а — Вид гари через 8 лет после пожара (2007 г.); б — Вид гари через 11 лет после пожара (2010 г.); в — Участок гари с частично сохранившейся растительностью (2022 г.); д — Участок гари с полностью выгоревшей растительностью (2022 г.).

Fig. 1. а — View of the burnt area 8 years after the fire (2007); б — View of the burnt area 11 years after the fire (2010); в — A part of the burnt area with partially preserved vegetation (2022); д — A part of the burnt area with completely burnt vegetation (2022).

ели отмечают также Л.В. Буряк и Д.С. Зарубин на гарях в Центральносибирском заповеднике (Buryak, Zarubin, 2018).

В 2009 г. на гари присутствовали, в порядке убывания численности: ивы, береза пушистая, ольха серая, осина, ель, ольха черная, отдельные всходы сосны и единично, у края леса — липа, клен и рябина. Численность послепожарного подроста ели составляла около 100–300 экз./га, а высота его до 60 см. К 2011 г. высота верхнего яруса лиственных пород достигла 5–6 м, почти сравнявшись с высотой предварительного подроста ели.

К 2022 г. пережившие пожар осины и почти все ели I яруса выпали. В молодняках на гари соотношение пород несколько изменилось. По численности преобладают ель и береза (табл. 2), возобновление которых началось сразу после пожара

и продолжается до сих пор. В отличие от березы и ели, возобновление осины прекратилось, а численность ее за последние 10 лет сократилась вдвое (приблизительно с 1000 до 500 экз./га), в основном за счет поедания лосями. По этой же причине погибло и единичное возобновление сосны. Участие ивы в составе молодняков также значительно уменьшилось. Позиции обоих видов ольхи сохранились. Из широколиственных пород на всех пробных площадях найдены 1 вегетативная липа и 1 всход клена. Между тем на примыкающих к гари участках липа и клен представлены в подлеске и примесью в древостое.

В целом, на гари предварительного подроста ели осталось значительно больше, чем допожарного подроста лиственных пород (по

Таблица 2. Породный состав и численность возобновления древесных пород
Table 2. Species composition and number of renewal of tree species

Участки разной степени выгорания Areas of varying degrees of burnout			Сохранившиеся куртины предварительного возобновления / Preserved clumps of preliminary renewal		Участки с частично сохранившимся допожарным подростом / Plots with partially preserved pre-fire undergrowth								Участки, полностью выгоревшие в 1999 / Sites completely burned out in 1999				Среднее / Average
№ПП / number of trial area			11	13	1	5	7	8	14	3	2	4	6	9	10	12	
Ель предварительное возобновление / Preliminary renewal of spruce	кол-во, шт./га number, trees/ha	высота, м / height, m	1600	1300	3300	800	800	100	1100	500	0	0	0	0	0	0	679
			12–15	12–13	1.8–13	11–13	5–14	11	7–16	7–12	0	0	0	0	0	0	
	возраст, лет / age, years	на ул. / at s.h.	н/д	30–49	32–45	27–60	30–71	28	46	28–43	0	0	0	0	0	0	
			51–68	26–51	28–35	26–46	46–68	н/д	19–40	20–37	0	0	0	0	0	0	
Ель после-дующее возобновление / Subsequent renewal of spruce	кол-во, экз./га number, trees/ha	подрост / undergrowth	50	4000	2800	2800	3500	2600	2500	600	800	1600	2600	2800	1500	2100	2157
			50	700	700	1700	900	1100	200	600	0	600	600	300	400	400	
	высота, м / height, m	всходы / seedlings		0.3–4	0.4–1.3	0.3–3.0	0.3–1.5	0.3–4.5	0.3–6	0.3–3.0	0.8–1.5	0.3–5.5	0.3–4.0	0.3–2.5	0.3–2.5	0.3–4	
			н/д	н/д	н/д	1–12	н/д	1–15	н/д	1–18	9–13	1–12	1–14	1–12	1–14	1–15	
Общее количество подрастающих лиственных пород, экз./га Total number of deciduous undergrowth, trees/ha	Возраст, лет / Age, years	на ул. / at s.h.	н/д	н/д	0	0–6	н/д	0–10	н/д	3–8	0–3	0–7	0–8	0–10	0–8	0–10	2836
			н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
	на ул. / at b.h.		1600	5300	6100	3600	4300	2700	3600	1100	800	1600	2600	2800	1500	2100	
Общее количество подрастающих лиственных пород, экз./га Total number of deciduous undergrowth, trees/ha	Возраст, лет / Age, years	на ул. / at s.h.	400	600	2700	3500	1200	3200	2300	3800	6100	3300	4600	5000	3800	3300	3129
	на ул. / at b.h.		2000	5900	8800	7100	5500	5900	5900	4900	6900	4900	7200	7800	5300	5400	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	количество, шт./га number, trees/ha	Высота полога, м / Canopy height, m	200	0	800	2800	500	1700	1000	2100	2100	2500	400	3900	3200	1400	1614
			15	0	7–12	6–10	6–12	7–10	7–15	5–12	5–10	5–11	8–11	7–14	8–12	7–12	
	Возраст модельных деревьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.		н/д	0	н/д	н/д	н/д	н/д	32	3, 3, 14, 21, 32	20	21	н/д	1, 3, 20	н/д	1, 3	

<i>Populus tremula</i> L.	количество, экз./га number, trees/ha	200	0	1300	400	200	100	100	400	300	3000	100	200	1500	579
	Высота полога, м / Canopy height, m	18	0	5–12	10–12	12	н/д	6	18	5–15	9	10–12	н/д	9–13	7–15
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	36, 42	0	26	21	н/д	н/д	н/д	23, 24	11, 22	20	н/д	н/д	н/д	17, 18, 20, 22
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	количество, экз./га number, trees/ha	0	600	0	100	500	400	800	1200	0	200	1000	0	300	371
	Высота полога, м / can- opy height, m	0	12–17	0	10	5–11	8–10	8–13	2–10	0	9	8–12	0	7–9	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	0	33, 70	0	н/д	н/д	н/д	17, 20	4	0	н/д	21	0	н/д	
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	количество, экз./га number, trees/ha	0	0	300	0	0	0	0	0	0	3200	0	0	0	250
	Высота полога, м / Canopy height, m	0	0	6–10	0	0	0	0	0	0	7–10	0	0	0	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	0	0	19	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	
<i>Salix</i> sp.	количество, экз./га number, trees/ha	0	0	300	200	0	1000	400	0	500	300	200	900	400	307
	Высота полога, м / canopy height, m	0	0	9–12	7	0	5–9	7	0	5–9	8	7	7–11	6–8	9
	количество, экз./га number, trees/ha	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	7
<i>Tilia corda-</i> <i>ta</i> Mill.	Высота полога, м / Canopy height, m	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	
	– нет / no, + мало / few, ++ много / many	–	–	++	+	+	+	–	+	+	++	++	+	++	

Примечание. н/д – нет данных.

Note: н/д – no data available. b.h. – breath height; s.h. – stump height.

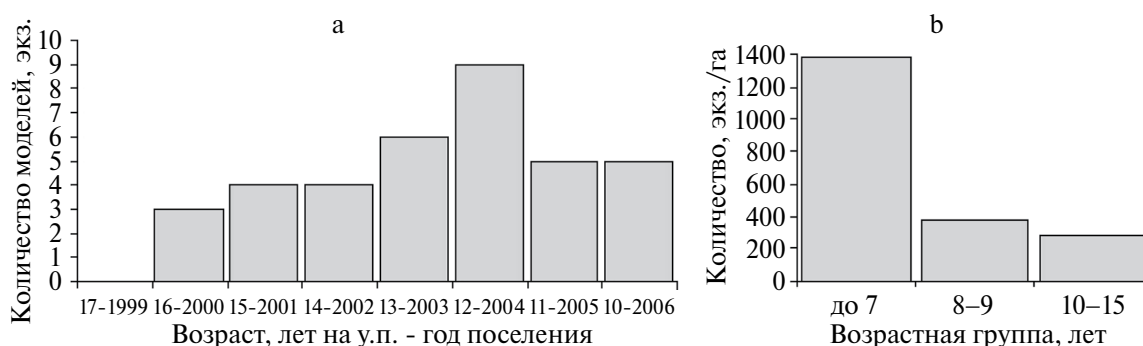


Рис. 2. Распределение елей последующего возобновления по возрасту; а – старшие модельные особи; б – весь послепожарный подрост.

Fig. 2. Distribution of post-fire spruce undergrowth by age; а – older models; б – all the post-fire spruce undergrowth.

нашим подсчетам, приблизительно в 7 раз). В данном случае это может быть следствием как большей уязвимости лиственных молодых к огню, так и изначально их меньшего количества. Лиственные породы допожарного возобновления (возрастом максимум 32 года у березы и 42 года у осины на 2022 г.) сохранились только примесью в куртинах допожарной ели. Высота верхнего полога лиственных пород (последующего возобновления) через 22 года после пожара составляет 10–12 м. Высота елей предварительного возобновления – 12–14 м, и у большинства из них в 2022 г. был урожай шишек. Высота наиболее крупных елей последующего возобновления – 4–6 м. Подроста ели на пробных площадях в среднем столько же, сколько и лиственных пород (2836 и 3121 экз./га соответственно). Среди елового возобновления по численности преобладает последующее. Количество послепожарного подроста втрое больше, чем предварительного, и размещен он равномернее. На равномерность размещения послепожарного подроста ели на гарях в среднетаежных ельниках обращает также внимание В.А. Ананьев с соавторами (Anan'yev et al., 2019). Однако последующее возобновление ели (особенно ниже 1.5 м высотой), растущее под пологом лиственных деревьев, имеет более низкую жизненность (благонадежного подроста менее 20%), а также сильно страдает от навала снега. Так, в 2022 г. на пробных площадях до 30 и даже 50% послепожарного подроста ели было согнуто снегом (рис. 1d), и часть его погибнет.

Таким образом, через 22 года после пожара наибольшие шансы войти в состав спелого древостоя имеет допожарный подрост ели,

а из последующего – возникший в первые 15 лет после пожара. Это согласуется с данными И.С. Мелехова (Melekhov, 1933) по северным ельникам, а также В.Н. Федорчука и В.Д. Дмитрова (Fedorchuk, Dmitrov, 1971) по среднетаежным ельникам Вепсского леса о том, что основа еловой части послепожарного и послерубочного древостоя закладывается в первые 15 лет после гибели древостоя.

Возраст подроста на гарях

Возраст модельных елей допожарного подроста на пробных площадях составляет от 27 до 71 года на у.п. и от 19 до 68 лет на у.г. (на 2022 год). Возраст последующего возобновления ели до 18 лет на у.п. и до 10 лет на у.г. Возрастной интервал между предварительным и последующим подростом ели составил всего 9 лет (как на у.п., так и на у.г.). Такой временной разрыв неотличим от интервалов между естественными волнами возобновления, не связанных с нарушениями. То есть старшая группа елового древостоя будет представлена практически непрерывным возрастным рядом.

Ели последующего возобновления, судя по возрасту старших экземпляров, начали заселять гарь сразу после пожара, но в первые годы заселение шло медленно. Наибольшее количество елей старшей группы появилось на 5–6-ой год после пожара (рис. 2a). В дальнейшем численность возобновления нарастала, достигнув в среднем 2 тыс. экз./га (рис. 2b). Эта волна возобновления 4–7-летних на у.п. елей соответствует исключительно урожайному 2007 г. и массовому появлению всходов во всех типах леса в 2008 г. (Pukinskaya, 2011). Однако пока

Таблица 3. Возраст и приросты модельных елей на гари (через 22 года после пожара)

Table 3. Age and growth of model spruces in the burnt area (22 years after the fire)

<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	Возраст, лет / age, years		Прирост в высоту, см/год / Height increase, cm/year	Радиальный прирост в первые 10 лет, мм/год / Radial growth in the first 10 years, mm/year	
	на у.п. / at stump height	на у.г. / at breast height		на у.п. / at stump height	на у.г. / at breast height
Взрослые ели (28–33 м высотой) / Adult spruce trees (28–33 m tall)	-	173	-	-	1.3
	-	135	-	-	2.5
	109	102	-	1.1	1.4
Подрост ели на гари (вся выборка) / Spruce undergrowth on burnt area (all)	-	-	17 n=55	1.4 (0.2–2.9) n=61 m=0.07	2.1 (0.5–5.0) n=47 m=0.16
Ели предварительного возобновления, все возраста (11–17 м высотой) / Pre-renewal spruces, all ages (11–17 m tall)	-	-	18 n=20	1.2 (0.2–2.9) n=16 m=0.19	2.0 (0.5–5.0) n=31 m=0.23
Ели предварительного возобновления (по группам возраста) / Pre-renewal spruces (by age groups)	42–66 (50) n=7	38–68 (51) n=16	12 (4–33) n=9	0.7 (0.2–1.4) n=7 m=0.15	1.1 (0.5–1.7) n=15 m=0.10
	28–36 (32) n=10	19–35 (27) n=16	-	1.6 (0.5–2.9) n=9 m=0.25	2.8 (1.0–5.0) n=16 m=0.32
Ели последующего возобновления (0.5–5.5 м высотой) / Subsequent renewal of spruce (0.5–5.5 m tall)					
по всем пробным площадям / all sample plots	6–18 (11) n=45	1–10(5) n=35	16 (8–29) n=35	1.4 (0.6–2.6) n=45 m=0.07	2.5 (1.6–3.7) n=16 m=0.16
	11–15 (12) n=17	6–10 (7) n=12	17 (10–29) n=22	1.7 (0.9–2.6) n=17 m=0.11	2.5 (1.6–3.7) n=12 m=0.18
на полностью выгоревших участках / completely burned sites	7–10 (9) n=10	-	-	1.2 (0.6–2.3) n=10 m=0.18	-
на частично выгоревших участках / sites with partially preserved pre-fire forest	11–18 (13) n=10	6–10 (7) n=4	14 (8–20) n=13	1.4 (0.7–2.0) n=10 m=0.13	2.5 (1.8–3.5) n=4 m=0.39
	6–10 (8) n=8	-	-	1.2 (0.9–1.9) n=8 m=0.23	-
Сравнительные данные / Comparative data					
Поляны, зарастающие елью и березой одновременно / Meadows with spruce and birch	-	-	16 (n=23)	0.9 (n=22 m=0.13)	2.6 (n=31 m=0.16)

Сплошные вывалы 1987 г. и 1996 г. (все возрасты) / Storm windfalls 1987 and 1996 (all ages)	23–66 (41)	5–44 (22)	-	1.2 (n=41 m=0.13)	2.7 (n=68m=0.14)
---	------------	-----------	---	----------------------	---------------------

Примечание. На у.п. (на уровне пня) — на высоте 30 см от земли; на у.г. (на уровне груди) — на высоте 130 см от земли. Во 2 и 3 столбцах после диапазона возраста в скобках приведен средний возраст; в 4–6 столбцах после среднего прироста приводятся в скобках минимальное и максимальное значения; n — количество елей, m — ошибка средней арифметической.

Note. At stump height — at a height of 30 cm from the ground; at breast height — at a height of 130 cm from the ground. In columns 2 and 3, the average age is given in parentheses after the age range; in columns 4–6, the minimum and maximum values are given in parentheses after the average increase, n — the number of spruce undergrowth models, m — the error of the arithmetic mean.

не понятно, какой процент этого подроста в будущем войдет в древостой.

На полностью выгоревших участках, где имеется только последующее возобновление, возраст ели на у.п. не превышает 15 лет (то есть оно достигло у.п. через 7 лет после пожара) и 10 лет на у.г. (табл. 3). Возраст березы на этих же пробных площадях составил от 1 до 21 года, осины — 17–22 года, серой ольхи — 21 год на у.п. Как нами установлено в 2010 г. (Pukinskaya, 2012), 99% последующего возобновления осины появляется (достигает у.п.) в течение первых 6 лет после пожара, при этом 78% — в течение первых 3 лет (n = 77). Можно считать, что возраст осины + 1–2 года — это давность пожара и возраст леса.³

На обследованной нами гари соотношение семенной и порослевой осины сходное, что обуславливает пестроту сложения осиновой части древостоя. То есть на гари наблюдается большое формовое разнообразие осины (формы выделяются по сочетанию признаков: пол; срок распускания листьев; цвет весенней листвы) даже на небольших по площади участках. Однако соотношение порослевой и семенной осины (и как следствие, пестрота сложения куртин) может зависеть от силы пожара и почвенно-грунтовых условий. По результатам исследований послепожарного возобновления на месте сгоревшего осино-ельника в Канаде формируется порослевой осинник (Jean et al., 2020). Авторы объясняют это глубоким (0.8 м) влажным почвенным слоем и средней силы пожаром. На неглубоких почвах и при сильных пожарах преобладает семенная осина и ель.

Ход роста предварительного возобновления

Сохранившийся на гари подрост допожарного возобновления позволяет проследить изменения его радиальных приростов за период, охватывающий два крупных нарушения — массовый ветровал 1987 г. и пожар 1999 г. (рис. 3). Как видно на графике, после урагана 1987 г. произошло общее увеличение приростов, в среднем в 2.5 раза (с 0.9 до 2.4 мм/год

³ В условиях Центрально-Лесного заповедника по осине возраст леса определяется до 130 лет, поскольку осины здесь редко живут дольше. Кроме того, после 120 лет многие из них гнилые и не у всех можно определить возраст.

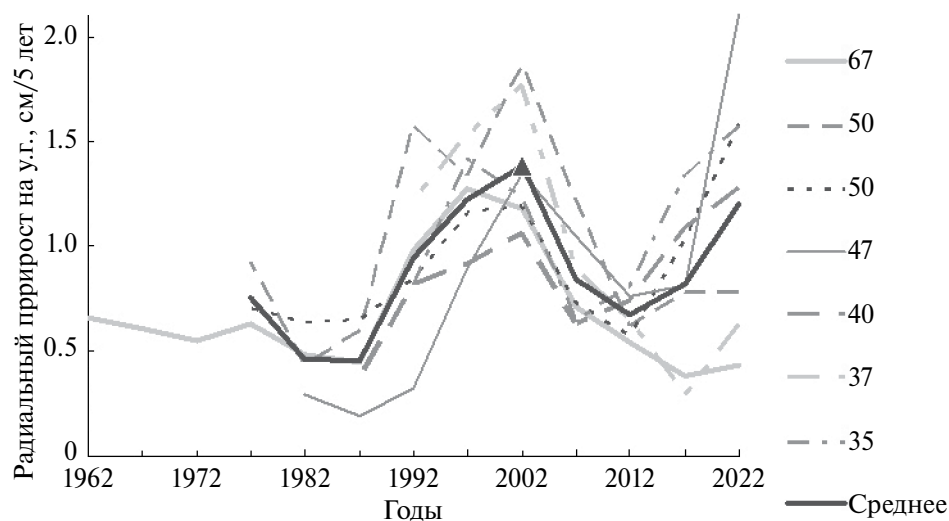


Рис. 3. Ход роста елей на гари (в легенде – возраст модельных елей).

Fig. 3. Course of spruce trees growth in the burnt area (in the legend – the age of model spruce trees).

на у.г., прореагировало 85% елей), продолжавшееся вплоть до пожара 1999 г. После пожара 25% елей предварительного возобновления продолжили увеличивать радиальный прирост, достигнув 2.1–3.7 мм/год на у.г. В то же время у 45% елей предварительного возобновления произошло значительное и быстрое падение приростов. За 5 лет их приросты на у.г. уменьшились на 0.6–1.8 мм/год у разных деревьев, в среднем в 1.6 раза. Депрессия приростов продолжалась у разных елей от 5 до 15 лет, у большинства – не более 10 лет. Затем началось быстрое увеличение приростов. Волна изменения приростов – спад и подъем до прежнего уровня заняли в среднем 20 лет. В результате послепожарного подъема приростов 57% елей достигли допожарного уровня или значительно превысили его. С разной продолжительностью периода депрессии приростов, по-видимому, связано и менее дружное их увеличение в результате пожарного осветления (по сравнению с послеветровальным увеличением). Таким образом, ход роста предварительного возобновления ели на обследованной гари значительно отличается от реакции елей на ураганный вывал. За вывалом незамедлительно следуют “освобождения” (release), то есть резкое увеличение приростов у большинства елей, а на гари около половины елей столь же резко снижают приросты после пожара, а подъем начинается через 10 лет и более.

О снижении приростов (до 50%) у сохранившихся после пожара сосен в северных лесах писал Корчагин (Korchagin, 1954). По наблюдениям лесоводов, прирост у сосны понижается в первые 10 лет после пожара, особенно во второе пятилетие, а затем происходит его увеличение. У ели по нашим наблюдениям прирост уменьшается сразу после пожара, но достигает минимальных значений действительно во второе пятилетие. Снижение прироста ели после ветровала или выборочной рубки кратковременное, занимает 2–3 года (Dekotov, Kendysh, 1981; Pukinskaya, 2009).

О причинах спада приростов после пожара 1999 г. в ЦЛЗ судить трудно. Видимые пожарные повреждения ели встречаются редко. Возможно, что длительная депрессия прироста у половины сохранившихся елей объясняется как пожарными повреждениями (например, подгоранием корней), так и временным заболачиванием выгоревших участков, которое мы застали в 2007–2009 гг. Послепожарное заболачивание в ЦЛЗ отмечали также Н.Ю. Гончарук с соавторами (Goncharuk et al., 1999).

Приросты елей в начальный период

Предварительное возобновление ели на гари 1999 г. неоднородно по возрасту и сильно отличается по начальным приростам (табл. 3).

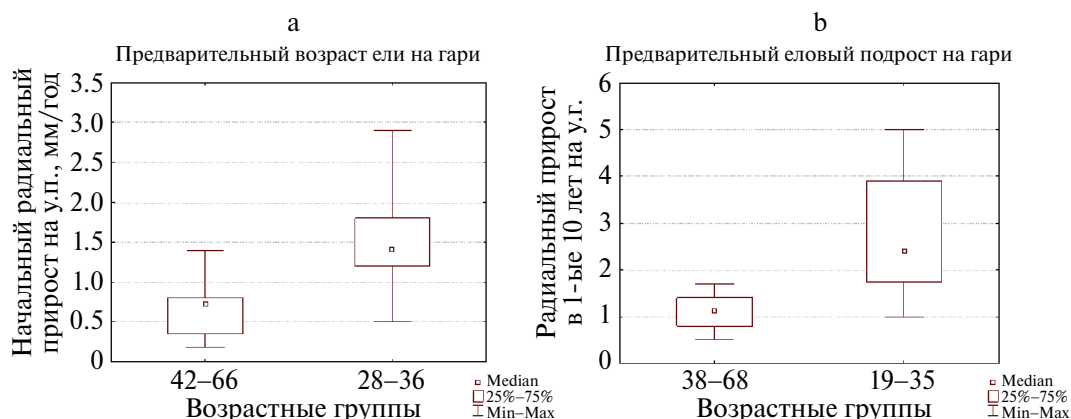


Рис. 4. Сравнение начальных радиальных приростов на у.п. (а) и на у.г. (б) елей старшей и младшей возрастных групп предварительного подроста на гари.

Fig. 4. Comparison of the initial radial growth at stump height (a) and at breast height (b) of the spruces of the older and younger age groups of pre-fire spruce undergrowth in the burnt area.

Ели старшей возрастной группы (42–66 лет на у.п. и 38–68 лет на у.г.⁴) выросли до урагана 1987 г. Их начальные приросты в первые 10 лет составили в среднем 0.7 мм/год на у.п. и 1.1 мм/год на у.г. Они имели небольшие приросты и в высоту (от у.п. до у.г.) – в среднем 12 см/год.

Ели младшей возрастной группы (28–36 лет на у.п. и 19–35 лет на у.г.) первые 10 лет от уровня росли после урагана со средним приростом 1.6 мм/год на у.п., а с уровня груди – после урагана и пожара, со средним приростом 2.8 мм/год.

При подтвержденной гипотезе о нормальности выборочного распределения (W-тест Шапиро-Уилка, на у.п.: $W = 0.93201$, $p = 0.56812$; на у.г.: $W = 0.94635$, $p = 0.65008$) отличия начальных приростов елей старшей ($n = 7$ на у.п., $n = 15$ на у.г.) и младшей ($n = 9$ на у.п. и $n = 16$ на у.г.) возрастных групп достоверны (t -критерий Стьюдента, $t = 2.89$ и 4.91 соответственно; рис. 4). Таким образом, начальные приросты старшей и младшей возрастных групп предварительного елового подроста на гари достоверно отличаются на у.п. и на у.г.

Последующее возобновление ели в первые 10 лет имело средний радиальный прирост 1.4 мм/год на у.п. и 2.5 мм/год на у.г. При этом наибольшие начальные радиальные приросты на у.п. (1.7 мм/год) имел еловый подрост,

поселившийся на полностью выгоревших участках в первые 7 лет после пожара (считая, что до у.п. ели росли 5–7 лет). Более позднее возобновление имело приросты на у.п. несколько ниже (1.2 мм/год). Приросты на уровне груди на площадках, полностью выгоревших и частично сохранившихся, не отличаются.

3. Количество и распределение углей на пробных площадях

На 2 пробных площадях в куртинах допозарного подроста ели углей обнаружено не было. Из 6 смешанных пробных площадей (с частично сохранившимся допозарным подростом) на одной – углей не оказалось, еще на одной – углей было много, на остальных 4 – угли были найдены в небольшом количестве. На 6 пробных площадях с полностью выгоревшей растительностью на 3 – обнаружено много углей, на 3 – углей было мало и только в наиболее сухих местах или на валеже. На одном из полностью выгоревших участков мелкие угли и подтеки были найдены в трех почвенных горизонтах (A_1 , A_2 и B), то есть здесь пожар был повторный. Нужно сказать, что на большинстве пробных площадей, на которых нами отмечено малое количество углей, они представляли собой только тонкую угольную корочку на гнилом валеже или в подстилке, которая со временем станет слабо заметна.

Как показали прикопки на гари, чаще всего угли обнаруживаются под и между корнями осины, реже – под елью и березой.

⁴ Здесь и в табл. 3 несоответствие возраста предварительного подроста на у.п. и у.г. вызвано тем, что для увеличения выборки использованы также ели, от которых взято по одному керну.

Таким образом, через 22 года после пожара большое количество углей, в том числе крупных и средних, было отмечено только на 30% пробных площадей (на 4 из 14). Это объясняется неравномерностью выгорания, а в большей мере — допожарной растительностью, — после массового ветровала большие площади были заняты полуразложившимся валежом и молодняком древесных пород. То есть нужно иметь в виду, что через 100 и более лет после пожара угли будут встречаться не чаще, чем на каждой третьей пробной площади (10 на 10 м) и не в каждой прикопке.

ОБСУЖДЕНИЕ

По наблюдениям Мелехова, на гари ельника зеленомошного основа будущего древостоя формируется за 17 лет (Melekhov, 1933). По данным Федорчука и Дмитрова, на еловых вырубках в средней тайге лиственная часть древостоя закладывается в первые 5 лет, а ели — в первые 15 лет после уничтожения растительности (Fedorchuk, Dmitrov, 1971). Аналогичные сроки приводят для ельников на гарях в Канаде (Jean et al., 2020). На изучаемой нами гари основа древостоя в основном сформировалась в эти же сроки. Через 22 года после пожара суммарная численность подроста на пробных площадях составила 2–8,8, в среднем — 6 тыс. экз./га. При этом на всех полностью выгоревших участках преобладает подрост лиственных пород, в среднем более чем вдвое (1,9 тыс. экз./га ели и 4,4 тыс. экз./га лиственных). На большинстве неполностью сгоревших участков преобладает подрост ели (на 5 из 8 пробных площадей), а в среднем количество подроста ели и лиственных примерно равное (3,5 и 3,2 тыс. экз./га соответственно). По оценкам М.Е. Ткаченко (Tkachenko, 1952) и С.А. Дыренкова с соавторами (Dyrenkov et al., 1969), достаточное количество елового подроста для возобновления ельника — 3 тыс. экз./га. Такая численность через 22 года после пожара имеется уже на 5 из 14 пробных площадей (36%). Возобновление ели продолжается, но замедлилось, судя по соотношению количества всходов и подроста. Таким образом, в настоящее время на 1/3 площади гари формируется ельник с кратковременной сменой пород, 1/5 часть составляют участки, где ель и лиственные представлены

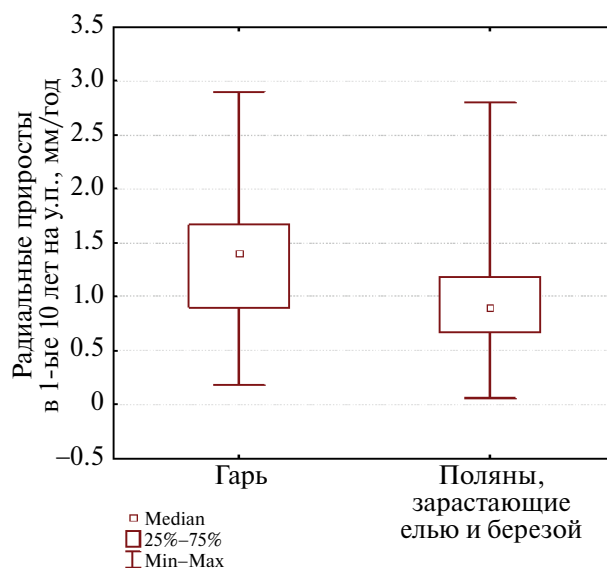


Рис. 5. Начальные приросты ели на у.п. на гари и на полянах, зарастающих смешанным лесом.

Fig. 5. The initial radial growth at stump height in the burnt area and in meadows with spruce and birch.

поровну, и на половине площади — формируется лиственный древостой со значительным участием ели.

По результатам исследований на гарях хвойных лесов Канады, в последние десятилетия в связи с потеплением климата и увеличением частоты пожаров снижается успешность возобновления гарей хвойными породами и смена на лиственные становится более частой и продолжительной (Johnstone, Chapin, 2006; Stevens-Rumann et al., 2017). Хотя возраст обсуждаемых в этих работах сгоревших лесов Канады значительно меньше (до 80 лет), чем на гари в ЦЛЗ, а площади значительно больше, тенденция ухудшения возобновления ели заметна и у нас. На гари в ЦЛЗ через 22 года численность елового подроста составляла в среднем 2,8 тыс. экз./га, что вдвое меньше среднего количества (6,5 тыс. экз./га), приведенного В.Г. Карповым с соавторами (Karpov et al., 1983) для ельников кисличных ЦЛЗ.

Наибольшие сложности установления происхождения елового древостоя по кернам возникают в тех случаях, когда ель растет в смеси с лиственными породами. То есть трудно распознать старые древостои заросших полян, гарей и сплошных вывалов.

Сравнивая начальные радиальные приросты на у.п. и на у.г. елей предварительного и

Таблица 4. Результат статистической обработки: проверка выборок на нормальность распределения и на статистическую достоверность отличий средних начальных приростов на у.п. и на у.г. елового подроста на гари, на полянах, зарастающих смешанным лесом и на сплошных вывалах

Table 4. The result of statistical processing: checking the samples for the normality of the distribution and for the statistical reliability of the differences in the average initial radial growth at stump height and at breast height of spruce undergrowth in the burnt area, in meadows with spruce and birch and on storm windfalls

Лесорастительные условия / Forest growing conditions	Проверка на нормальность рас- пределения / Shapiro-Wilk test		Сравнение средних (тест значим при $p < 0.05$) \ Kolmogorov-Smirnov Test (the test is significant at $p < 0.05$)			
	W	p	Достижимый уровень значимо- сти / Achievable level of significance	Среднее / average	Стандартное от- клонение / Standard deviation	n
Радиальные приросты в первые 10 лет на у.п. / Radial growth in the first decade at stump height (mm/year)						
Гарь / Burnt out areas	0.97865	0.36313	p < 0.025	1.3555	0.5839	61
Поляны / meadows	0.89854	0.0278		0.9459	0.5899	22
Радиальные приросты в первые 10 лет на у.п. / Radial growth in the first decade at stump height (mm/year)						
Гарь / Burnt out areas	0.97865	0.36313	p < 0.025	1.3555	0.5839	61
Вывал / Storm windfall	0.79519	0.00000		1.1817	0.8520	41
Радиальные приросты в первые 10 лет на у.г. / Radial growth in the first decade at breast height (mm/year)						
Гарь / Burnt out areas	0.93918	0.01659	p < 0.01	2.1383	1.1020	47
Вывал / storm windfall	0.97364	0.15874		2.6919	1.1321	68

Примечание. W – значение статистики теста Шапиро-Уилка; p – достигаемый уровень значимости; n – количество значений.
Note. W – the value of the Shapiro–Wilk test statistics; p – the achieved significance level; n – the number of values.

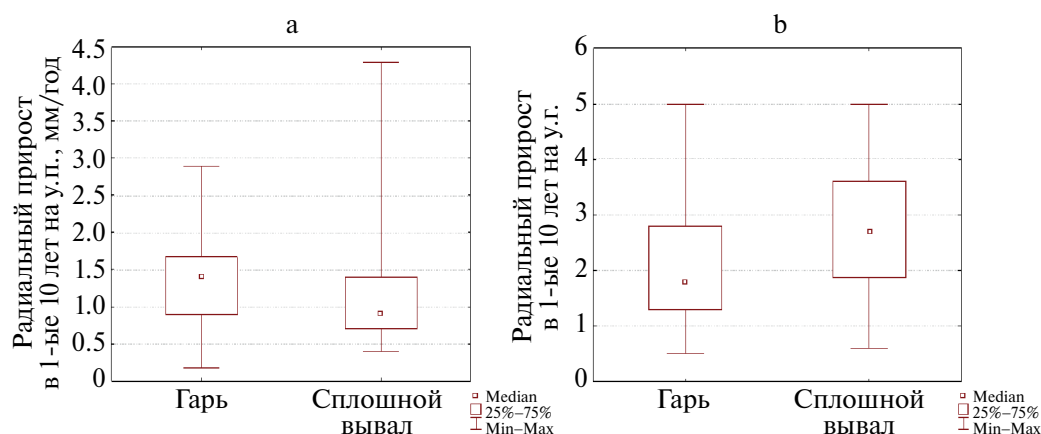


Рис. 6. Сравнение начальных радиальных приростов на у.п. (а) и на у.г. (б) елового подроста на гари и на сплошных вывалах (без разделения на предварительный и последующий).

Fig. 6. Comparison of the initial radial growth at stump height (a) and at breast height (b) of spruce undergrowth in the burnt area and on storm windfalls (without separation into preliminary and subsequent renewal).

последующего возобновления на гари с елями, выросшими в других сходных лесорастительных условиях, в отсутствие полога леса (табл. 3), можно сказать следующее. На гари и на полянах, зарастающих елово-лиственным лесом, приросты сходны. В обоих случаях ель засевается на открытом месте, а затем развивается под пологом мелколиственных пород. Тем не менее начальные приросты на у.п. (1.4 мм/год на гари, 0.9 мм/год на полянах) достоверно отличаются (рис. 5, табл. 3).

На гари и на сплошных вывалах можно ожидать достоверные различия средних начальных приростов, так как на гари значительно преобладает последующее возобновление ели, а на вывалах — предварительное. Однако в данном месте все ельники были пройдены ураганом 1987 г., что привело к массовым вывалам и увеличило сходство показателей начальных приростов. Так, разница средних начальных приростов на у.п. на гари (1.4 мм/год) и на сплошных вывалах (1.2 мм/год) очень невелика. На у.г. отличия больше, — средние приросты на гари — 2.1 мм/год, на вывалах — 2.7 мм/год.

Поскольку W-тест Шапиро-Уилка показал, что распределение одной из сравниваемых выборок на у.п. и на у.г. отклоняется от нормального (табл. 4, рис. 6), то был использован критерий Колмогорова-Смирнова. Этот тест показал достоверность отличий в обоих случаях. Таким образом, средние начальные приросты на гари и на сплошных вывалах достоверно отличаются (на у.п. и на у.г.).

Кривые хода роста также позволяют судить о происхождении древостоя. Предварительное возобновление реагирует на открытие полога синхронным скачком прироста. При этом после сплошного вывала средние приросты (за 5–10 лет) увеличиваются сразу, а после гари — приросты сперва резко снижаются и только спустя 5–10 лет увеличиваются. Подрост ели последующего возобновления на гари характеризуется довольно большими средними начальными приростами на у.п. (1.4–1.7 мм/год), а на у.г. — приростами, характерными для подроста ели под березняком (2.5 мм/год).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Через 22 года после пожара на месте выгоревших ельников формируется смешанный мелколиственный лес с преобладанием березы и значительным участием ели. Ель представлена преимущественно послепожарным возобновлением. В подросте соотношение ели предварительного и последующего возобновления близко к 1 : 3. В напочвенном покрове можно отметить малое количество неморальных видов трав, а в древостое и подлеске — почти полное отсутствие широколиственных пород. В почвенных прикопках много углей было обнаружено на 30% пробных площадей; на 20% пробных площадей угли отсутствовали и на 50% пробных площадей найдены угли мелкие и в небольшом количестве.

Оценивая возможности выявления первого послепожарного поколения ели в старых древостоях, нужно сказать, что ни одна из характеристик послепожарного елового древостоя не является универсальной для его узнавания. Только анализируя совокупность признаков можно выявить историю древостоя. Отличительные признаки первого послепожарного поколения древостоя: большая примесь березы и осины в древостое; большая пестрота сложения осиновой части древостоя (присутствие на небольшой площади разных форм осины, отличающихся по полу, цвету весенней листвы и срокам распускания листьев); в случае присутствия широколиственных пород, они намного моложе ели; наличие резкого спада, а затем подъема приростов у значительной части наиболее старых елей; у основного поколения ели начальные радиальные приросты составляют в среднем 2.1 мм/год и отсутствуют синхронные резкие подъемы приростов в начале жизни. Наличие углей не менее чем на 30% пробных площадей (по 100 м²) также свидетельствует в пользу того, что данный древостой вырос на свежей гари.

Дальнейшие исследования лесовозобновления после пожаров и сплошных ветровалов позволят дополнить и детализировать параметры роста ели в целях распознавания разных по происхождению спелых древостоев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам Центрально-Лесного заповедника и его директору Николаю Александровичу Потемкину за содействие в проведении исследования.

Работа выполнена по плановой теме “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” № 121032500047–1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleinikov et al.] Алейников А.А., Тюрин А.В., Симакин Л.В., Ефименко А.С., Лазников А.А. 2015. История пожаров в темныхвойных лесах Печоро-Илычского заповедника со второй половины XIX в. по настоящее время. — Сибирский лесной журнал. 6: 31–42.
- Aleinikov A.A., Tyurin A.V., Grabarnik P.Ya., Efimenko A.S. 2018. Features of the Stand and Deadwood in Postfire Aspen and Birch Forests in Northern Urals. — *Contemporary Problems of Ecology*. 11:789–801. <https://doi.org/10.1134/S1995425518070132>
- [Anan'yev et al.] Ананьев В.А., Мошников С.А., Пеккоев А.Н., Харитонов В.А. 2019. Естественное возобновление на участках коренных ельников черничных после пожара. — В сб.: Повышение эффективности лесного комплекса: материалы Пятой Всероссийской национальной научно-практической конференции с международным участием. Петрозаводск. С. 8–10.
- Baltzer J.L., Day N.J., Walker X.S. 2021. Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 118(45): 1–9.
- [Buryak, Zarubin] Буряк Л.В., Зарубин Д.С. 2018. Возобновление после пожаров в хвойных насаждениях заповедника Центральносибирский. — В сб.: Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы третьей международной научно-технической конференции. СПб. Вып. 2. С. 349–352.
- [Dekatov, Kendysh] Декатов Н.Н., Кендыш А.Н. 1981. Депрессии в росте ели по диаметру после выборочной рубки. — *Лесоведение*. 1: 20–25.
- [Dyrenkov et al.] Дыренков С.А., Адашевская О.Р., Федорчук В.Н. 1969. Ельники Вепсовской возвышенности (структура и возобновление). — В сб.: Сб. научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. М. Вып. 12. С. 103–122.
- [Fedorchuk, Dmitrov] Федорчук В.Н., Дмитриев В.Д. 1971. Нормативно-балансовый метод учета хода естественного возобновления леса при определении целесообразных объемов лесовосстановительных мероприятий. — В сб.: Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках северо-запада Европейской части СССР. С. 101–103.
- Frelich L.E., Lorimer C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. — *Ecological Monographs*. 64(2): 145–164.
- [Goncharuk et al.] Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Карпачевский Л.О., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С., Трофимов С.Я., Тюлин С.Я. 1999. Формы антропогенной динамики южнотатажных лесных сообществ. — В сб.: Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. С. 400–416.
- Guldin J.M., Lorimer C.G. 1985. Crown differentiation in even-aged northern hardwood forests of the Great Lakes region, U.S.A. — *Forest Ecology and Management*. 10: 65–86.
- Hart S.J., Henkelman J., McLoughlin Ph.D., Nielsen S.E., Truchon-Savard A., Johnstone J.F. 2019. Examining forest resilience to changing fire frequency in a

- fire-prone region of boreal forest. — *Global Change Biology*. 25(3): 869–884.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14550>
- Jean S.A., Pinno B.D., Nielsen S.E. 2020. Early Regeneration Dynamics of Pure Black Spruce and Aspen Forests after Wildfire in Boreal Alberta, Canada. — *Forests*. 11(333): 1–13.
<https://doi.org/10.3390/f11030333>
- Johnstone J.F., Chapin F.S. 2006. Fire Interval Effects on successional trajectory in boreal Forests of northwest Canada. — *Ecosystems*. 9: 268–277.
<https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>
- [Kalinin] Калинин К.К. 2010. Естественное лесовозобновление и формирование молодняков в еловых и березовых насаждениях на крупных гарях среднего Заволжья. — *Вестник МАРГТУ*. 1: 5–15.
- [Karpov et al.] Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трекин П.П. 1983. Возрастная структура популяций и динамика численности ели. — *Факторы регуляции экосистем еловых лесов*. Л. С. 35–62.
- [Katyutin et al.] Катютин П.Н., Горшков В.В., Ставрова Н.И. 2014. Радиальный прирост ели сибирской на разных этапах послепожарных сукцессий. — *Лесной вестник*. 5: 72–79.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1954. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском севере. — *Труды БИН РАН*. 3(9): 75–149.
- Lesven J., Druguet-Dayras M., Millet L., Ali A., Bergeron Y., Arsenault A., Gillet F., Rius D. 2022. Global changes, fire and spruce-forest dynamics in Québec-Labrador during the Holocene. — *EGU General Assembly*.
<https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-5199>
- Lorimer C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern appalachian virgin forest. — *Ecology*. 61(5): 1169–1184.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. — *Canadian Journal of Forest Research*. 19: 651–663.
- [Melekhov] Мелехов И.С. 1933. О возобновлении ели на гарях. — *Лесное хозяйство*. 10: 30–33.
- Plants of the World Online
<http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2006. К восстановлению еловых древостоев на участках ветровальных “окон”. — *Бот. журн.* 91(6): 879–891.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2009. Формирование еловых древостоев на сплошных вывалах Центрально-Лесного заповедника и проблема естественного восстановления ельников. — *Бот. журн.* 94(11): 1657–1672.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2011. Выживаемость ели в первые годы жизни в Центрально-Лесном заповеднике. — В сб.: *Материалы Всероссийской конференции “Развитие геоботаники: история и современность”*. Санкт-Петербург. С. 98–99.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2012. Участие осины в еловых древостоях на разных стадиях их динамики. — *Бот. журн.* 97(5): 636–649.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2020. Рост *Picea abies* (L.) Н. Karst. на начальных стадиях формирования неморальных ельников в условиях Центрально-Лесного заповедника. — *Бот. журн.* 105(10): 45–57.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620100075>
- [Safronova, Yurkovskaya] Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте. — *Бот. журн.* 100(11): 1121–1141.
- [Sennov] Сеннов С.Н. 2001. Рост хвойных древостоев в зависимости от их происхождения. — *Лесоведение*. 4: 74–76.
- [Stavrova, Gorshkov] Ставрова Н.И., Горшков В.В. 2017. Динамика структуры ценопопуляций ели сибирской в процессе послепожарных сукцессий северотажных лесов. — В сб.: *Материалы Пятой конференции “Математическое моделирование в экологии” ЭкоМатМод-2017*. Пушино. С. 204–206.
- Stevens-Rumann C.S., Kemp K.B., Higuera Ph.E., Harvey B.J., Rother M.T., Donato D.C., Morgan P., Veblen Th.T. 2017. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. — *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/ele.12889>
- Svoboda M., Janda P., Nagel T.A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. 2011. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic. — *Journal of Vegetation Science*. 23: 86–97.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- [Tkachenko] Ткаченко М.Е. 1952. Общее лесоводство. М.-Л. 599 с.
- [Zhitlukhina et al.] Житлухина Т.И., Добриденев А.И., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. 2002. Пожары и их изучение в Центрально-Лесном биосферном заповеднике. — В сб.: *Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках*. М. С. 137–149.
- [Zony...] Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. 1999. М. 1 : 8000000. Карта; пояснительный текст и легенда к карте. М. 64 с.

RESTORATION OF STAND ON THE SITE OF BURNT SPRUCE FOREST IN THE CENTRAL FOREST RESERVE

M. Yu. Pukinskaya

Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia
E-mail: pukinskaya@gmail.com

With the warming of the climate, the intensification of droughts and the drying up of coniferous forests, the number of forest fires is also increasing. Therefore, the study of the post-fire dynamics of stands and prospects for reforestation on burnt areas is especially relevant. The research was carried out in the Central Forest State Natural Biosphere Reserve (southern taiga) on the burnt area formed in 1999 as a result of a thunderstorm. The purpose of the work was: to describe the state of vegetation 22 years after burnout; to find out the characteristics of the stand formed on the burnt area and the possibility of their use for reconstructing the history of disturbances in old spruce forests. The objectives of the study included: monitoring vegetation changes in the 1999 burnt area; studying the growth of spruce undergrowth in the burnt area; finding out the number and ratio of preliminary and subsequent renewal of tree species; analyzing the distribution and amount of coals in the sample plots (depending on the intensity of burnout and the state of the pre-fire stand). To study the state of vegetation after the burnout of the blueberry-wood sorrel and wood sorrel – nemoral-herb spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) forests, 14 sample plots (100 m² each) were laid in the northwestern part of the burnt area. The sample plots covered 1.5 hectares. 22 years after the fire, a mixed small-leaved forest with a predominance of birch and a significant participation of spruce has been forming on the site of burnt spruce forests. Spruce is represented mainly by post-fire renewal. In the undergrowth, the ratio of pre- and post-renewal spruce is about 1 : 3. In the ground cover, a small number of nemoral herb species is recorded, and in the stand and undergrowth – almost complete absence of broad-leaved species. A lot of coals were found in soil digs in 4 sample plots (30%); there were no coals in 3 (20%) sample plots, and small coals in small amount were found in 7 (50%) sample plots. Assessing the possibilities of identifying the first post-fire generation of spruce in old stands, it must be said that none of the characteristics of a post-fire spruce stand is universal for its recognition. Only a set of features allows to identify the history of the stand. Distinctive features of the first post-old generation: the presence of coals in 30% of samples or more; a large admixture of birch and aspen; a large diversity of the aspen part of the stand; if there are broad-leaved species, they will be much younger than the spruce; the presence of a sharp decline, and then a rise in growths in a significant part of the oldest spruce trees; the main generation of spruce has initial radial growths on an average of 2.1 mm/year, and the absence of synchronous sharp rises of the growths at the beginning of life. The age of aspen most accurately corresponds to the year of the fire.

Keywords: fire disturbances of forest stand, pyrogenic successions, *Picea abies*, spruce growth on burnt area, Central Forest Reserve

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses her gratitude to the staff of the Central Forest Reserve and its director Nikolai Alexandrovich Potemkin for their assistance in conducting the study.

The work was carried out within the framework of the planned theme of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, principles of organization” No. 121032500047-1.

REFERENCES

- Aleynikov A.A., Tyurin A.V., Simakin L.V., Efimenko A.S., Laznikov A.A. 2015. Istoriya pozharov v temnokhvoinykh lesakh Pechoro-Ilychskogo zapovednika so vtoroi poloviny XIX v. po nastoyashcheye vremya [The history of fires in the dark coniferous forests of the Pechora-Ilych Reserve from the second half of the XIX century to the present]. – Sibirskiy lesnoy zhurnal. 6: 31–42 (In Russ.).
- Aleynikov A.A., Tyurin A.V., Grabarnik P.Ya., Efimenko A.S. 2018. Features of the Stand and Deadwood in

- Postfire Aspen and Birch Forests in Northern Urals. — *Contemporary Problems of Ecology*. 11: 789–801.
<https://doi.org/10.1134/S1995425518070132>
- Ananyev V.A., Moshnikov S.A., Pekkoiev A.N., Khari-
tonov V.A. 2019. Yestestvennoye vozobnovleniye na
uchastkakh korennykh yel'nikov chernichnykh posle
pozgara [Natural renewal in the areas of indigenous
blueberry spruce forests after a fire. Improving the
efficiency of the forest complex]. — In: Povysheniye
effektivnosti lesnogo kompleksa: materialy Pyatoy
Vserossiyskoy natsional'noy nauchno-prakticheskoy
konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem. Petroza-
vodsk. P. 8–10 (In Russ.).
- Baltzer J.L., Day N.J., Walker X.S. 2021. Increasing fire
and the decline of fire adapted black spruce in the
boreal forest. — *Proceedings of the National Academy
of Sciences*. 118(45): 1–9.
- Buryak L.V., Zarubin D.S. 2018. Vozobnovleniye
posle pozharov v khvoynykh nasazhdeniyakh zapo-
vednika Tsentral'nosibirskiy [Resumption after fires
in coniferous plantations of the Central Siberian
Nature Reserve]. — In: Lesa Rossii: politika, promy-
shlennost', nauka, obrazovaniye. Materialy tret'yey
mezhdunarodnoy nauchno-tekhnicheskoy konferentsii.
St. Petersburg. Vol. 2. P. 349–352 (In Russ.).
- Dekaton N.N., Kendysh A.N. 1981. Depressii v roste yeli
po diametru posle vyborochnoi rubki [Depressions
in the growth of spruce by diameter after selective
felling]. — *Lesovedeniye*. 1: 20–25 (In Russ.).
- Dyrenkov S.A., Adashevskaya O.R., Fedorchuk V.N.
1969. Yel'niki Vepsovskoy vozvyshennosti (struktura
i vozobnovleniye) [Spruce forests of the Veps upland
(structure and renewal)]. — In: Sbornik nauchno-
issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaystvu. 12:
103–122 (In Russ.).
- Fedorchuk V.N., Dmitrov V.D. 1971. Normativno-balan-
sovyi metod ucheta khoda yestestvennogo vozobnov-
leniya lesa pri opredelenii tselesoobraznykh ob'yemov
lesovosstanovitel'nykh meropriyatiy [Normative-ba-
lance method of accounting for the course of natural
renewal of the forest in determining the appropriate
volumes of reforestation measures]. — In: Sostoyaniye
vozobnovleniya i puti formirovaniya molodnyakov
na kontsentrirovannykh vyrubkakh severo-zapada
Yevropeiskoy chasti SSSR. P. 101–103 (In Russ.).
- Frelich L.E., Lorimer C.G. 1991. Natural disturbance
regimes in hemlock-hardwood forests of the upper
Great Lakes region. — *Ecological Monographs*. 64(2):
145–164.
- Goncharuk N.Yu., Zheltukhina V.I., Karpachevsky L.O.,
Korobov E.D., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S.,
Trofimov S.Ya., Tyulin S.Ya. 1999. Formy antropo-
gennoy dinamiki yuzhnotayezhnykh lesnykh soobsh-
chestv [Forms of anthropogenic dynamics of southern
taiga forest communities]. — In: Suktsessionnyye
protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhra-
neniya biologicheskogo raznoobraziya. St. Petersburg.
P. 400–416 (In Russ.).
- Guldin J.M., Lorimer C.G. 1985. Crown differentiation
in even-aged northern hardwood forests of the Great
Lakes region, U.S.A. — *Forest Ecology and Manage-
ment*. 10: 65–86.
- Hart S.J., Henkelman J., McLoughlin Ph.D., Niel-
sen S.E., Truchon-Savard A., Johnstone J.F. 2019.
Examining forest resilience to changing fire frequency
in a fire-prone region of boreal forest. *Global Change
Biology*. 25(3): 869–884.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14550>
- Jean S.A., Pinno B.D., Nielsen S.E. 2020. Early Rege-
neration Dynamics of Pure Black Spruce and Aspen
Forests after Wildfire in Boreal Alberta, Canada. —
Forests. 11(333): 1–13.
<https://doi.org/10.3390/f11030333>
- Johnstone J.F., Chapin F.S. 2006. Fire Interval Effects on
successional trajectory in boreal Forests of northwest
Canada. — *Ecosystems*. 9: 268–277.
<https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>
- Kalinin K.K. 2010. Estestvennoye lesovozobnovleniye i
formirovaniye molodnyakov v yelovykh i berezovykh
nasazhdeniyakh na krupnykh garyakh srednego Za-
volzh'ya [Natural reforestation and formation of young
trees in spruce and birch plantations on large burning
areas of the Middle Volga region]. — *Vestnik MarGTU*.
1: 5–15 (In Russ.).
- Karpov V.G., Pugachevsky A.V., Treskin P.P. 1983. Voz-
rastnaya struktura populyatsii i dinamika chislennosti
yeli [Age structure of populations and dynamics of
spruce abundance]. — In: Faktory regul'yatsii ekosistem
yelovykh lesov. Leningrad. P. 35–62 (In Russ.).
- Katyutin P.N., Gorshkov V.V., Stavrova N.I. 2014. Radi-
al'nyy prirost yeli sibirskoy na raznykh etapakh posle-
pozhar'nykh suksessiy [Radial growth of Siberian
spruce at different stages of post-fire successions]. —
Lesnoy vestnik. 5: 72–79 (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1954. Vliyaniye pozharov na lesnuyu
rastitel'nost' i vosstanovleniye yeli posle pozgara
na yevropeyskom severe [The impact of fires on
forest vegetation and its restoration after a fire in the
European north]. — *Trudy BIN RAN*. 3(9): 75–149
(In Russ.).
- Lesven J., Druguet-Dayras M., Millet L., Ali A., Berge-
ron Y., Arsénault A., Gillet F., Rius D. 2022. Global
changes, fire and spruce-forest dynamics in Québec-
Labrador during the Holocene. EGU General
Assembly.
<https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-5199>
- Lorimer C.G. 1980. Age structure and disturbance history
of a southern appalachian virgin forest. — *Ecology*.
61(5): 1169–1184.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for
estimating canopy disturbance frequency and intensity
in dense temperate forests. — *Canadian Journal of
Forest Research*. 19: 651–663.

- Melekhov I.S. 1933. O vozobnovlenii yeli na garyakh [About the renewal of spruce on burning]. — *Lesnoye khozyaystvo*. 10: 30–33 (In Russ.).
- Plants of the World Online
<http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Pukinskaya M.Yu. 2006. Towards the restoration of spruce stands in the areas of wind-blown "windows". — *Bot. Zhurn.* 91(6): 879–891 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2009. Formation of spruce stands on solid fallouts of the Central Forest Reserve and the problem of natural restoration of spruce forests. — *Bot. Zhurn.* 94(11): 1657–1672 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2011. Survival of spruce in the first years of life in the Central Forest Reserve. — *Materials of the All-Russian conference "Development of geobotany: history and modernity"*. St. Petersburg. P. 98–99 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2012. Participation of aspen in spruce stands at different stages of their dynamics. — *Bot. Zhurn.* 97(5): 636–649 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Y. 2020. Growth of *Picea abies* (L.) H. Karst. at the initial stages of the formation of im-moral spruce forests in the conditions of the Central Forest Reserve. — *Bot. Zhurn.* 105(10): 45–57 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620100075>
- Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. 2015. Zonal patterns of vegetation cover of the plains of European Russia and their display on the map. — *Bot. Zhurn.* 100(11): 1121–1141 (In Russ.).
- Sennov S.N. 2001. Growth of coniferous stands depending on their origin. — *Lesovedeniye*. 4: 74–76 (In Russ.).
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V. 2017. Dynamics of the structure of Siberian spruce coenopopulations in the process of post-fire successions of north-storey forests. — In: *Materialy Pyatoy konferentsii "Matematicheskoye modelirovaniye v ekologii" EkoMatMod-2017*. Pushchino. P. 204–206 (In Russ.).
- Stevens-Rumann C.S., Kemp K.B., Higuera Ph.E., Harvey B.J., Rother M.T., Donato D.C., Morgan P., Veblen Th.T. 2017. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. — *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/ele.12889>
- Svoboda M., Janda P. Nagel T.A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. 2011. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic. — *Journal of Vegetation Science*. 23: 86–97.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- Tkachenko M.E. 1952. *Obshcheye lesovodstvo* [General forestry]. Moscow–Leningrad. 599 p. (In Russ.).
- Zhitlukhina T.I., Dobridenev A.I., Kuraeva E.N., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S. 2002. Pozhary i ikh izucheniye v Tsentral'no-Lesnom biosfernom zapovednike [Fires and their study in the Central Forest Biosphere Reserve]. — In: *Monitoring soobshchestva na garyakh i upravleniye pozharami v zapovednikakh*. Moscow. P. 137–149 (In Russ.).
- Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territoriy. 1999. Karta; poyasnitel'nyiy tekst i legenda k karte [Zones and types of vegetation zones in Russia and adjacent territories. 1 : 8000000. Map; explanatory text and legend to the map. Moscow. 64 p. (In Russ.).