

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ПОРОД В ОЧАГАХ УСЫХАНИЯ *PICEA ORIENTALIS* (PINACEAE) В ТЕБЕРДИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

© 2021 г. М. Ю. Пукинская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: pukinskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 04.06.2021 г.

После доработки 10.09.2021 г.

Принята к публикации 21.09.2021 г.

В работе приведены результаты обследования очагов усыхания ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link.) в Тебердинском государственном природном биосферном заповеднике на Западном Кавказе. Массовое усыхание ели от короёда-типографа отмечено как в чистых ельниках, так и в смешанных древостоях с *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach и *Fagus orientalis* Lipsky. В очагах усыхания ели в настоящее время в подросте преобладают темнохвойные породы, а участие лиственных мало. Широколиственные породы присутствуют во II ярусе на половине пробных площадей в небольшом количестве, и заметного влияния на численность хвойного возобновления не оказывают. Отмечено более равномерное и стабильное возобновление пихты, по сравнению с елью, — на большинстве пробных площадей численность возобновления пихты закономерно убывает по мере его взросления, в то время как у ели имеют место “взрывы” возобновления. Обсуждаются приросты подроста пихты и ели в высоту и по радиусу, а также их численность и размещение по площади. Показано, что через 7 лет после начала массового усыхания ели в Тебердинском заповеднике благонадежным подростом темнохвойных пород обеспечено не более 1/5 площади участков усыхания. В ближайшие годы возобновление темнохвойных пород будет пополняться только за счет пихты, так как плодоносящих елей практически не осталось. В дальнейшем, при условии сохранения от пожара, часть крупного подроста ели может стать источником елового возобновления, а упавшие сушины — пригодным для его поселения субстратом.

Ключевые слова: ель восточная, усыхание темнохвойных лесов, подрост ели, Тебердинский заповедник

DOI: 10.31857/S0006813621120073

Усыхание древостоев, наряду с ветровалами и пожарами, продолжает оставаться одной из основных причин гибели темнохвойных лесов по всей территории их распространения в Северном полушарии (Rehfuess, 1991; Fedorov, 2000; Man'ko, Gladkova, 2001a; Vostochnoyevropeiskiye..., 2004; Nevolin et al., 2005; Maslov, 2010; Cherpakov, 2011; Malakhova, Krylov, 2012; Malakhova, Lyamtsev, 2014; Pukinskaya, 2016; Pukinskaya et al., 2019; и др.). Причины усыхания различные. Оно может быть вызвано засухами, морозами, изменением уровня грунтовых вод, насекомыми-вредителями, бактериальными болезнями, техногенными загрязнениями, высоким возрастом древостоя и др. (Man'ko, Gladkova, 2001b). Кроме того, генетическая изоляция вида также может быть одним из факторов, снижающим его устойчивость (Wright, 1955; Larsen, 1986). Потепление климата способ-

ствует массовым вспышкам численности короёдов и развитию у них дополнительных поколений (Maslov, 2010; Romashkin et al., 2020). В Евразии особенно подвержены усыханию древостои из разных видов ели и пихты. В последнее время все больше внимания уделяется естественному возобновлению темнохвойных пород в очагах усыхания (Vlasenko, 2005; Heurich, 2009; Man'ko et al., 2009; Ermakov, Maslov, 2012; Pukinskaya, 2020).

Усыхание темнохвойных лесов Кавказа вызывает особое беспокойство в связи с их небольшим ареалом и уникальностью природы Кавказа. Тебердинского заповедника это касается в первую очередь, поскольку елово-пихтовые древостои из ели восточной и пихты Нордмана находятся здесь на границе (восточной) своего распространения и потому особенно уязвимы.

Ареалы ели восточной и пихты Нордмана почти полностью совпадают (пихта заходит немного западнее ели, а ель — немного дальше пихты на восток) и занимают западную часть Кавказа, включая Главный хребет и Малый Кавказ, а также склоны Понтийского хребта в Турции (Derev'ya i kustarniki..., 1949). Поскольку ареалы этих двух пород небольшие, а леса из них много веков интенсивно эксплуатировались и расчищались под сельскохозяйственные земли (Tumadzhyanov, 1947), изучение оставшихся массивов темнохвойной тайги Кавказа актуально. Уже сейчас очевидно, что в связи с глобальным потеплением климата они особенно уязвимы.

В Тебердинском заповеднике темнохвойные леса покрывают склоны северной, западной и восточной экспозиций на высотах 1400–1800 м над ур.м. К южным склонам приурочены сосновые леса. На обследованных нами участках до массового усыхания древостои состояли из ели и пихты или представляли собой чистые ельники. Бук восточный присутствовал в виде примеси на половине пробных площадей.

Целью работы было изучение состояния подроста лесообразующих пород на раннем этапе застарения очагов усыхания ели и оценка перспектив лесовозобновления.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2017–2019 гг. в Тебердинском государственном природном биосферном заповеднике. Космоснимки Google Earth Pro свидетельствуют, что усыхание началось в 2012 году. По результатам обследования к 2017 году в Гоначхирском лесничестве сплошное усыхание ели охватило площадь более 100 га, в трех других лесничествах ель усыхала диффузно или очагами по 0.1–0.3 га. Усыхание затронуло только ель. В очагах усыхания на стволах ели были обнаружены многочисленные ходы короледа-типографа (*Ips typographus* L.), свидетельствующие о его массовом размножении, которое явилось основной причиной усыхания. Гибели ели от типографа способствовал ряд факторов, снижающих устойчивость древостоя: крутизна склонов и слабо развитые почвы, старовозрастность ели, фаутиность стволов и др. (Pukinskaya et al., 2019). К 2019 году усыхание ели на всех участках стало сплошным. Как и в большинстве районов усыхания древостоев ели разных видов, оно не затрагивает имеющийся подрост.

Первоначально, в 2017 г., через 5 лет после начала массового усыхания ели, для наблюдений за динамикой древостоя и лесовозобновлением в очагах усыхания были заложены 11 пробных площадей размером по 400 м² в Гоначхирском, Джамагатском, Домбайском и Тебердинском лесни-

чествах. В 2019 г. было заложено еще 2 пробные площади и проведено повторное обследование состояния растительности на пробных площадях, заложенных ранее. На пробных площадях выполнено описание травяно-кустарничкового яруса, краткое описание мохового покрова; отмечены координаты пробных площадей; замерена глубина почвенного слоя (до материнской породы); проведены измерения крутизны склона при помощи угломера. Проведена оценка состава и жизненности подроста лесообразующих пород. Численность подроста на пробной площади определялась, как среднее по 5–7 учетным площадкам по 25 м². К категории “всходы” мы относили хвойное возобновление высотой до 0.3 м (то есть, не выше уровня пня). К подросту древесных пород относили экземпляры от 0.3 до 15 м высотой. Особи для обмеров выбирались среди благонадежного подроста (Metodicheskie ..., 2011). Всего промерено 59 особей подроста хвойных пород высотой 0.6–4 м, а также взяты керны у 11 экземпляров крупного подроста ели и пихты. Приросты главной оси¹ в высоту елового и пихтового подроста определялись по мутовкам и кольцевым рубцам от верхушечных почечных чешуй, маркирующих границы годичных приростов. Для выяснения скорости роста подроста ели и пихты в толщину у модельных экземпляров подроста произведены промеры штангенциркулем диаметра главной оси на уровне пня (у.п., на высоте 30 см, n = 42) и уровне груди (у.г., на высоте 130 см, n = 30). Средний радиальный прирост в период роста особи от у.п. до у.г. (длительность периода A лет) определялась как частное от деления (D₃₀–D₁₃₀): 2: A, мм/год (где D — диаметры, мм). У крупного подроста радиальные приросты определялись по кернам на у.п. и на у.г. (среднее за начальные 10 лет). Скорость роста главной оси крупного подроста в высоту в интервале от 30 до 130 см (длиной 100 см) определялась как частное от деления 100: (A₃₀–A₁₃₀), см/год, где A — возраст, лет. Измерение радиальных приростов елей по кернам проводилось при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм).

При статистической обработке данных использовались коэффициент корреляции (r), ошибка коэффициента корреляции (m_r) и t-критерий Стьюдента. В работе использовался 5% уровень значимости достоверности различий (Plohinskii, 1970).

Названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (Czerapanov, 1995), названия споровых — по Флоре споровых растений СССР (Flora USSR spore plants, 1952, 1954).

¹ Термин И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1952)

РЕЗУЛЬТАТЫ

Напочвенный покров и подросток на пробных площадях

В напочвенном покрове на пробных площадях отмечено 92 вида сосудистых растений и 9 видов мхов. Список наиболее константных видов (со встречаемостью более 0.4) приведен в табл. 1. Полный список видов опубликован нами ранее (Pukinskaya et al., 2019). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на 12 пробных площадях составляло от 10 до 80%, а мохового — от 2 до 80%. *Oxalis acetosella* L. представлена на всех пробных площадях с проективным покрытием от 0.5 до 70%. А.Я. Орлов (Orlov, 1951), подробно изучавший темнохвойные леса Кавказа, относит к бореальным видам, характерным для моховых ельников следующие: *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank. et Mart., *Listera cordata* (L.) R.Br., *Linnaea borealis* L., *Solidago virgaurea* L.). На наших пробных площадях эти виды имеют низкие показатели встречаемости и обилия. По сравнению с описанием травяного покрова кавказских елово-пихтовых лесов кисличного типа Е.Н. Синской (Sinskaya, 1933), обследованные нами участки имеют сходный, но несколько обедненный состав видов. Из перечисленных ею 10 основных “травянистых констант”, на наших пробных площадях отсутствуют или не являются константными 5 видов (в том числе основной, после кислицы, константный вид — *Festuca drymeja* Mert. et Koch).

А.Я. Орлов среди основных типов темнохвойных лесов Северного Кавказа выделял группы типов ельников: овсяницево-моховые, мертвопокровные и скальные. На наших пробных площадях в напочвенном покрове преобладают мхи, папоротники и кислица, в разных соотношениях, то есть, представлены пихто-ельники папоротниково-кислично-зеленомошные. Овсяницево-моховый тип леса, с наиболее производительными древостоями, в обследованном районе не встречен. По нашим данным связи численности и жизненности подростка ели и пихты, и доминантов нижних ярусов не выявлено.

Проективное покрытие подлесочных пород (*Daphne mezereum* L., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Lonicera xylostemum* L., *Padus avium* Mill., *Ribes alpinum* L., *Rhododendron luteum* Sweet, *Salix caprea* L.) на пробных площадях не превышает 15%.

Породный состав, численность и распределение подростка в очагах усыхания ели

На пробных площадях в подростке представлено 8 древесных пород: *Abies nordmanniana* (Stev.)

Spach, *Acer platanoides* L., *Acer trautvetteri* Medw., *Betula litwinowii* Doluch., *Fagus orientalis* Lipsky, *Picea orientalis* (L.) Link., *Populus tremula* L., *Taxus baccata* L. (тис ягодный) (табл. 2). Тис и бук имеют довольно высокую встречаемость (0.3), но мало-численны: только на одной пробной площади в Джамагатском лесничестве их участие в подростке составляет по 25% от общего числа экземпляров (по 400 шт./га, пробная площадь № 6), а на других пробных площадях их количество мало. Встречаемость кленов, осины и березы не превышает 0.1–0.2. Клен Траутфеттера преобладает в подростке на пробной площади № 9. Участие лиственных пород на остальных пробных площадях небольшое (не более 300 экз./га). Что касается всходов лиственных деревьев, то они присутствуют в значительном количестве (до 3200 экз./га) на пологих участках Джамагатского и Тебердинского лесничеств (пробные площади № 7, 9, 13). Таким образом, в настоящее время по числу экземпляров на большинстве пробных площадей в подростке преобладают темнохвойные породы, а участие лиственных мало. Только на двух пробных площадях (№ 9 и 13), где хвойного подростка почти нет, преобладают лиственные породы.

Подрост ели и пихты во всех очагах усыхания был предварительного происхождения (старше 7 лет), то есть, поселившийся под материнским пологом. Всходы (экземпляры до 0.3 м высотой) ели и, особенно, пихты как предварительного, так и последующего происхождения. Для успешного возобновления (поселения и выживания всходов и подростка) ели очень благоприятно наличие полуразложившегося крупномерного валежа (Timofeev, 1936; Voronova, 1959; Izvekov, 1962; Melekhov, 1980; Skvortsova et al., 1983; Abaturov et al., 1988; Pukinskaya, 2011 и др.). Это характерно и для восточной ели на Кавказе. А.Я. Орлов (Orlov, 1951) пишет, что ель восточная хорошо возобновляется на гниющем валеже и что подрост ели на валеже в 2–2.5 раза выше, чем особи того же возраста в фоне. Из обследованных нами участков крупномерный валеж разных стадий разложения в изобилии имелся только в Домбайском лесничестве. Здесь число всходов в среднем на пробных площадях немного больше, чем в других местах. Однако, подрост ели, хотя и хорошей жизненности, но немногочисленный. Пихта хорошо возобновляется в фоновых участках (не на валеже), что заметно по обилию ее всходов на большинстве пробных площадей (табл. 2).

Обращает на себя внимание более равномерное и стабильное возобновление пихты, по сравнению с елью. На большинстве пробных площадей численность возобновления пихты закономерно убывает по мере его взросления, в то

Таблица 1. Общая характеристика напочвенного покрова на пробных площадях. Лесничества: I – Гоначхирское, II – Джамагатское, III – Домбайское, IV – Тебердинское
Table 1. Total characteristics of ground cover on the plots. Forestries: I – Gonachkhir, II – Djamagat, III – Dombay, IV – Teberda

Лесничество/Forestry		I				II			III				IV
№ пробной площади/№ of sample plot		1	2	3	4	6	7	9	10	11	12	1–19	13
Общее число видов травяно-кустарничкового яруса Total species number of grass-shrub layer		32	19	21	20	15	18	27	25	24	41	36	23
Проективное покрытие (%) Projective cover, %	Травяно-кустарничкового яруса Grass-shrub layer	65	40	30	45	10	60	80	35	60	65	15	75
	в т.ч./among them неморальных трав/nemoral herbs	23	3	20	4	2	6	19	6	3	13	2	25
	папоротников/ferns	50	34	12	29	0.5	16	18	13	12	26	1	32
	мхов/mosses	30	70	70	40	30	80	15	10	30	10	2	40
<i>Actaea spicata</i> L.		0.5			0.5			0.5			1		1
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth		2	1	0.5	0.5			3			10		7
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth			2	10	0.5					15		8	
<i>Carex digitata</i> L.		0.5				0.5			5	2	3	0.5	1
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs		2	10		5						2		7
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenkins		20	5	1	2		10				2		
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott								10	1		5	0.5	15
<i>Festuca altissima</i> All.		5	3						15	1		0.5	3
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.		10		5		0.5	1	10	0.5		7	0.5	20
<i>Geranium robertianum</i> L.		10	0.5	10	0.5	0.5	5	5		2	8		
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.		15	15	5	20		5	5		10	1		3
<i>Hieracium murorum</i> L. aggr.						0.5	0.5			0.5	0.5	0.5	
<i>Milium effusum</i> L.		5	2	15	2	0.5	5	2					1
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.						0.5	1	1	0.5	5	2	0.5	1
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.		0.5		0.5			1	3	0.5	5	1	0.5	
<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.		0.5						0.5	0.5	1	2		
<i>Oxalis acetosella</i> L.		15	30	10	30	8	40	70	1	40	20	0.5	60
<i>Petasites albus</i> (L.) Gaertn.			0.5					1		0.5	3	0.5	
<i>Polypodium vulgare</i> L.		0.5		3			0.5		0.5			0.5	
<i>Rubus idaeus</i> L.		5	0.5	20			0.5	2		2		0.5	
<i>Salvia glutinosa</i> L.							0.5	1	2	0.5	2	0.5	
<i>Senecio racemosus</i> (M. Bieb.) DC.				1	0.5			1		5	1	0.5	
<i>Senecio renifolius</i> (C.A. Mey.) Sch. Bip.			0.5		0.5	0.5	2		2		12	0.5	5
<i>Urtica dioica</i> L.		5	1	3	0.5		0.5				1		2
<i>Valeriana alliariifolia</i> Adams				0.5	5			2	5		3	0.5	0.5
Мхи / Mosses													
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) BSG		5		10		5	35		1	5		2	10
<i>Plagiomnium affine</i> (Bland.) T. Kop.		30		5	5		1			5			
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.		20	10	5						0.5	10		30
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske			60	30	10	35	55						
Подлесок / Undergrowth													
<i>Sambucus nigra</i> L.			0.5	0.5	0.5	0.5		2					
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		10		0.5	0.5					2	8	0.5	

Примечание. В таблице приведены только виды со встречаемостью более 0,4

Note. The table gives only the species with an occurrence more than 0.4

Таблица 2. Густота исходного древостоя и численность подроста на пробных площадях, шт./га
Table 2. Density of initial stand and regrowth on the sample plots, trees/ha

Склон Slope	Толщина почвы, см Soil depth, cm	№ ПП Number of sample plot	<i>Picea orientalis</i>				<i>Abies nordmanniana</i>				Густота темной хвойной (ель+пихта) Density of spruce and fir		<i>Taxus baccata</i>		<i>Fagus orientalis</i>		<i>Acer trautvetteri</i>		<i>Acer platanoides</i>		<i>Populus tremula</i>		<i>Betula litwinowii</i>		
			<0.3 м	0.3–2 м*	2.5–5 м	5.5–15 м	<0.3 м	0.3–2 м	2.5–5 м	5.5–15 м	древостой stand	подрост undergrowth	<0.3 м	0.3–15 м	<0.3 м	2.5–15 м	<0.3 м	0.3–2 м	<0.3 м	2.5–15 м	<0.3 м	0.3–2 м	<0.3 м	2.5–15 м	
/	10–15	Г-3		2000		160		1200	2160																
/	10–15	Г-4	1760	19040		1040	640	240	19920																
–	25–30	Г-1	228	1028	456	456	228	57	2280																
/	10	Д-1-19	2880		80	2480		1070	80																
/	10	Д-2-19			50	250		1800	100																
/	0–30	Д-10	800	425	400	50	3000	375	1310																
/	10	Д-11	1500		50	6000		800	50	1000															
/	0–30	Д-12	75	400		25	200		600	75															
/	30	Дж-6			800	1600		1000	420																
–	10–35	Дж-9	267			3500	133	1200	133	800	133	800	1600												
–	20–30	Дж-7			800	7600	50	1400	850																
–	15	Дж-8			25	425	50	2900	125																
–	30	Т-13	1000	25	50	25	5000		2500	100															

Примечание. Г – Гоначкирское лесничество; Д – Домбайское лесничество; Дж – Джамгатовское лесничество; Т – Тебердинское лесничество; / – крутой склон (30–40°), – – пологий склон (10–25°). * – Возраст подроста ели 0.3–2 м высотой составил от 5 до 30 лет
 Note. Г – Gonachkiirskoye forestry; Д – Dombayskoye forestry; Дж – Jamagatskoye forestry; Т – Teberda forestry; / – steep slope (30–40°), – – gentle slope (10–25°). * – The age of spruce regrowth 0.3–2 m high ranged from 5 to 30 years.

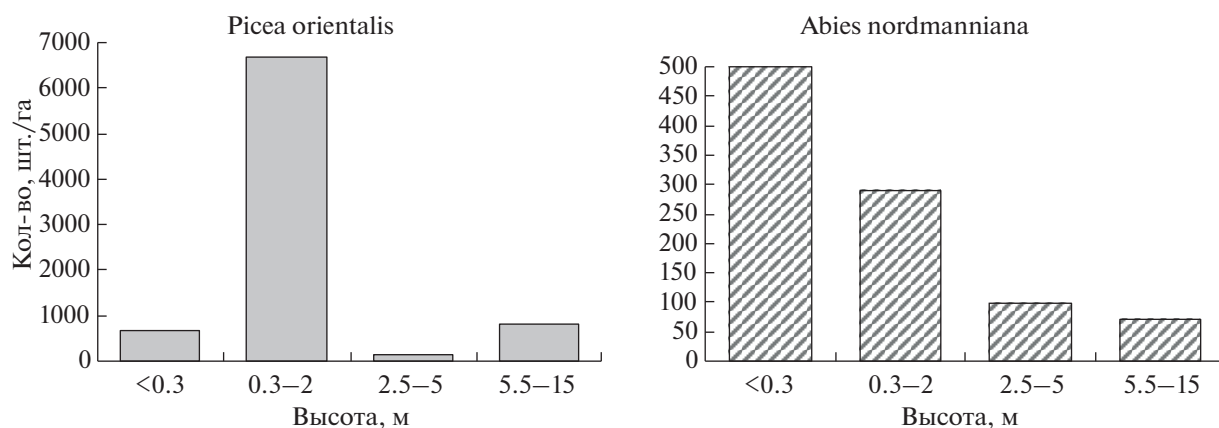


Рис. 1. Численность возобновления ели и пихты (по высотным группам) на пробных площадях в Гоначхирском лесничестве.

Fig. 1. The number of spruce and fir regrowth (by height groups) on the sample plots in the Gonachkhir forestry.

время как у ели скорее имеют место “взрывы” возобновления (рис. 1). Зависимости численности подростка от плотности древостоя ели и пихты не прослеживается. Широколиственные породы, хотя и присутствуют во II ярусе на половине пробных площадей, но в небольшом количестве, и заметного влияния на численность хвойного возобновления также не оказывают. Зависимости количества подростка от крутизны склона не выявлено.

Сопоставляя плотность исходного древостоя² с численностью подростка можно констатировать, что на большинстве пробных площадей предварительного подростка меньше (в 2–25 раз), чем стволов древостоя до усыхания. И только в Гоначхирском лесничестве численность подростка в 2–20 раз превышает плотность исходного древостоя. Однако и здесь восстановление усохшего лесного массива только за счет предварительного возобновления невозможно из-за неравномерности его размещения.

Распределение подростка и всходов ели и пихты по площади крайне неравномерное. На пологих склонах и выровненных участках подрост ели и пихты редкий и размещен куртинами. На крутых склонах он образует неровные полосы ориентированные сверху вниз по склону. Например, на участке вблизи пробной площади № 4 в Гоначхирском лесничестве ширина полос возобновления составляла от 3 до 18 м, ширина промежутков между ними – от 3 до 15 м. В других местах Гоначхирского склона ширина промежутков значительно больше, 50 м и более.

² Плотность исходного древостоя – это общая численность живых и сухих деревьев верхних ярусов. То есть, это реконструкция плотности древостоя до усыхания.

В среднем, по результатам маршрутного обследования усохшего склона можно сказать, что хвойным подростом обеспечена примерно 1/5 часть площади; на остальных участках доминирует малина, а возобновление древесных пород пока отсутствует.

Развитие подростка ели и пихты в очагах усыхания

Основные данные по развитию подростка были получены в Гоначхирском лесничестве. Здесь преобладает подрост ели и пихты хорошей жизнеспособности. Он начал расти под пологом материнского древостоя. Дальнейшее развитие подростка происходило в условиях ослабевающего влияния древостоя по мере его усыхания.

После усыхания древостоя в Гоначхирском лесничестве прирост в высоту разновысотного и разновозрастного подростка ели резко и синхронно увеличился (рис. 2а) в среднем в 7 раз: с 4 до 28 см/год; пихты (рис. 2б) – в 5.5 раза: с 6 до 33 см/год. Прирост по радиусу у подростка ели увеличился при этом в среднем в 2 раза: с 0.7 до 1.2 мм/год на у.г., а у пихты в 3 раза: от 0.8 до 2.2 мм/год на у.г.

Параметры роста подростка ели и пихты, характеризующие его развитие в разных условиях приведены в табл. 3. Обратный отсчет лет (по мутовкам и кольцевым рубцам от почечных чешуй) показывает, что в Гоначхирском лесничестве большинство модельных экземпляров подростка ко времени усыхания древостоя достигли высоты 1–2.5 м. То есть, до достижения уровня груди подросток развивался под немного разреженным пологом древостоя. Тем более это относится к моделям подростка из Джамагатского и Тебердин-

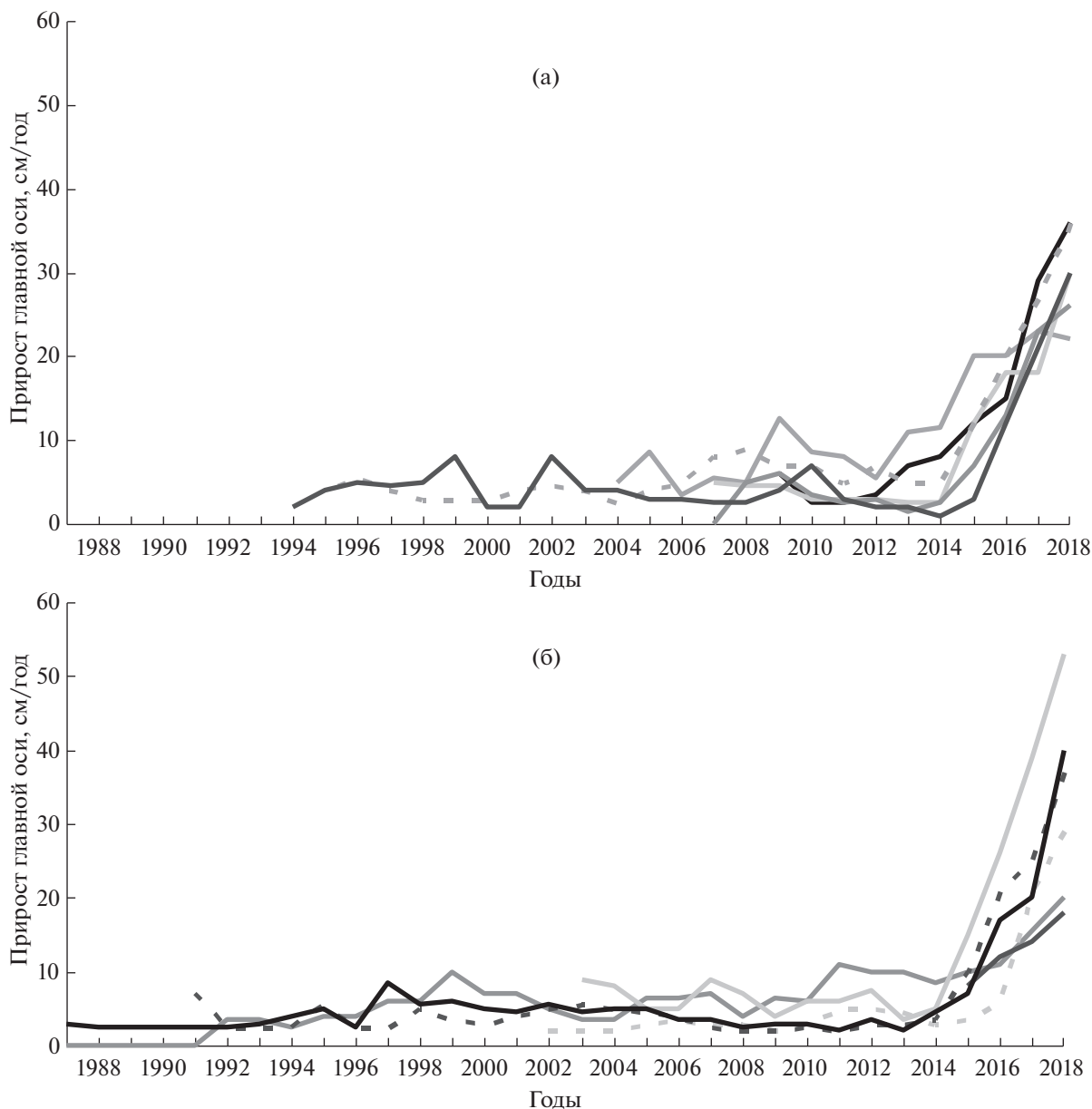


Рис. 2. Ход роста в высоту главной оси подроста под пологом ельника, усохшего в период 2012–2017 гг. а – ель (6 шт.), б – пихта (6 шт.).

Fig. 2. The height growth of the main axis of the regrowth under the canopy of the spruce forest, which dried up in 2012–2017. а – spruce (6 trees), б – fir (6 trees).

ского лесничеств, где ель усохла на 2–3 года позднее (к 2019 г.). Таким образом, можно заключить, что под пологом средней сомкнутости приросты ели в высоту в диапазоне 30–130 см составляют 5–7 см/год, а радиальные приросты на у.п. – 0.6 мм/год. У пихты, соответственно, 6 см/год в высоту и 0.5 мм/год по радиусу.

Приросты в высоту выше у.г., а также радиальные приросты в первое десятилетие на у.г. в Гоначхирском лесничестве характеризуют рост боль-

шинства моделей уже после открытия полога. Можно сказать, что после открытия полога в первое десятилетие выше у.г. ель растет со средней скоростью 21 см/год в высоту и 2.3 мм/год по радиусу. Пихта в этих же условиях увеличивает прирост по высоте до 22 см/год, а по радиусу – до 3.2 мм/год. В Джамагатском и Тебердинском лесничествах показатели роста подроста выше у.г. значительно ниже. Усыхание ели здесь произошло позже, а состав древостоя смешанный, так

Таблица 3. Параметры роста подроста ели и пихты среднее (мин-макс); – нет данных
Table 3. Growth parameters of spruce and fir regrowth: average (min-max); – no data

Лесничество Forestry	Ель/Spruce				Пихта/Fir			
	Прирост в высоту, см/год Height growth, cm/year		Прирост по радиусу, мм/год Radial growth, mm/year		Прирост в высоту, см/год Height growth, cm/year		Прирост по радиусу, мм/год Radial growth, mm/year	
	в диапазоне 30–130 см in the range of 30–130 cm	в первые 5–10 лет выше у.г. in the first 5–10 years above breast height	на у.п. at stump level	на у.г. at breast height	в диапазоне 30–130 см in the range of 30–130 cm	в первые 5–10 лет выше у.г. in the first 5–10 years above breast height	на у.п. at stump level	на у.г. at breast height
Гоначхирское Gonachkhir	7 (4–12) n = 19	21 (7–36) n = 13	0.6 (0.1–1.4) n = 19	2.3 (1.2–3.5) n = 13	6 (4–8) n = 7	22 (10–39) n = 4	0.5 (0.3–1.0) n = 4	3.2 (1.6–4.9) n = 4
Джамагатское Djamagat	5 (4–6) n = 6	9 (5–17) n = 5	–	1.5 (1.0–2.5) n = 5	6 n = 2	13 n = 1	–	1.9 n = 1
Тебердинское Teberda	5 (2–7) n = 8	6 (4–8) n = 7	–	1.0 (0.8–1.5) n = 7	–	–	–	–

что подрост и после усыхания ели остается под влиянием древесного полога. Можно считать, что приросты 6–9 см/год в высоту и 1.0–1.5 мм/год по радиусу характеризуют развитие подроста ели выше у.г. под разреженным пологом. Сравнение радиальных приростов на у.г. подроста ели под разреженным пологом (Джамагатское и Тебердинское лесничества, в среднем 1.2 мм/год, $n = 12$) и после открытия полога (Гоначхирское лесничество, 2.3 мм/год, $n = 13$) показало достоверные отличия средних ($t = 4.14$).

Поскольку из трех выше перечисленных лесничеств наименьшая толщина почвы в Гоначхирском, то понятно, что различия приростов обследованного елового подроста связаны не с почвенно-грунтовыми условиями, а с освещенностью.

По модельным экземплярам подроста ели из трех лесничеств, корреляция прироста в высоту от у.п. до у.г. и радиального прироста на у.п. достоверна, $r = 0.66$ ($m_r = 0.16$, $n = 13$). Еще теснее связь прироста елового подроста в высоту выше у.г. и радиального прироста на у.г.: $r = 0.84$ ($m_r = 0.06$, $n = 25$). Поэтому, возможно судить о скорости роста ели восточной в молодом возрасте по любому из этих показателей. Это актуально потому, что основные литературные данные 50–70-летней давности по Кавказу, касающиеся подроста (Orlov, 1951; Dzhaparidze, 1971), содержат сведения о приростах в высоту (по радиусу измерялись единичные модельные экземпляры). Наши данные расширяют возможности сравнения скорости роста старых и молодых деревьев. Так, взяв

керы старых деревьев и учитывая полученные нами характеристики приростов подроста ели восточной в высоту и по радиусу, а также учитывая их тесную взаимосвязь, мы можем узнать, с какой скоростью прирастали в высоту взрослые деревья в молодом возрасте (когда они были подростом). То есть, можно приблизительно оценить, лучше или хуже стал расти подрост, чем 100–200 лет назад, а также в каких условиях формировались разные возрастные группы древостоя (под пологом, или в его отсутствии, или в разреженном древостое).

Данные по подросту пихты в Гоначхирском лесничестве свидетельствуют о том, что связь радиального прироста на у.г. со средним приростом в высоту выше у.г. у подроста пихты еще теснее, чем у ели: $r = 0.94$ ($m_r = 0.05$, $n = 5$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по приростам ели и пихты на Кавказе очень малочисленны. У А.Я. Орлова (Orlov, 1951) имеются сведения о ходе роста подроста этих пород в высоту и по радиусу, основанные на измерениях отдельных моделей в разных лесорастительных условиях. Сравнение наших данных из Тебердинского заповедника с данными А.Я. Орлова возможно только очень приблизительно, поскольку не ясно, по какому принципу и в каких районах отбирались модели. А.Я. Орлов указывает, что для наилучшего развития этих пород необходим разреженный древесный полог (полнота

0.5) и развитые почвы (то есть, пологие склоны и террасы). По его данным можно подсчитать, что в оптимальных условиях в диапазоне 30–130 см подрост ели прирастает в высоту в среднем на 14 см/год, пихта – на 10 см/год. В средних по качеству условиях (лесосека с разреженным пологом, на склоне крутизной 35°) подрост ели прирастает в высоту по 8 см/год, пихты – 3–4.5 см/год. Худшими условиями А.Я. Орлов считает сомкнутый древесный полог (полнота – 0.9–1.0), но сравнимых данных не приводит. Сопоставляя наши материалы с данными А.Я. Орлова можно сказать, что наши модельные экземпляры елового подроста (при выборке только благонадежных), растущие под сухостоем бывшего сомкнутого ельника, растут в высоту немного хуже, чем в средних условиях у А.Я. Орлова (5–7 см/год по нашим данным и 8–8.5 см/год по данным А.Я. Орлова). Пихта – наоборот, по нашим материалам растет лучше, чем в средних условиях А.Я. Орлова: 6 см/год в Тебердинском заповеднике (а в Домбайском лесничестве даже 11 см/год, $n = 3$) и 4–4.5 см/год по данным А.Я. Орлова. То есть, условия роста наших моделей соответствуют лучшим условиям для пихты и несколько хуже средних для ели. Относительно слабый рост подроста ели может объясняться тем, что А.Я. Орлов, по-видимому, выбирал модельные экземпляры подроста в бассейне р. Лабы. Он указывает, что здесь, в центре своего ареала, ель и пихта образуют лучшие древостои. На запад и, особенно, на восток от р. Лабы (где и расположен Тебердинский заповедник) средние высоты, запасы и другие качественные показатели древостоев снижаются. Причиной различий показателей роста может быть также несоответствие сукцессионной стадии.

По данным Т.М. Джапаридзе (Dzharidze, 1971), сравнивавшего развитие подроста пихты и ели (высотой до 5 м) в Грузии в разных световых условиях, радиальные приросты ели в окне составляли 2 мм/год на у.г., под пологом леса средней полноты 1 мм/год, в высокополнотном лесу 0.16 мм/год (у пихты – 1.8, 0.8 и 0.14 мм/год соответственно). Первые два значения очень близки к полученным нами в Тебердинском заповеднике.

Описанием начального этапа возобновления кавказских ельников в короедных очагах прошлого мы обязаны П.А. Метревели (Metreveli, 1955). Он сообщает, что усыхание ели в еловых и елово-пихтовых лесах Грузии произошло в 1938–1940 гг. в результате вспышки численности короёда-стенографа (*Ips sexdentatus* (Вöегн.) в сухое и жаркое лето 1938 года. Погибшие ельники, в основном овсяницево-папоротниковые, располагались на высоте 1300–2000 м над у.м. на склонах крутизной в среднем 20°, в основном южной

экспозиции. От елового древостоя остались маленькие группы живых елей; пихта сохранилась.

Через 10 лет из травостоя исчезла кислица, а разрослись овсяница и вейник. Основную площадь заняли ежевика, малина, валерьяна, крапива и другие (до 50 видов), не характерные для ельника виды. П.А. Метревели связывает почти полное отсутствие последующего возобновления хвойных как с задернением, так и с сильным нагревом почвы. Всходы найдены только на северном склоне. Предварительный подрост имеет неравномерное групповое размещение. Ярko выражена зависимость численности подроста от сомкнутости исходного древостоя. – При полноте 0.5–0.6 численность подроста составляет 1540–7010 шт./га; 0.9–1.0 – 30–570 шт./га (Metreveli, 1955).

Сравнивая описание П.А. Метревели из Грузии и наши данные по Тебердинскому заповеднику можно отметить как большое сходство, так и значительные отличия. В обоих случаях жара и засуха привели к гибели ели не прямо, а косвенно, благоприятствуя развитию вспышки численности короёда³. Пихта сохранилась, как более устойчивая к короёдам порода. Всходы последующего возобновления ели отсутствуют, в Грузии – из-за высоких температур почвы, в Тебердинском заповеднике, как мы считаем, из-за отсутствия плодоносящих елей. Поселения пионерных пород (береза, сосна), под которыми в дальнейшем поселяется ель, также не наблюдается. Так что основой возобновления темнохвойных пород в обоих районах является предварительный подрост. Численность предварительного подроста (в том числе и благонадежного) в Тебердинском заповеднике меньше. – Более 500 шт./га П.А. Метревели насчитал на 60% пробных площадей, из них на 40% пробных площадей – более 1000 шт./га. В Тебердинском заповеднике, как мы выяснили, соответственно 50% и 25%. Зависимость численности подроста от плотности древостоя не заметна. Решающее значение в обеспеченности площади подростом имеет его размещение, в обоих районах очень неравномерное.

Через 7 лет после усыхания тебердинских ельников кислица продолжает доминировать в напочвенном покрове. Из перечисленных П.А. Метревели видов, склонных к быстрому разрастанию после открытия полога, сильно разрослась малина, а задернения злаками не намечалось. 10-летние наблюдения в очагах усыхания в национальном парке “Баварский лес” показали,

³ По данным А. Д. Маслова (Maslov, 2010), при годовой сумме температур 1500°С и более у короёда-типографа могут развиваться 2 основных и 2–3 сестринских поколения. По данным метеостанции “Теберда” такие значения годовых сумм температур были в 2012 и 2015 гг.

что, как и на наших пробных площадях, теневыносливые виды сохраняются, и состав травяно-кустарничкового яруса меняется слабо, что связывают с притенением сухостоем (Fischer et al., 2015). По исследованиям, проведенным в очагах усыхания ели европейской в национальном парке “Шумава”, смена состава травяного яруса в пользу светолюбивых видов и задернение, препятствующие естественному возобновлению ели, происходят там только на участках с проведенными санитарными рубками сухостоя. В нетронутых рубкой очагах усыхания ельник восстанавливается без пионерных стадий сукцессии. Авторы пришли к выводу, что вырубка сухостоя отрицательно сказывается на видовом составе еловых лесов, задерживает лесовосстановление и не должна разрешаться в национальных парках (Jonášová, Prach, 2008).

Доминирования рябины, как, например, в Московской области (Ермаков, Маслов, 2012) или на Урале (Alesenkov, 1997) на наших пробных площадях также не наблюдается. Лишь на двух пробных площадях проективное покрытие рябины составляет 8–10%, а на остальных оно не превышает 2%. В перспективе, с появлением плодоносящих елей, выросших из современного крупного подростка, условия для восстановления ельника в Тебердинском заповеднике могут оказаться даже лучше, чем в Грузии. Там усохшие ельники расположены на южных и более пологих склонах, с более развитой и плодородной почвой (овсяницево-ельники наиболее производительные). Ель, как известно, успешнее возобновляется на бедных почвах, где конкуренция с другими видами меньше. Этому условию больше соответствует Тебердинский заповедник, и на северных склонах меньше опасность гибели всходов от перегрева.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматривая ситуацию с деградацией лесов в Тебердинском заповеднике в свете климатических изменений, можно констатировать, что массовое усыхание ели восточной началось здесь после жаркого лета 2012 года и усилилось после 2015 г. Хотя эти годы по температуре и влажности не были экстремальными для ели и пихты, но они были наиболее благоприятными для размножения и выживания нескольких поколений короedов (Pukinskaya et al., 2019).

Через 7 лет после начала массового усыхания ели в Тебердинском заповеднике благонадежным подростом темнохвойных пород обеспечено не более 1/5 площади участков усыхания. Разрастания травяного покрова в очагах усыхания и тенденции к задернению почвы, которое препят-

ствовало бы естественному возобновлению древесных пород, пока не наблюдается. В ближайшие годы возобновление темнохвойных пород будет пополняться только за счет пихты, так как плодоносящих елей практически не осталось. В дальнейшем, при условии сохранения от пожара, часть крупного подростка ели может перейти в генеративное состояние и стать источником елового возобновления, а выпавший сухостой — пригодным для его поселения субстратом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотрудникам лаборатории Общей геоботаники БИН РАН Н.С. Ликсаковой, Д.С. Кессель и К.В. Шукиной за помощь при сборе материала и определении растений. Благодарю также сотрудников Тебердинского заповедника за содействие в проведении исследования.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abaturov et al.] Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Орлов А.Я., Письмеров А.В. 1988. Типы леса. — В кн.: Коренные темнохвойные леса южной тайги. М. С. 48–129.
- [Alesenkov] Алесенков Ю.М. 1997. К характеристике начального этапа посткатастрофической сукцессии горных темнохвойных лесов Висимского заповедника. — В сб.: Исследования лесов Урала. Мат. науч. чтения, посвящ. памяти Б.П. Колесникова. Екатеринбург. С. 26–27.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- [Cherpakov] Черпаков В.В. 2011. Бактериозы лесных пород: диагностика, специфичность патологических процессов. — Матер. Всерос. конф. с междунар. участием и V ежегодных чтений памяти О.А. Катаева “Болезни и вредители в лесах России: век XXI”. Красноярск. С. 96–98.
- [Derev'ya i kustarniki] Деревья и кустарники СССР. Т. 1. Голосеменные. 1949. М. — Л. 464 с.
- [Dzhaparidze] Джапаридзе Т.М. 1971. Рост и развитие подростка ели и пихты при разных режимах освещения. — В кн.: Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках Северо-Запада европейской части СССР. Архангельск. С. 283–285.
- [Ermakov, Maslov] Ермаков А.Л., Маслов А.А. 2012. Породный состав естественного возобновления в очагах усыхания ели от короeда-типографа в Московской области. — Изв. Самарского научного центра РАН. 14 (1 (5)): 1236–1238.
- [Fedorov] Федоров Н.И. 2000. Основные факторы региональных массовых усыханий ели в лесах Восточной Европы. Грибные сообщества лесных

- экосистем. — Матер. координац. исслед. М. — Петрозаводск. С. 252—291.
- Fischer A., Fischer H.S., Kopecký M., Macek M., Wild J. 2015. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests. — *Canadian Journal of Forest Research*. 45 (9): 1164—1171.
- [Flora USSR spore plants] Флора споровых растений СССР (под ред. В.П. Савич). 1952—1954. Т. 1—3. М.—Л.
- Heurich M. 2009. Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. — *Silva Gabreta*. 15 (1): 49—66.
- [Izvekov] Извеков А.А. 1962. Естественное возобновление ели в основных типах еловых лесов подзоны средней тайги. — *Труды института леса и древесины*. LIII: 25—62.
- Jonášová M., Prach K. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. — *Biol. Conserv.* 141 (6): 1525—1535.
- Larsen J.B. 1986. Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klazung des Hintergrundes dieser ratselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). — *Forstw. Cbl.* Bd. 105: 381—396. Цит. по: Манько, Gladkova, 2001a.
- [Malakhova, Krylov] Малахова Е.Г., Крылов А.М. 2012. Усыхание ельников в Клинском лесничестве Московской области. — *Изв. Самарского науч. центра РАН*. 14 (18): 1975—1978.
- [Malakhova, Lyamtsev] Малахова Е.Г., Лямцев Н.И. 2014. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмоскovie в 2010—2012 годах. — *Изв. СПб ЛТА*. 207: 193—201.
- [Man'ko, Gladkova] Манько Ю.И., Gladkova Г.А. 2001a. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов. Владивосток. 228 с.
- [Man'ko, Gladkova] Манько Ю.И., Gladkova Г.А. 2001b. Основные итоги изучения усыхания пихтово-еловых лесов на российском Дальнем Востоке. — Региональные основы организации и ведения лесного хозяйства. Хабаровск. 35: 137—166.
- [Man'ko et al.] Манько Ю.А., Gladkova Г.А., Бутовец Г.Н. 2009. Динамика усыхания пихто-еловых лесов в бассейне р. Единка (Приморский край). — *Лесоведение*. 1: 3—10.
- [Maslov] Маслов А.Д. 2010. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. Пушкино. 135 с.
- [Melekhov] Мелехов И.С. 1980. Лесоведение. М. 406 с.
- [Metodicheskie...] Методические рекомендации по проведению государственной инвентаризации лесов. Утверждены приказом РосЛесхоза от 10.11.2011. С. 119—120.
<http://www.forestforum.ru/info/gil.pdf>
- [Metreveli] Метревели П.А. 1955. Естественное возобновление ельников, высохших от короэда-стенографа (*Ips sexdentatus* Voern.) в лесничестве Цителминдори Маяковского лесхоза. — *Труды Института леса*. Тбилиси. V: 116—121.
- [Nevolin et al.] Неволин О.А., Грицынин А.Н., Торхов С.В. 2005. О распаде и гибели высоковозрастных ельников в Березниковском лесхозе Архангельской области. — *Лесной журнал*. 6: 7—22.
- [Orlov] Орлов А.Я. 1951. Темнохвойные леса Северного Кавказа. М. 256 с.
- [Plokhinskii] Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. 2-е изд. М. 368 с.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2011. Выживаемость ели в первые годы жизни в Центрально-Лесном заповеднике. — *Материалы Всероссийской конф. "Развитие геоботаники: история и современность"*. СПб. С. 98—99.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2016. Очаговое усыхание ели в южнотаежных ельниках. — *Бот. журн.* 101 (6): 650—671.
- [Pukinskaya et al.] Пукинская М.Ю., Кессель Д.С., Щукина К.В. 2019. Усыхание пихто-ельников Тебердинского заповедника. — *Бот. журн.* 104 (3): 3—28.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2020. Смена пород в неморальных ельниках Центрально-Лесного заповедника. — *Поволжский экологический журнал*. 4: 459—476.
- Rehfuess K.E. 1991. Review of forest decline research activities and results in the Federal Republic of Germany. — *Journal of Environmental Science and Health*. 26 (3): 415—445.
- Romashkin I., Neuvonen S., Tikkanen O.-P. 2020. Northward shift in temperature sum isoclines may favour *Ips typographus* outbreaks in European Russia. — *Agricultural and Forest Entomology*. 22 (3): 238—249.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Sinskaya] Синская Е.Н. 1933. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. — *Бот. журн.* 18 (5): 370—406.
- [Skvortsova et al.] Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. 1983. Экологическая роль ветровалов. М. 190 с.
- [Timofeev] Тимофеев В.П. 1936. Возобновление ели в елово-широколиственных лесах. — *Советская ботаника*. 5: 110—115.
- [Tumadzhyanov] Тумаджанов И.И. 1947. Лесная растительность долины Теберды в свете послеледниковой истории развития фитоценозов. — *Труды Тбил. бот. ин-та*. 11: 3—106.
- [Vlasenko] Власенко В.И. 2005. Усыхающие ельники среднего Сихотэ-Алиня. — *Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока*. Владивосток. С. 129—135.
- [Voronoval] Воронова В.С. 1959. Естественное возобновление под пологом еловых лесов. — *Труды Карельского филиала АН СССР*. XVI: 30—37.
- [Vostochnoyevropeiskiy...] Восточноевропейские леса. 2004. 1: 575 с.
- Wright J.W. 1955. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. — *Forest Sci.* 1: 319—349.

REGENERATION OF DARK CONIFEROUS SPECIES IN THE GROUPS OF *PICEA ORIENTALIS* (PINACEAE) DRYING IN THE TEBERDA NATURE RESERVE (WESTERN CAUCASUS)

M. Yu. Pukinskaya

Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: pukinskaya@gmail.com

The paper presents the results of a survey of the groups of Eastern spruce (*Picea orientalis* (L.) Link) decline in the Teberda State Natural Biosphere Reserve, Western Caucasus. Mass drying of spruce from European spruce bark beetle (*Ips typographus*) was noted both in monodominant spruce forests and in mixed stands with *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach and *Fagus orientalis* Lipsky. Dark coniferous species currently predominate among the regrowth in the sites of spruce drying, and the participation of deciduous trees is minor. Broadleaved species are present in the second layer in a half of the sample plots in small numbers, and do not have a noticeable effect on the number of coniferous regeneration. The fir regeneration is more uniform and stable as compared to the spruce. In the most of the sample plots the number of fir regrowth naturally decreases with maturing, while spruce has “bursts” of regeneration. The height and radial growth of the fir and spruce regrowth as well as their density and distribution over the area are discussed. It is shown that in 7 years after the beginning of the mass spruce drying in the Teberdinsky Nature Reserve, no more than 1/5 of the area of the drying groups is provided with a reliable regrowth of dark coniferous species. In the coming years, the regeneration of dark coniferous species will be replenished only by fir, since there are scarcely any generative spruce trees remain. In the future, provided being preserved from fire, part of the large spruce regrowth can become a source of spruce renewal, and the fallen dead wood can become a suitable substrate for young trees.

Keywords: *Picea orientalis*, decline of spruce, spruce drying, spruce regrowth, Teberda Nature Reserve

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to express my gratitude to the staff of the General Geobotany Laboratory of the Komarov Botanical Institute N.S. Liksakova, D.S. Kessel and K.V. Shchukina for their help with collecting material and identifying plants. I also thank the staff of the Teberda Nature Reserve for their assistance in conducting the research.

The work was carried out within the planned theme of the 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

- Abaturon Yu.D., Zvorykina K.V., Orlov A.Ya., Pis'merov A.V. 1988. Tipy lesa [Forest types]. — Korennyye temnokhvoynyye lesa yuzhnoy taygi. Moscow. P. 48–129 (In Russ.).
- Alesnikov Yu.M. 1997. K kharakteristike nachal'nogo etapa postkatastroficheskoy suksessii gornyykh temnokhvoynyykh lesov Visimskogo zapovednika [On the characteristics of the initial stage of the post-catastrophic succession of mountain dark coniferous forests of the Visim reserve]. — Issledovaniya lesov Urala. Mat. nauch. chteniya, posvyashch. pamyati B.P. Kolesnikova. Yekaterinburg. P. 26–27 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum. St. Petersburg. 992 p. (In Russ. and Latin.).
- Cherpakov V.V. 2011. Bakteriozy lesnykh porod: diagnostika, spetsifichnost patologicheskikh protsessov [Bacterioses of forest species: diagnosis, specificity of pathological processes]. — Materialy Vsepossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem i V ezhegodnykh chteniy pamyati O.A. Kataeva “Bolezni i vrediteli v lesakh Rossii: vek XXI”. Krasnoyarsk. P. 96–98 (In Russ.).
- Derev'ya i kustarniki SSSR [Trees and shrubs of the USSR]. 1949. Vol. 1. Golosemennyye. Moscow — Leningrad. 464 p. (In Russ.).
- Dzhaparidze T.M. 1971. Rost i razvitiye podrosta yeli i pikhty pri raznykh rezhimakh osveshcheniya [Growth and development of fir undergrowth under different lighting conditions]. — Sostoyaniye vozobnovleniya i puti formirovaniya molodnyakov na kontsentrirovannykh vyrubkakh Severo-Zapada Yevropeiskoi chasti SSSR. Arkhangel'sk. P. 283–285 (In Russ.).
- Ermakov F.L., Maslov A.A. 2012. Porodnyy sostav yestestvennogo vozobnovleniya v ochagakh usykhaniya yeli ot koroyeda-tipografa v Moskovskoy oblasti [Species composition of natural regeneration in the centers of spruce drying from the bark beetle-typographer in the Moscow region]. — Izv. Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. 14 (1 (5)): 1236–1238 (In Russ.).
- Fedorov N.I. 2000. Osnovnyye faktory regional'nykh massovykh usykhaniy yeli v lesakh Vostochnoy Yevropy [The main factors of regional mass drying of spruce in the forests of Eastern Europe]. — Gribnyye soobshchestva lesnykh ekosistem. Mater. koordinats. issled. Moscow—Petrozavodsk. P. 252–291 (In Russ.).
- Fischer A., Fischer H.S., Kopecký M., Macek M., Wild J. 2015. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests. — Canadian Journal of Forest Research. 45 (9): 1164–1171.
- Flora USSR spore plants (ed. V.P. Savich) [Flora of spore plants of the USSR (edited by V.P. Savich)]. 1952–1954. Vol. 1–3. Moscow—Leningrad. (In Russ.).
- Heurich M. 2009. Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine

- Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. — *Silva Gabreta*. 15 (1): 49–66.
- Izvekov A.A. 1962. Yestestvennoye vozobnovleniye yeli v osnovnykh tipakh yelovykh lesov podzony sredney taygi [Natural renewal of spruce in the main types of spruce forests of the Middle taiga subzone]. — *Trudy instituta lesa i drevesiny*. LIII: 25–62.
- Jonášová M., Prach K. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. — *Biol. Conserv.* 141 (6): 1525–1535.
- Larsen J.B. 1986. Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klazung des Hintergrundes dieser ratselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). — *Forstw. Cbl.* Bd. 105: 381–396. Tsit. po: Man'ko Yu.I., Gladkova G.A. 2001a.
- Malakhova E.G., Krylov A.M. 2012. Usykhaniye yel'nikov v Klinskom lesnichestve Moskovskoy oblasti [Drying of spruce forests in Klin forestry of Moscow region]. — *Izvestiya Samara scientific center of RAS*. 14 (18): 1975–1978 (In Russ.).
- Malakhova E.G., Lyamtsev N.I. 2014. Rasprostraneniye i struktura ochagov usykhaniya yelovykh lesov Podmoskov'ya v 2010–2012 godakh [Extent and structure of Moscow region spruce forest dieback in 2010–2012]. — *Izvestiya SPbLTA*. 207: 193–201 (In Russ.).
- Man'ko Yu.I., Gladkova G.A. 2001a. Usykhaniye yeli v sverte global'nogo ukhudsheniya temnokhvoynykh lesov [Spruce drying in light of global degradation of dark coniferous forests]. *Vladivostok*. 228 p. (In Russ.).
- Man'ko Yu.I., Gladkova G.A. 2001b. Osnovnyye itogi izucheniya usykhaniya pikhtovo-yelovykh lesov na rossiiskom Dal'nem Vostoke [The main results of the study of the drying out of fir-spruce forests in the Russian Far East]. — *Regional'nyye osnovy organizatsii i vedeniya lesnogo khozyaistva. Sbornik trudov. Khabarovsk*. 35: 137–166 (In Russ.).
- Man'ko Yu.I., Gladkova G.A., Butovets G.N. 2009. Dinamika usykhaniya pikhto-yelovykh lesov v bassejne r. YEdinka (Primorskiy kray) [The dynamics of the drying out of fir-spruce forests in the basin of the river. Edinka (Primorsky Territory)]. — *Lesovedeniye*. 1: 3–10 (In Russ.).
- Maslov A.D. 2010. Koroed-tipograf i usykhaniye yelovykh lesov [The bark beetle and drying of spruce forests]. *Puschkino*. 135 p. (In Russ.).
- Melekhov I.S. 1980. *Lesovedeniye* [Forest Science]. Moscow. 406 p. (In Russ.).
- Metodicheskie rekomendatsii po provedeniyu gosudarstvennoy inventarizatsii lesov. Utverzhdeny prikazom RosLeskhoza ot 10.11.2011 [Methodological recommendations for the state forest inventory. Approved by the order of RosLeskhos dated 11/10/2011]. P. 119–120 (In Russ.).
<http://www.forestforum.ru/info/gil.pdf>
- Metreveli P.A. 1955. Yestestvennoye vozobnovleniye yel'nikov, vysokhshikh ot koroyeda-stenografa (*Ips sexdentatus* Boern.) v lesnichestve Tsitelmindori Mayakovskogo leskhoza [Natural regeneration of spruce forests, dried up from the bark beetle-stenographer (*Ips sexdentatus* Boern.) In the Tsitelmindori forestry of the Mayakovsky forestry enterprise]. — *Trudy Instituta lesa. Tbilisi*. V: 116–121 (In Russ.).
- Nevolin O.A., Gritsynin A.N., Torkhov S.V. 2005. O raspade i gibeli vysokovozrastnykh yel'nikov v Bereznikovskom leskhoze Arkhangel'skoy oblasti [On decay and downfall of over-mature spruce forests in Beresnik forestry unit of Arkhangelsk region]. — *Lesnoy zhurnal*. 6: 7–22 (In Russ.).
- Orlov A.Ya. 1951. *Temnokhvoynye lesa Severnogo Kavkaza* [Dark coniferous forests of the North Caucasus]. Moscow. 256 p. (In Russ.).
- Plokhinskii N.A. 1970. *Biometriia* [Biometrics]. 2 ed. Moscow. 368 p. (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2011. Vyzhivayemost' yeli v pervyye gody zhizni v Tsentral'no-Lesnom zapovednike [The survival rate of spruce in the first years of life in the Central Forest Reserve]. — *Materialy Vserossiyskoy konferentsii "Razvitiye geobotaniki: istoriya i sovremennost'"*. Sankt-Peterburg. P. 98–99 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2016. The group spruce decline in forests of south taiga. — *Bot. Zhurn.* 101 (6): 650–671 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu., Kessel D.S., Shchukina K.V. 2019. Drying of dark-coniferous forests of the north caucasus on the example of the fir-spruce forests of the teberdinsky reserve. — *Bot. Zhurn.* 104(3): 3–28 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2020. Tree change in nemoral spruce forests of Central Forest Reserve. — *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 4: 459–476 (In Russ.).
- Rehfuess K.E. 1991. Review of forest decline research activities and results in the Federal Republic of Germany. — *Journal of Environmental Science and Health*. 26(3): 415–445.
- Romashkin I., Neuvonen S., Tikkanen O.-P. 2020. Northward shift in temperature sum isoclines may favour *Ips typographus* outbreaks in European Russia. — *Agricultural and Forest Entomology*. 22 (3): 238–249.
- Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Sinskaya Ye.N. 1933. Osnovnyye cherty evolyutsii lesnoy rastitel'nosti Kavkaza v svyazi s istoriyey vidov [The main features of the evolution of forest vegetation in the Caucasus in connection with the history of species]. — *Bot. Zhurn.* 18 (5): 370–406 (In Russ.).
- Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F. 1983. *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* [The ecological role of windblows]. Moscow. 190 p. (In Russ.).
- Timofeev V.P. 1936. Vozobnovleniye yeli v yelovo-shirokolistvennykh lesakh [Renewal of spruce in spruce-deciduous forests]. — *Sovetskaya botanika*. 5: 110–115 (In Russ.).
- Tumadzhyanov I.I. 1947. *Lesnaya rastitel'nost' doliny Teberdy v svete poslednikovoy istorii razvitiya fitolandschaftov* [Forest vegetation of the Teberda Valley in the light of the post-glacial history of phytolandscapes]. — *Trudy Tbil. Bot. In-ta*. 11: 3–106 (In Russ.).
- Vlasenko V.I. 2005. Usykhayushchiye yel'niki srednego Sikhote-Alinya [Drying up spruce forests of middle Sikhote-Alin]. — *Ritmy i katastrofy v rastitel'nom pokrove Dal'nego Vostoka. Vladivostok*. P. 129–135 (In Russ.).
- Voronova V.S. 1959. Yestestvennoye vozobnovleniye pod pologom yelovykh lesov [Natural renewal under the canopy of spruce forests]. — *Trudy Karel'skogo filiala AN SSSR*. XVI: 30–37 (In Russ.).
- Vostochnoyevropeiskiy lesa [Eastern European forests]. 2004. 1: 575 (In Russ.).
- Wright J.W. 1955. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. — *Forest Sci.* 1: 319–349.