

Оригинальная статья

УДК 581.426.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

## РЕКОНСТРУКЦИЯ ДИНАМИКИ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ МАССОВОГО УСЫХАНИЯ

М. Ю. Пукинская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2

Поступила в редакцию 16.12.2021 г., после доработки 16.05.2022 г., принята 27.05.2022 г.

**Аннотация.** Проведено исследование массового усыхания ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link) в Тебердинском заповеднике (Северный Кавказ). Основной причиной усыхания явилась вспышка численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.), массовое размножение которого произошло в жаркие сезоны 2012 и 2015 гг. Имеющийся подрост при этом не пострадал. К 2019 г., спустя 7 лет после начала массового усыхания ели, большинство очагов усыхания затухли, отмечены единичные действующие короедные очаги. Живых елей верхних ярусов почти не осталось. В небольшом количестве они сохранились в Домбайском лесничестве в смешанных древостоях из ели, пихты и бука. Как показало исследование, древостои двух из четырех лесничеств заповедника возникли на безлесном пространстве (250 и 350 лет назад). В дальнейшем три из четырех претерпели по одному сильному, но локальному нарушению в течение своего существования. Реконструкция истории темнохвойных древостоев обследованных лесничеств показывает высокую способность к естественному самовосстановлению тебердинских пихто-ельников после крупных нарушений. В ближайшей перспективе (после вывала сухостоя, который уже происходит) пробные площади будут представлять собой редкостойный пихтарник или пихтарник с буком, а большинство пробных площадей станут рединами с отдельными пихтами. Современное массовое усыхание ели восточной в результате короедной эпифитотии имеет значительно большие масштабы нарушений как по площади, так и по степени разрушения древостоя. Этим оно принципиально отличается от нарушений прошлого. В такой ситуации особенно негативно будет сказываться нехватка семян. Поэтому сохранение предварительного хвойного подроста особенно актуально.

**Ключевые слова:** *Picea orientalis*, динамика еловых лесов, усыхание еловых лесов, *Ips typographus*, Тебердинский заповедник

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме «Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации» (№ 121032500047-1).

**Для цитирования.** Пукинская М. Ю. Реконструкция динамики темнохвойных лесов Тебердинского заповедника и перспективы их естественного восстановления после массового усыхания // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 431 – 451. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Пукинская Мария Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, [pukinskaya@gmail.com](mailto:pukinskaya@gmail.com).

## ВВЕДЕНИЕ

Гибель темнохвойных лесов в результате массового усыхания в XXI в. носит глобальный характер. Усыхания, вызванные потеплением климата и усилением активности короедов, зафиксированы в лесах Евразии и Северной Америки (Mezeia et al., 2017; Andrei, Ifrim, 2021). В России наиболее известны массовые усыхания ели аянской (*Picea ajanensis* Fisch.) в горах Сихотэ-Алиня (Куренцов, 1950; Розенберг, 1961; Манько, Гладкова, 2001; Власенко, 2005), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в бассейне Северной Двины (Кузнецов, 1912; Неволин и др., 2005) и ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) на европейской части РФ (Федоров, 2000; Малахова, Лямцев, 2014; Пукинская, 2016). Мониторинговые исследования этих лесов не прекращаются. Несмотря на важность сохранения ельников в горах Кавказа, специальных работ по изучению их состояния до последнего времени не проводилось, хотя усыхание здесь приняло массовый характер. Причины усыхания ели не всегда могут быть определены однозначно. По подсчетам Ю. И. Манько и Г. А. Гладковой (1995), существует более 170 гипотез, объясняющих усыхание лесов. Непосредственными причинами усыхания ельников чаще всего являются вспышки численности энтомовредителей и грибные болезни, обычно на фоне жарких и сухих летних сезонов. При продолжающемся потеплении климата ситуация с усыханием темнохвойных лесов будет усугубляться, поэтому изучение процесса усыхания ели и лесовосстановления после него крайне актуально.

Цель данной статьи – оценить возможности естественного восстановления темнохвойного леса в Тебердинском заповеднике на месте усохших массивов, опираясь на историю формирования и динамику роста усохших древостоев, а также на численность и состояние возобновления лесообразующих пород. В задачи исследования входило: выяснить породный и возрастной состав исходного древостоя в очагах усыхания ели; проанализировать ход роста деревьев разного возраста по кернам; воссоздать историю древостоя; сравнить соотношение лесообразующих пород в прошлом и настоящем.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория Тебердинского заповедника, основанного в 1936 г., относится к северо-кавказской ландшафтной провинции (Милюков, Гвоздецкий, 1969). По геоботаническому районированию район Теберды включают также в состав Северо-Кавказского округа Причерноморской провинции (Курнаев, 1973) или в Кавказский район Западноевропейской провинции (Разумовский, 2011). Река Теберда (приток реки Кубань в ее верхнем течении) берет начало на Главном Кавказском хребте. Долина р. Теберды с юга, востока и запада окружена высокими горами, уменьшающими увлажняющее влияние Черного моря, а на севере открыта в сторону степей Предкавказья. По влажности климата долина р. Теберды занимает промежуточное положение между увлажненными северо-западными и засушливыми юго-восточными районами Кавказа. Преобладают бурые лесные почвы. Спецификой района Теберды является отсутствие пояса буковых лесов (Тумаджанов, 1947). Бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky) встречается здесь в основном в

виде примеси в смешанных пихто-еловых лесах. Бассейн р. Теберды – последний к востоку район распространения массивов пихтовых и еловых лесов на Кавказе (Орлов, 1949).

В 2017 – 2019 гг. нами были обследованы темнохвойные леса четырех лесничеств Тебердинского заповедника в связи с усыханием в них ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link). В обследованном районе темнохвойные леса покрывают склоны северной, западной и восточной экспозиций на высотах 1400 – 1800 м н.у.м.

На обследованных нами участках Тебердинского заповедника до массового усыхания древостой состояли из ели восточной и пихты Нордмана (*Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach). Усыхание началось в 2012 году. К 2017 г. в Гоначхирском лесничестве было отмечено сплошное усыхание ели площадью более 100 га, в трех других лесничествах площадь очагов не превышала 0.1 – 0.3 га или ель усыхала диффузно. Усыхание затронуло только ель. Основной причиной усыхания явилась вспышка численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.), массовое размножение которого произошло в наиболее жаркие сезоны 2012 и 2015 гг. Предпосылками усыхания были различные снижающие резистентность деревьев факторы: травмы стволов, стволовые гнили, большой возраст ели и др. (Пукинская и др., 2019). К 2019 г. усыхание ели на всех обследованных участках стало сплошным, захватив и разновозрастные древостои. Имеющийся подрост при этом не пострадал.

Материал был собран в Тебердинском заповеднике (с 2021 г. – Тебердинский национальный парк). Первоначально пробные площади (ПП) размером по 400 м<sup>2</sup> были заложены в 2017 г. в Гоначхирском (7 ПП), Джамагатском (4 ПП), Домбайском (3 ПП) и Тебердинском (4 ПП) лесничествах заповедника. В 2019 г. они были обследованы повторно, и заложено еще 2 ПП. На пробных площадях отмечены координаты, выполнено описание травяно-кустарничкового яруса, краткое описание мохового покрова, бурение сухих и живых деревьев ели восточной и пихты Нордмана верхнего яруса. Модельные ели и пихты для бурения отбирались пропорционально участию деревьев разных возрастных групп в древостое. Для этого использовалась методика приблизительного определения возраста по коре, разработанная Л. В. Хаустовым для *Picea abies* (L.) Н. Karst. (Хаустов, 1955), адаптированная нами для *Picea orientalis* (L.) Link. Сухостой ели от пихты отличали по наличию (у ели) и отсутствию (у пихты) листовых подушечек (кора у старовозрастных ели восточной и пихты Нордмана сходна). В качестве дополнительного отличительного признака пихты использовали наличие пучка «волчков» у ствола на местах сломов толстых ветвей, обычно в нижней части кроны. На пробных площадях проведена оценка численности, состава и жизненности возобновления лесообразующих пород. Численность возобновления на пробной площади определялась как среднее по 5 – 7 учетным площадкам по 25 м<sup>2</sup>. Экземпляры древесных пород от 0.3 до 15 м высотой относили к подросту, более мелкие – к всходам.

Для выяснения начальных приростов ели и пихты в Тебердинском заповеднике в разных условиях нами было промерено 59 экземпляров благонадежного хвойного подроста (Методические рекомендации..., 2011). У живых особей елового и пихтового подроста произведены промеры штангенциркулем диаметра главной

оси на уровне пня (у.п., на высоте 30 см) и уровне груди (у.г., на высоте 130 см). Средние радиальные приросты вычислялись как частное от деления разницы радиусов на у.п. и у.г. на число годовичных приростов главной оси (между у.п. и у.г.), подсчитанное по мутовкам и рубцам от почечных чешуй. У погибших особей хвойного подроста радиальные приросты измерялись по спилам на у.п. и у.г. У крупного подроста, как и у взрослых деревьев, подсчитывались средние радиальные приросты за 10 лет (чтобы нивелировать погодичную изменчивость). Подробно данные по развитию подроста ели восточной в Тебердинском заповеднике опубликованы нами ранее (Пукинская, 2021).

Следует отметить, что большие начальные приросты являются свидетельством отсутствия полога в начале жизни, однако небольшие приросты не являются показателем обратного. Они могут быть вызваны, например, загущенностью самосева или неразвитостью почвенного слоя. При выяснении происхождения древостоя только использование совокупности признаков дает убедительные результаты.

Сравнивая ход роста елей, мы берем за основу прирост по радиусу, поскольку имеем дело с деревьями разной толщины (в том числе молодыми и старыми елями), а прирост по площади годовичного кольца, хотя и эффективнее выявляет текущие изменения приростов, но опирается на накопленный диаметр. Всего взято 115 кернов модельных деревьев на у.г. и 57 кернов на у.п. Подсчет годовичных колец и измерение радиальных приростов елей по кернам проводились при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм).

Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (Черепанов, 1995) и по информационному ресурсу ThePlantList.org. Расширение пятен усыхания оценивалось по историческим космическим снимкам Google, а также по изменению на пробных площадях в период с 2017 по 2019 гг. Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической ( $m$ ), коэффициента корреляции ( $r$ ), ошибки коэффициента корреляции ( $m_r$ ). Корреляция считалась достоверной, при  $r^2 > m_r$ . Проверку на нормальность распределения выборок проводили с помощью  $W$ -теста Шапиро – Уилка. При выявлении нормального распределения у сравниваемых выборок использовали  $t$ -критерий Стьюдента, при выявлении отклонения от нормального распределения использовали непараметрические методы – критерий Уилкоксона – Манна – Уитни и критерий Колмогорова – Смирнова, с достоверностью различий на 5% уровне значимости. Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp., USA) и при помощи пакета статистических программ Statistica 8.0 (Statsoft Inc., USA).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современный напочвенный покров и состав древостоя свидетельствуют, что на пробных площадях были представлены пихто-ельники папоротниково-зеленомошно-кисличные. По состоянию на 2017 – 2019 гг. основными константными видами травяно-кустарничкового яруса являлись *Oxalis acetosella* L. (встречаемость 1.0, проективное покрытие 0.5 – 70%), *Galium odoratum* (L.) Scop. (0.7 и 0.5 – 20% соответственно), *Geranium robertianum* L. (0.7, 0.5 – 10%), *Gymnocarpium dryopteris* (L.)

Newm. (0.7, 1.0 – 20%). Из мхов наиболее распространен *Hylocomium splendens* (Hedw.) BSG (встречаемость 0.7, проективное покрытие 1 – 35%). Общее проективное покрытие подлесочных пород на пробных площадях было не более 15%.

**Породный состав исходного древостоя в очагах усыхания ели.** Густота исходного темнохвойного древостоя пробных площадей составляла в среднем 1275 шт. / га. До усыхания по составу лесообразующих пород древостои были представлены от чистых ельников до смешанных древостоев с преобладанием пихты (табл. 1).

На окружающих пробные площади участках в небольшом количестве встречались примесные породы. В Гоначхирском лесничестве – сосна Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch) и береза Литвинова (*Betula litwinowii* Doluch.), в Джамагатском – осина (*Populus tremula* L.) и бук восточный, в Домбайском и Тебердинском – бук восточный. Их участие в древостое составляло единичную примесь. Обычно показателем произошедших нарушений прошлого является примесь пионерных пород (сосна, осина, береза), численность которых снижается по мере удаления от времени нарушения. Поскольку на Кавказе ель сама нередко является пионерной породой (Соснин, 1949; Орлов, 1951), то судить о прошедших нарушениях по породному составу сложно.

По данным А. Я. Орлова (1949), кавказские ельники приурочены к крутым склонам троговых долин, где они могут быть первой древесной стадией зарастания каменистых склонов, а также к каменистым отложениям в поймах рек, где они сменяют ольху или сосну, и потом уступают место пихте (по мере развития почвенного слоя). Поэтому основным фактором, определяющим естественное соотношение пихты и ели, А. Я. Орлов считал почвенно-грунтовые условия, а не климат. Кроме того, отличительной особенностью ели восточной является ее способность возобновляться в отсутствие полога, благодаря чему, например, она может образовывать однопородные древостои на горях (пихта Нордмана в этих условиях обжигается солнцем и не выживает).

На крутых склонах Гоначхира были представлены ельники с очень малой примесью пихты или чистые ельники (ПП 3-17-19 и ПП 4-17), и только у подножия склона на развитой почве она участвовала в древостое в соотношении 2Е:1П (ПП 1-17). В Джамагатском лесничестве на пологих склонах пихта принимала значительное участие в древостое, с соотношением пород 3.5-6Е:1П (ПП 7-9-17), а на участке крутого склона, но с хорошо развитой почвой, пихта даже превосходила ель по числу стволов (0.7Е:1П, 6-17). В Тебердинском лесничестве на надпойменной террасе с толстым почвенным слоем участие пихты в древостое тоже велико (1.5Е:1П). Таким образом, соотношение ели и пихты в исходных древостоях обследованных лесничеств в основном подтверждает отмеченные А. Я. Орловым (1949) закономерности распределения ели и пихты на Кавказе.

Нарушают эти закономерности древостои Домбайского лесничества. Здесь, на крутых склонах с небольшой глубиной почвенного слоя, соотношение пород доходило до 3Е:1П. Значительное участие здесь пихты возможно определяется тем, что это наиболее старый древостой, в котором ель уже начала сменяться пихтой. По литературным данным (Орлов, 1951; Разумовский, 2011), в ходе экогенетической сукцессии на Кавказе ельник сменяется пихтарником.

**Таблица 1.** Состав исходного древостоя и численность естественного возобновления лесообразующих пород на пробных площадях  
**Table 1.** Composition of the primary stand and the number of natural regeneration of forest-forming species on the sample plots

№ ПП / No.	Лесничество / Forestry	Толщина почвы, см / Soil thickness, cm	Ель, шт./га / Spruce, trees / ha			Пихта, шт./га / Fir, trees / ha			Лиственные породы, шт./га / Deciduous, trees / ha		Участие в древосе, % / Participation in the tree stand, %		Участие в подросте, % / Participation in the undergrowth, %		Участие во всходах, % / Participation in the seedlings, %			
			Всходы / Seedlings	Подрост / Undergrowth	Исходная плотность древостоя / Primary number of trees in the stand	Всходы / Seedlings	Подрост / Undergrowth	Исходная плотность древостоя / The primary number of trees in the stand	Всходы / Seedlings	Подрост / Undergrowth	Ель / Spruce	Пихта / Fir	Ель / Spruce	Пихта / Fir	Лиственные породы / Deciduous	Ель / Spruce	Пихта / Fir	Лиственные породы / Deciduous
1-17	Г / G	25-30	228	1940	800	456	342	400	570	80	67	33	82	15	3	18	36	45
3-17-19	Г / G	10-15	н/д	2000	1200	н/д	160	0	н/д	0	100	0	93	7	0	н/д	н/д	н/д
4-17	Г / G	10-15	1760	19040	1000	1040	880	0	0	50	100	0	96	4	0	63	37	0
1-19	Д / D	10	2880	80	800	2480	0	270	0	0	75	25	100	0	0	54	46	0
2-19	Д / D	10	0	50	1100	250	50	700	50	25	61	39	40	40	20	0	83	17
10-17	Д / D	0-30	800	875	200	3000	425	125	50	75	62	38	64	31	5	21	78	1
11-17	Д / D	10	1500	50	600	6000	0	200	0	0	75	25	100	0	0	20	80	0
12-17	Д / D	0-30	75	400	130	25	200	50	0	50	72	28	62	31	7	75	25	0
6-17	Дж / J	30-35	0	800	400	1600	0	600	800	400	40	60	67	0	33	0	67	33
9-17	Дж / J	10-35	267	0	933	3500	133	267	2000	700	78	22	0	17	83	5	61	35
7-17	Дж / J	20-30	0	800	1200	7600	50	200	4850	0	86	14	94	6	0	0	61	39
8-17	Дж / J	15	0	25	2400	425	100	500	175	25	83	17	17	66	17	0	71	29
13-17	Т / T	30-35	1000	100	1500	5000	0	1000	4000	550	60	40	15	0	85	10	50	40
Среднее по всем пробным площадям / Average for all sample plots											74	26	64	17	20	22	58	20

*Примечание.* Г – Гончарихинское, Д – Домбайское, Дж – Джамататское, Т – Тебердинское лесничество.  
*Note.* G – Gonchikhin, D – Domбай, J – Jamatat, T – Teberdinsky forestry

**Возрастная структура исходного древостоя.** Анализ кернов модельных деревьев пробных площадей четырех лесничеств показал, что в первый и второй ярусы древостоя входили ели возрастом от 74 до 350 лет на у.г. (действительный возраст – приблизительно 85 – 360 лет) и пихты от 53 до 245 лет на у.г. Возрастная структура древостоев из ели и пихты обследованных лесничеств очень неоднородна (табл. 2).

**Таблица 2.** Возрастной состав древостоя (лет на у.г.)  
**Table 2.** Age structure of the stand (years at breast height)

Лесничество / Forestry	№ ПП / № sample plots	Ель / Picea	Пихта / Abies
Гоначхирское / Gonachkhirskeye	1-17	3E <sub>100-74</sub>	5П <sub>240-205</sub> 4П <sub>105-70</sub>
	2-17	2E <sub>250-230</sub> 2E <sub>203-190</sub>	1П <sub>65</sub>
	4-17	10E <sub>248-214</sub> 1E <sub>80</sub>	1П <sub>178</sub>
	5-17	1E <sub>238</sub>	–
	Все ПП / All sample plots	13E <sub>250-214</sub> 2E <sub>203-190</sub> 4E <sub>100-74</sub>	5П <sub>240-205</sub> 1П <sub>178</sub> 5П <sub>105-65</sub>
Домбайское / Dombayskoye	1-19	2E <sub>245-235</sub> 3E <sub>156-126</sub>	–
	2-19	2E <sub>154-136</sub>	–
	10-17	1E <sub>350</sub> 2E <sub>277-260</sub>	1П <sub>205+</sub>
	11-17	1E <sub>322</sub> 3E <sub>260-232</sub> 2E <sub>180-168</sub> 1E <sub>123</sub>	
	12-17	1E <sub>320</sub> 1E <sub>210</sub> 2E <sub>180-170</sub> 2E <sub>148-133</sub> 2E <sub>110-100</sub>	1П <sub>245</sub> 1П <sub>70</sub>
	Все ПП / All sample plots	3E <sub>350-320</sub> 1E <sub>277</sub> 5E <sub>260-232</sub> 1E <sub>210</sub> 8E <sub>180-154</sub> 7E <sub>148-111</sub> 2E <sub>110-100</sub>	2П <sub>205-245</sub> 1П <sub>70</sub>
Джамагатское / Jamagatskoye	6-17	3E <sub>238-217</sub> 1E <sub>185</sub> 2E <sub>90-85</sub>	3П <sub>81-53</sub>
	9-17	1E <sub>163</sub> 5E <sub>101-74</sub>	–
	7-17	8E <sub>115-95</sub>	1П <sub>97</sub>
	8-17	3E <sub>100-83</sub>	–
	Все ПП / All sample plots	3E <sub>238-217</sub> 2E <sub>185-163</sub> 17E <sub>115-74</sub>	4П <sub>53-97</sub>
Тебердинское / Teberdinskoye	13-17	2E <sub>220-213</sub> 5E <sub>165-146</sub> 6E <sub>140-106</sub> 1E <sub>91</sub>	1П <sub>149</sub> 1П <sub>108</sub>

*Примечание.* В графе «Ель» и «Пихта» перед буквой породы указано число моделей, после нее в нижнем регистре – возраст по керну.

*Note.* In the column “Picea” and “Abies” the number of models is before the letter of the tree, after it (lowercase) – the age according to the core.

В Гоначхирском лесничестве наиболее многочисленное поколение древостоя составляли ели возрастом 214 – 250 лет на у.г. На это поколение приходится 69% по числу стволов. Следующее по численности поколение – это ели 74 – 100 лет на у.г. (ко времени усыхания ельника оно только начало входить в древостой) составляло 21% по числу стволов. Временной разрыв между основными поколениями ели восточной составил 114 лет, пихты Нордмана – 100 лет. На каждой пробной площади Гоначхирского лесничества присутствовали ели не более чем двух 40-летних поколений. Значительное преобладание старшей возрастной группы в древостое

указывает на то, что старшее поколение ели возникло в результате «взрыва» возобновления после крупного нарушения 250 – 270 лет назад.

На пробных площадях Джамагатского лесничества в верхних ярусах древостоя были представлены ели возрастом от 74 до 238 лет на у.г. На каждой пробной площади присутствовало не более трех 40-летних поколений ели. Основное поколение ели возрастом 74 – 115 лет на у.г. составляло 77% по числу стволов древостоя. При этом возникло оно через 48 лет после предыдущего. Сам по себе такой временной разрыв в возрастном ряду не является показателем произошедшего нарушения, но в сочетании с большим численным превосходством младшего поколения свидетельствует о нарушении 115 – 125-летней давности.

В Тебердинском лесничестве возраст елей верхних ярусов варьировал от 91 до 220 лет на у.г. На ели возрастом 106 – 165 лет приходится 78% стволов древостоя. Временной разрыв между старшей и последующими возрастными группами составил 58 лет. Это указывает на нарушение древостоя около 170 лет назад.

В Домбайском лесничестве древостой наиболее старо- и разновозрастный. Ели верхних ярусов имели возраст от 100 до 350 лет на у.г. Наибольший временной разрыв возрастного ряда составлял здесь 43 года – между самым старшим и следующим поколениями. На пробных площадях присутствовало до пяти 40-летних поколений ели. При этом более половины стволов ели составляли деревья возрастом 111 – 180 лет на у.г. Наибольший установленный возраст пихты составил 245 лет на у.г. Близкий к непрерывному возрастному ряду ели и относительная равномерность распределения разновозрастных елей по площади свидетельствуют об отсутствии крупных нарушений на протяжении последних 350 лет.

**Начальные приросты и ход роста ели восточной на пробных площадях.** По мнению большинства исследователей, основное влияние на величину начальных радиальных приростов ели восточной (как и других видов ели) оказывает степень открытости полога (Орлов, 1951; Метревели, 1966; Джапаридзе, 1971; Пукинская, 2009). Как показали наши исследования елового подроста в очагах усыхания, под пологом средней сомкнутости (0.6 – 0.7; до усыхания полога) начальные радиальные приросты ели на у.п. составляют в среднем 0.6 мм/год (табл. 3). Начальные радиальные приросты на у.г. под разреженным пологом древостоя (сомкнутостью 0.3 – 0.5; частично усохшего) составляют в среднем 1.2 мм/год. После открытия полога древостоя (сомкнутостью 0.1 – 0.2; полностью усохшего и частично выпавшего) – 2.3 мм/год на у.г. При этом приросты в высоту и по радиусу тесно коррелируют как у ели восточной, так и у пихты Нордмана (Пукинская, 2021). Указанные выше значения радиальных приростов подтверждают данные Т. М. Джапаридзе из Грузии (Джапаридзе, 1971).

Анализируя начальные приросты елей ныне усохшего древостоя (табл. 4), легко заметить, что в Гоначхирском и Джамагатском лесничествах эти приросты в старшей и младшей группах возраста сильно отличаются. Начальные радиальные приросты на у.г. елей старшей группы возраста составляют 1.6 и 1.5 мм/год соответственно. В младших группах возраста они составляют 2.8 и 3.3 мм/год, что соответствует приростам современного подроста в отсутствие полога. По материалам из Джамагатского лесничества, при подтвержденной гипотезе о нормальности выборочного распределения ( $W$ -тест Шапиро – Уилка,  $W = 0.968$ ,  $p = 0.695$ ,  $df = 5$ ;



# РЕКОНСТРУКЦИЯ ДИНАМИКИ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

рис. 1, а) отличия начальных приростов елей старшей ( $n = 5$ ) и младшей ( $n = 16$ ) возрастных групп достоверны ( $t$ -критерий Стьюдента,  $t = 4.32$ ,  $df = 5$ ).

**Таблица 3.** Радиальный прирост современного елового подроста, среднее (мин – макс)

**Table 3.** Radial growth of modern spruce undergrowth, average (*min–max*)

Условия произрастания / Conditions of growth	Прирост по радиусу на у.п. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at stump height in the first 10 years, mm/year	Прирост по радиусу на у.г. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at breast height in the first 10 years, mm/year
Под пологом средней сомкнутости (0.6 – 0.7) / Under the forest canopy of medium density (0.6–0.7)	0.6 (0.1–1.4) $n = 13$	–
Под разреженным пологом (сомкнутость 0.3 – 0.5) / Under the canopy of sparse forest (density of canopy 0.3–0.5)	–	1.2 (0.8–2.5) $n = 12$
После открытия полога (сомкнутость менее 0.3) / After opening the canopy (density of canopy is less than 0.3)	–	2.3 (1.2–3.5) $n = 13$

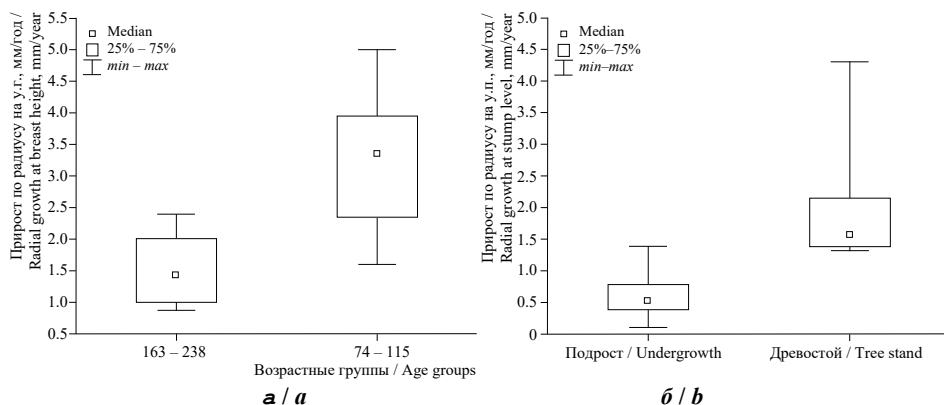
**Таблица 4.** Радиальный прирост елей исходного древостоя в первые десятилетия жизни, среднее (мин – макс)

**Table 4.** Radial growth of spruce of the original stand in the first decades of life, average (*min–max*)

Лесничество / Forestry	Возрастные группы, лет на у.п. / Age groups, years at stump height	Прирост по радиусу на у.п. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at stump height in the first 10 years, mm/year	Возрастные группы, лет на у.г. / Age groups, years at breast height	Прирост по радиусу на у.г. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at breast height in the first 10 years, mm/year
Гоначхирское / Gonachkhir	248–255 53–83	0.9 (0.8–1.0) $n = 2$ 2.1 (1.3–4.4) $n = 7$	190–250 74–80	1.6 (0.4–2.7) $n = 15$ 2.8 (1.8–3.5) $n = 3$
Джамагатское / Jamagat	– 70–116	– 2.4 (1.1–3.7) $n = 4$	163–238 74–115	1.5 (0.9–2.4) $n = 5$ 3.3 (1.6–5.0) $n = 16$
Домбайское / Dombai	235 –	0.9 $n = 1$ –	320–350 232–260 154–180 111–148	2.4 (1.4–3.2) $n = 3$ 2.5 (1.0–4.0) $n = 4$ 2.6 (0.6–5.2) $n = 6$ 2.1 (1.1–3.9) $n = 6$
Тебердинское / Teberdinsky	223–230 139 –	0.7 (0.4–1.0) $n = 2$ 1.0 $n = 1$ –	– 120–165 91–106	– 3.2 (1.9–4.7) $n = 9$ 1.0 (0.8–1.1) $n = 2$

В Гоначхирском лесничестве начальные приросты на у.п. младшей возрастной группы ( $n = 7$ ) и начальные приросты современного елового подроста ( $n = 13$ ), растущего под пологом средней сомкнутости, достоверно отличаются.  $W$ -тест Шапиро – Уилка показал, что распределение выборок отклоняется от нормального ( $W = 0.708$ ,  $df = 13$ ,  $p = 0.004$ ; см. рис. 1, б). Поэтому были использованы критерий Уилкоксона – Манна – Уитни и критерий Колмогорова – Смирнова ( $D = 0.92$ ,  $p < 0.001$ ;  $U = 2.0$ ,  $df = 13$ ,  $p < 0.005$ ). Результаты обоих тестов показывают наличие существенных отличий между двумя выборками. Поскольку достигаемый уровень значимости

( $p$ ) меньше 0.05, то различия достоверны. Это подтверждает, что ели младшей возрастной группы Гоначхирского лесничества развивались не под пологом леса.



**Рис. 1.** Сравнение начальных приростов елей: (а) старшей и младшей возрастных групп в Джамагатском лесничестве; (б) младшей возрастной группы древостоя и современного елового подроста в Гоначхирском лесничестве

**Fig. 1.** Comparison of the initial growth of spruce: (a) older and younger age groups in the Jamaгат forestry; (b) younger age group of the stand and modern spruce undergrowth in the Gonachkhir forestry

Таким образом, сравнение начальных приростов современного подроста, развивающегося в разных условиях (см. табл. 3) и елей усохшего древостоя (см. табл. 4) показывает, что младшая возрастная группа елей Гоначхирского лесничества (74 – 80 лет на у.г.) и Джамагатского лесничества (74 – 115 лет на у.г.) и средняя возрастная группа елей Тебердинского лесничества (120 – 165 лет на у.г.) начали расти в отсутствие полога.

В Домбайском лесничестве ели всех возрастных групп имеют сходные большие начальные приросты на у.г. Это свидетельствует о сходных для всех возрастных групп елей благоприятных условиях их роста в отсутствие полога леса.

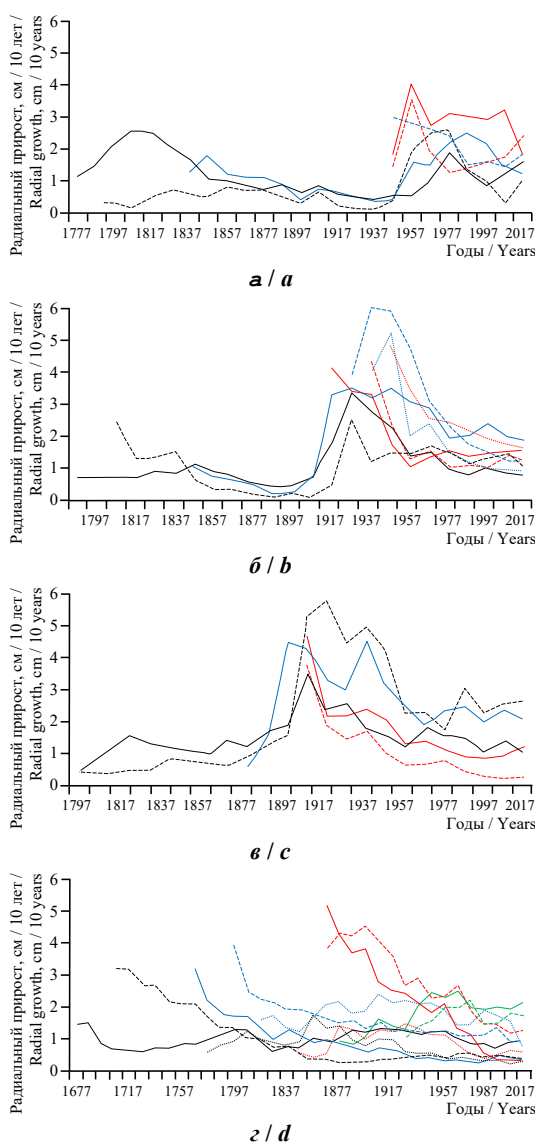
При реконструкции истории древостоев по кернам в качестве основного критерия используют «освобождения» (*release*) деревьев верхних ярусов (Абатуров, Меланхолин, 2004; Lorimer, 1980; Stoffel, Bollschweiler, 2008; Zielonka et al., 2010; Svoboda et al., 2011; Tsvetanov et al., 2011; Čada et al., 2013; Izvorska et al., 2022 и др.). Освобождение (как явление оно давно известно в лесоведении) проявляется в резком и значительном увеличении скорости роста дерева после гибели соседних деревьев-конкурентов\*\*. После резкого увеличения приросты продолжают оставаться высокими 10 или более лет. Синхронные освобождения у разных деревьев

\*\* Учитывая большой диапазон радиальных приростов модельных елей (0.1 – 5.8 см/10 лет) в данной работе мы относили к «освобождениям» ускорение роста в следующих случаях: если до «освобождения» средний радиальный прирост составлял менее 1 см/10 лет и увеличивался в 4 и более раз, при начальном приросте 1 – 1.9 см/10 лет – в 2.5 и более раз, при 2 – 3 см/10 лет – в 1.5 и более раз.

одного лесного массива свидетельствуют о нарушениях. При этом чем большая доля переживших нарушение деревьев прореагировала на него увеличением приростов, тем больше его интенсивность (*intensity*) (Lorimer, 1980). Однако наши предшествующие работы по ели европейской показывают, что наибольший процент прореагировавших деревьев получается в результате сильного равномерного изреживания древостоя. При полной гибели участков древостоя процент прореагировавших меньше, так как освобождения проявляются только у деревьев, сохранившихся по краю окна. Так, в Центрально-Лесном заповеднике (Тверская область) наибольший процент прореагировавших елей был после урагана 1996 г. (33%), а после наиболее разрушительного урагана 1987 г., приведшего к сплошным вывалам древостоя на большой площади – лишь 15% (Пукинская, 2014).

Данные о начальных приростах ели расширяют возможности выявления нарушений прошлого. На участке, где взрослые деревья не сохранились, о нарушении могут свидетельствовать последующий «взрыв» возобновления и большие начальные приросты этого поколения.

Рассматривая кривые хода роста в течение жизни (приросты по радиусу на у.г.) елей старших возрастов в Гоначхирском, Джамагатском и Тебердинском лесничествах, можно отметить резкое и относительно синхронное (в каждом лесничестве) увеличение их радиальных приростов (рис. 2).



**Рис. 2.** Кривые хода роста модельных елей; каждая линия отражает рост одного дерева; а – Гоначхирское, б – Джамагатское, в – Тебердинское, г – Домбайское лесничества

**Fig. 2.** Increment curves of model spruce trees; each line reflects the growth of one tree; а – Gonachkhirs, б – Jamagat, в – Teberdinsky, d – Dombai forestry

В Гоначхирском лесничестве синхронное увеличение радиальных приростов (релиз) в 2 – 5 раз приходится на 1940 – 1950-е гг. Оно затронуло около 25% деревьев старшей возрастной группы и только в Гоначхирском лесничестве. Приблизительно в этот же период увеличились приросты и у пихты. Это свидетельствует о нарушении древостоя в данный период. В Джамагатском лесничестве увеличение приростов в 3 – 6 раз произошло в 1910 – 1920 гг. у 80% сохранившихся старых деревьев. Это указывает на значительное нарушение полога в данный период. В Тебердинском лесничестве увеличение приростов в 3 – 6 раз приходится на 1880 – 1990 гг. (как у ели, так и у пихты). При этом количество прореагировавших елей составило 66%. То есть, и здесь имело место значительное нарушение. В Домбайском лесничестве увеличения радиальных приростов небольшие, с чередованием подъемов и спадов. Синхронные увеличения радиальных приростов, свидетельствующие об открытии полога, здесь отсутствуют.

**Реконструкция истории древостоя.** Суммируя полученные данные, можно заключить следующее. В трех из четырех обследованных лесничеств на протяжении жизни древостой испытывали значительные нарушения. Об этом свидетельствуют резкое преобладание одного поколения (более 50% по числу стволов), а также большой временной интервал между основным и соседними поколениями. Такая структура характерна для древостоев, испытывавших крупные нарушения (Дыренков и др., 1970; Пукинская, 2009). Кроме того, наличие примесных пионерных пород (сосны, осины) также указывает на происходившие нарушения. Помимо этого, резкие синхронные увеличения радиальных приростов указывают на наличие и время нарушений. Скачкам приростов старших деревьев соответствует появление нового поколения с большими начальными приростами (2.8 – 3.3 мм/год на у.г).

Время нарушений различно в древостоях разных лесничеств: в Тебердинском лесничестве – 1880 – 1890 гг., в Джамагатском лесничестве – 1910 – 1920 гг., в Гоначхирском лесничестве – 1940 – 1950 гг. Датируя нарушения, мы ориентируемся на периоды резкого увеличения приростов. Депрессия приростов или задержка реакции освобождения у сохранившихся деревьев, связанная с их повреждением во время нарушения древостоя (Tsvetanov et al., 2011; Izvorska et al., 2022), на Кавказе не изучалась. Эти явления проявляются обычно при ветровалах или осыпях. У подростка ели и пихты в очагах усыхания депрессия перед ускорением роста не выражена. Судя по кривым хода роста модельных елей древостоя (см. рис. 2), отложенные освобождения у некоторых деревьев имели место, а депрессия не выражена.

Разновременность освобождений в разных лесничествах заповедника означает, что нарушения были локальными. Доля прореагировавших на нарушение деревьев старшего возраста составила 66, 80 и 25% соответственно. Большой процент прореагировавших елей в Тебердинском и Джамагатском лесничествах указывает на сильное равномерное изреживание древостоя.

О природе нарушений определенно можно сказать только про древостой Гоначхирского лесничества, поскольку там сохранились пни от выборочной рубки 1940 – 1950 гг.

По поводу происхождения исходных древостоев можно сказать следующее. В Гоначхирском лесничестве высохший еловый древостой (более 100 га, рис. 3) возник в результате «взрыва» возобновления на выгоревшем склоне. О пирогенном происхождении свидетельствуют многочисленные крупные угли, однородность древостоя, равномерность размещения по площади, относительная одновозрастность (68% елей в возрасте 214 – 250 лет), тонкий почвенный слой, примесь сосны Коха. Кроме того, этот древостой выделяется наименьшей примесью пихты.



**Рис. 3.** Усохший древостой на склоне в Гоначхирском лесничестве (серого цвета – ель (сухостой), зеленого – пихта (живая))

**Fig. 3.** A dried-up stand at the slope in the Gonachkhir forestry (gray – *Picea orientalis* (dead), green – *Abies nordmanniana* (living))

В Домбайском лесничестве древостой, по-видимому, сформировался в результате постепенного зарастания (в течение 350 лет) безлесного пространства (лугов и пустошей). На это указывают небольшая густота древостоя и наличие полян; большие начальные приросты всех возрастных групп елей (2.1 – 2.6 мм/год на у.г.); равномерный возрастной ряд без взрывов возобновления; равномерный ход роста елей, как в отсутствие конкуренции. О древостоях Джамагатского и Тебердинского лесничеств можно сказать только, что, судя по начальным приростам, старшие ели выросли, скорее всего, под разреженным пологом древостоя (см. табл. 4, рис. 2).

**Перспективы восстановления темнохвойного леса после массового усыхания ели.** К 2019 г., спустя 7 лет после начала массового усыхания ели, большинство очагов усыхания затухли, отмечены единичные действующие короедные очаги. Живых елей верхних ярусов почти не осталось. В небольшом количестве они сохранились в Домбайском лесничестве в смешанных древостоях из ели, пихты и бука.

В ближайшей перспективе (после вывала сухостоя, который уже происходит) пробные площади будут представлять собой редкостойный пихтарник на 3 пробных площадях (ПП № 13-17; 2-19; 8-17), пихтарник с буком (на ПП № 6-17, где много крупного подроста бука), а большинство пробных площадей (9 шт.) станут рединами с отдельными пихтами.

Имеющееся возобновление темнохвойных пород размещено крайне неравномерно. Например, численность подроста ели на пробных площадях колеблется от 0 до 19040 шт./га (см. табл. 1). Количество подроста на половине пробных площадей

меньше численности исходного древостоя (довольно равномерно распределенного, кроме Домбайского лесничества). По нашим подсчетам, возобновлением темнохвойных пород сейчас обеспечена пятая часть площади очагов усыхания. Оно располагается неровными полосами вдоль склонов (сверху вниз), а на пологих участках – куртинами. Жизненность подроста резко улучшилась после усыхания древостоя.

На Кавказе (как и во многих районах совместного произрастания видов ели и пихты) пихта со временем вытесняет ель и пихтарник является заключительной стадией развития темнохвойных лесов (Орлов, 1951; Разумовский, 2011)\*\*. Поэтому переход к пихтарнику на наших пробных площадях после усыхания ели можно рассматривать как шаг вперед в сукцессионном развитии. Аналогичные ускорение или замедление сукцессии известны и в Средней полосе России для ели европейской. Например, рубка приспевающего или перестойного ельника неморально-травного приводит к предыдущим или последующим стадиям динамики елового леса, с доминированием мелколиственных или широколиственных пород.

Сопоставляя приведенные в табл. 1 данные по численности лесообразующих пород на пробных площадях, можно сказать, что до усыхания на большинстве ПП соотношение ели и пихты в древостое и подросте было относительно стабильным. Ель составляла 74% в древостое и 64% в подросте; пихта – 26 и 17% соответственно. После усыхания в категории «всходы» (возобновление до 30 см высотой) заметна тенденция к усилению пихты и ослаблению ели. Это связано, как мы считаем, в первую очередь с недостатком семян ели. Участие ели снизилось до 22%, а пихты выросло до 58%. Однако по всходам судить о будущем составе древостоя сложно. Участие ели и пихты в подросте и древостое будет зависеть от выживаемости в новых условиях, хода последующего возобновления темнохвойных и лиственных пород.

В настоящее время для естественного возобновления тебердинских пихто-ельников необходимо сохранить имеющийся темнохвойный подрост и не препятствовать появлению последующего. Как показали исследования в темнохвойных лесах в горах Центральной Европы, активное вмешательство (санитарные рубки) в условиях эпифитотии не ускоряет затухание очагов типографа (Vanická et al., 2020; Forga, Balog, 2021). Одновременно оно травмирует имеющийся подрост, способствуя разрастанию светолюбивых видов нижних ярусов, приводит к задержанию почвы и задерживает лесовозобновительный процесс (Jonášová, Prach, 2004, 2008; Fischer et al., 2015).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древостои двух из четырех лесничеств Тебердинского заповедника возникли на безлесном пространстве (250 и 350 лет назад). В дальнейшем три из четырех претерпели по одному сильному, но локальному нарушению в течение своего существования. Реконструкция истории темнохвойных древостоев обследованных лесничеств показывает высокую способность к естественному самовосстановле-

---

\*\* Правда, Н. И. Теринов считает, что сторонников того, что пихта вытесняет ель примерно столько же, как и того, что ель вытесняет пихту (Теринов, 1970).

нию тебердинских пихто-ельников после крупных нарушений. Наличие жизнеспособного подроста также убеждает в том, что и после современного усыхания темнохвойные леса способны к самовосстановлению.

Современное усыхание ели восточной в результате короедной эпифитотии имеет значительно большие масштабы нарушений как по площади (охватывает все лесничество), так и по степени разрушения древостоя (елей верхних ярусов почти не осталось). Этим оно принципиально отличается от нарушений прошлого. В такой ситуации особенно негативно будет сказываться нехватка семян ели, поэтому сохранение предварительного хвойного подроста особенно актуально.

В условиях потепления климата и продолжающегося таяния ледников пока не понятно, будет ли успешным восстановление темнохвойного леса. В этой связи тем более важно невмешательство человека в естественный ход лесовозобновления. Как показал опыт изучения усохших пихто-ельников в Центральной Европе, естественное восстановление их возможно только без вмешательства человека.

В настоящее время Тебердинский заповедник представляет собой уникальный опыт по проверке на прочность и устойчивость естественных лесных экосистем в условиях глобального потепления.

*Автор выражает благодарность за помощь при сборе материала и определении породы сухостоя сотрудникам лаборатории Общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Н. С. Ликсаковой, Д. С. Кессель и М. В. Нештатеву.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров А. В., Меланхолин П. Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула : Гриф и К, 2004. 336 с.

Власенко В. И. Усыхающие ельники среднего Сихотэ-Алиня // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. Владивосток : Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения РАН, 2005. С. 129 – 135.

Джапаридзе Т. М. Рост и развитие подроста ели и пихты при разных режимах освещения // Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках Северо-Запада Европейской части СССР: тезисы докладов к Всесоюзному совещанию. Архангельск : Архангельский ин-т леса и лесохимии, 1971. С. 283 – 285.

Дыренков С. А., Чертов О. Г., Кобак Э. О., Шергольд О. Э., Канисов Г. Н. Структура и динамика ненарушенных древостоев средне- и южнотажных ельников Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск : Средне-Уральское книжное изд-во, 1970. Вып. 5. С. 71 – 74.

Кузнецов Н. А. Задвинские ельники. К вопросу о массовом подсыхании ели и в связи с ним о некоторых изменениях в хозяйстве пиловочных дач // Лесной журнал. 1912. № 10. С. 1164 – 1204.

Куренцов А. И. К вопросу об усыхании аянской ели в горах Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. 1950. Вып. II. С. 3 – 19.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М. : Наука, 1973. 202 с.

Малахова Е. Г., Лямцев Н. И. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмоскowie в 2010 – 2012 годах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. № 207. С. 193 – 201.

Манько Ю. И., Гладкова Г. А. О факторах усыхания елово-пихтовых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. 1995. № 2. С. 3 – 12.

Манько Ю. И., Гладкова Г. А. Основные итоги изучения усыхания пихтово-еловых лесов на российском Дальнем Востоке // Региональные основы организации и ведения лесного хозяйства. Хабаровск : Дальневосточный НИИ лесного хозяйства, 2001. Вып. 35. С. 137 – 166.

Методические рекомендации по проведению государственной инвентаризации лесов. Утверждены приказом № 472 Рослесхоза от 10.11.2011 г. М., 2011. С. 119 – 120.

Метревели П. А. Некоторые особенности строения, роста и развития темно-хвойных лесов // Вестник Грузинского ботанического общества. 1966. № 3. С. 60 – 72.

Милюков Ф. Н., Гвоздецкий Н. А. Физическая география СССР. М. : Мысль, 1969. 250 с.

Неволин О. А., Грицынин А. Н., Торхов С. В. О распаде и гибели высоковозрастных ельников в Березниковском лесхозе Архангельской области // Лесной журнал. 2005. № 6. С. 7 – 22.

Орлов А. Я. Взаимоотношения кавказской пихты и восточной ели на Северном Кавказе // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1949. Т. 65, вып. 2. С. 81 – 90.

Орлов А. Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа. М. : Изд-во АН СССР, 1951. 256 с.

Пукинская М. Ю. Формирование еловых древостоев на сплошных вывалах Центрально-Лесного заповедника и проблема естественного восстановления ельников // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 11. С. 1657 – 1672.

Пукинская М. Ю. К методике изучения естественных нарушений в еловых лесах по дендрохронограммам // Ботанический журнал. 2014. Т. 99, № 6. С. 690 – 701.

Пукинская М. Ю. Очаговое усыхание ели в южнотаежных ельниках // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 6. С. 650 – 671.

Пукинская М. Ю. Возобновление темнохвойных пород в очагах усыхания ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link.) в Тебердинском заповеднике (Западный Кавказ) // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 12. С. 1167 – 1179.

Пукинская М. Ю., Кессель Д. С., Щукина К. В. Усыхание пихто-ельников Тебердинского заповедника // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 3. С. 337 – 362.

Разумовский С. М. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 722 с.

Розенберг В. А. Некоторые вопросы развития пихтово-еловых лесов южного Сихотэ-Алиня // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток : Приморское книжное изд-во, 1961. № 3. С. 195 – 215.

Соснин Л. И. Восточная ель в Кавказском заповеднике // Охрана природы. 1949. № 7. С. 123 – 129.

Теринов Н. И. Влияние деятельности человека на увеличение пихты в составе темно-хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1970. С. 124 – 142.

Тумаджанов И. И. Лесная растительность долины Теберды в свете послеледниковой истории развития фитоценозов // Труды Тбилисского ботанического института. 1947. Т. 11. С. 3 – 106.

Федоров Н. И. Основные факторы региональных массовых усыханий ели в лесах Восточной Европы // Грибные сообщества лесных экосистем: материалы координационных исследований. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2000. С. 252 – 291.

Хаустов Л. В. Определение возраста ели по виду коры // Лесное хозяйство. 1955. № 8. С. 82 – 84.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.

Andrei S., Ifrim I.-L. *Ips infestation* – a global problem for coniferous in the face of climate change // Scientific Study & Research. Chemistry & Chemical Engineering, Biotechnology, Food Industry. 2021. Vol. 22, № 2. P. 245 – 261.



Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian forest, Central Europe // Forest Ecology and Management. 2013. Vol. 295. P. 59 – 68.

Fischer A., Fischer H. S., Kopecký M., Macek M., Wild J. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests // Canadian Journal of Forest Research. 2015. Vol. 45, № 9. P. 1164 – 1171.

Fora C. G., Balog A. The Effects of the management strategies on spruce bark beetles populations (*Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*), in Apuseni Natural Park, Romania // Forests. 2021. Vol. 12. Article number 760. <https://doi.org/10.3390/f12060760>

Izworska K., Muter E., Fleischer P., Zielonka T. Delay of growth release after a windthrow event and climate response in a light demanding species (European larch *Larix decidua* Mill.) // Trees. 2022. Vol. 36, iss. 1. P. 427 – 438. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02218-4>

Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: Regeneration of tree species after a bark beetle outbreak // Ecological Engineering. 2004. Vol. 23, iss. 1. P. 15–27.

Jonášová M., Prach K. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // Biological Conservation. 2008. Vol. 141, iss. 6. P. 1525 – 1535.

Lorimer C. G. Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian Virgin forest // Ecology. 1980. Vol. 61, iss. 5. P. 1169 – 1184.

Mezeia P., Jakuša R., Pennerstorfer J., Havašová M., Škvareninad J., Ferenčíke J., Slivinský J., Bičárová S., Bilčík D., Blaženec M., Netherer S. Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus* – An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains // Agricultural and Forest Meteorology. 2017. Vol. 242. P. 85 – 95.

Stoffel M., Bollschweiler M. Tree-ring analysis in natural hazards research – An overview // Natural Hazards and Earth System Sciences. 2008. Vol. 8, iss. 2. P. 187 – 202.

Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic // Journal of Vegetation Science. 2011. Vol. 23, iss. 1. P. 86 – 97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>

Tsvetanov N., Nikolova N., Panayotov M. Trees reaction after windthrow recorded in tree rings of pristine *Picea abies* forest "Parangalitsa" // Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. Vol. 9. Proceedings of the Dendrosymposium 2010 (April 22nd – 25th, 2010 in Freiburg, Germany). Potsdam : GeoForschungsZentrum, 2011. P. 89 – 96.

Vanická H., Holušaa J., Resnerová K., Ferenčík J., Potterfc M., Vělea A., Grodzkif W. Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe) // Forest Ecology and Management. 2020. Vol. 470 – 471. Article number 118209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209>

Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians // Journal of Vegetation Science. 2010. Vol. 21, iss. 1. P. 31 – 42. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x>

## Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out

M. Yu. Pukinskaya

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences  
2 Prof. Popova St., Saint Petersburg 197376, Russia

Received: 21 December 2021 / revised: 16 May 2022 / accepted: 27 May 2022

**Abstract.** A study was made of the mass drying of the eastern spruce (*Picea orientalis* (L.) Link) in the Teberdinsky Nature Reserve (North Caucasus). The main cause of the drying was an outbreak of the number of bark beetle (*Ips typographus* L.) whose mass reproduction occurred in the hot seasons of 2012 and 2015. The existing undergrowth was not affected. By 2019, 7 years after the beginning of the mass drying of spruce, most of the groups of drying had died out, single active bark beetle foci were noted. There are almost no live spruces of the upper tiers left. In small numbers, they have been preserved in the Dombai forestry in mixed stands of *Picea orientalis* (L.) Link, *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach and *Fagus orientalis* Lipsky. As our study showed, the stands of two of the four forest areas of the reserve originated in a treeless space (250 and 350 years ago). Subsequently, three of the four underwent one strong, but local disturbance during their existence. Reconstruction of the history of dark coniferous stands of the surveyed forest areas shows a high ability for natural self-healing of the Teberdinsky fir-spruce forests after massive disturbances. In the near future (after the fall of dead wood, which is already happening), the stands of sample plots will be a sparse forest from *Abies* or *Abies* with *Fagus*, and most of the sample plots will become open stands with single *Abies* trees. The modern mass drying of the eastern spruce as a result of bark-borne epiphytotics has a much larger scale of disturbances both in the area and in the degree of destruction of the stand. This is fundamentally different from the disturbances of the past. In such a situation, the shortage of seeds will have a particularly negative impact. Therefore, the preservation of preliminary coniferous undergrowth is especially important.

**Keywords:** *Picea orientalis*, dynamics of spruce forests, drying out of spruce forests, *Ips typographus*, Teberdinsky reserve

**Funding.** The work was carried out on the planned theme of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and Northern Asia: Diversity, dynamics, principles of organization” (No. 121032500047-1).

**For citation:** Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 431–451 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

---

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Vegetation Science of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Mariya Yu. Pukinskaya: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, [pukinskaya@gmail.com](mailto:pukinskaya@gmail.com).

## REFERENCES

- Abaturov A. V., Melankholin P. N. *Estestvennaia dinamika lesa na postoiannykh probnykh ploshchadiakh v Podmoskov'e* [Natural Dynamics of the Forest on Permanent Trial Areas in the Moscow Region]. Tula, Grif i K Publ., 2004. 336 p. (in Russian).
- Vlasenko V. I. Shrinking spruce forests of middle Sikhote-Alin. In: *Rhythms and Catastrophes in the Vegetation Cover of the Far East*. Vladivostok, Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the RAS Publ., 2005, pp. 129–135 (in Russian).
- Dzhaparidze T. M. Growth and development of fir undergrowth under different lighting conditions. In: *Sostoianie vozobnovleniia i puti formirovaniia molodniakov na kontsentriruvannykh vyrubkakh Severo-Zapada Evropeiskoi chasti SSSR: tezisy dokladov k Vsesoiuznomu soveshcha-niiu* [The State of Renewal and Ways of Formation of Young Trees in the Concentrated Cuttings of the North-West of the European part of the USSR: Abstracts of Reports to the All-Union Meeting]. Arkhangel'sk, Arkhangel'skii institut lesa i lesokhimii Publ., 1971, pp. 283–285 (in Russian).
- Dyrenkov S. A., Chertov O. G., Kobak E. O., Shergold O. E., Kanisov G. N. Structure and dynamics of undisturbed stands of middle and Southern taiga spruce forests of the Perm region. In: *Lesa Urala i khoziaistvo v nikh* [Forests of the Urals and the Economy in Them]. Sverdlovsk, Sredne-Ural'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 1970, iss. 5, pp. 71–74 (in Russian).
- Kuznetsov N. A. Zadvinskii spruce forests. On the issue of mass drying and in connection with it about some changes in the household of log houses. *Lesnoy zhurnal*, 1912, no. 10, pp. 1164–1204 (in Russian).
- Kurentsov A. I. On the issue of drying of the Ayan spruce in the Sikhote-Alin mountains. *Komarovskiye chteniya*, 1950, iss. II, pp. 3–19 (in Russian).
- Kurnaev S. F. *Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR* [Forest-growing Zoning of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1973. 202 p. (in Russian).
- Malakhova E. G., Lyamtsev N. I. Extent and structure of Moscow region spruce forest die-back in 2010–2012. *Izvestia Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, 2014, no. 207, pp. 193–201 (in Russian).
- Manko Yu. I., Gladkova G. A. On the factors of drying of spruce-fir forests in the Far East. *Lesovedenie*, 1995, no. 2, pp. 3–12 (in Russian).
- Manko Yu. I., Gladkova G. A. The main results of the study of the drying out of fir-spruce forests in the Russian Far East. In: *Regional'nye osnovy organizatsii i vedeniia lesnogo khoziaistva* [Regional Fundamentals of Forestry Organization and Management]. Khabarovsk, Dal'nevostochnyi NII lesnogo khoziaistva Publ., 2001, iss. 35, pp. 137–166 (in Russian).
- Metodicheskie rekomendatsii po provedeniiu gosudarstvennoi inventarizatsii lesov. Utverzhdeny prikazom № 472 Rosleskhoza ot 10.11.2011 g.* [Methodical Recommendations on the State Forest Inventory Conduct. Approved by Order No. 472 of the Federal Forestry Agency of 10 November 2011]. Moscow, 2011, pp. 119–120 (in Russian).
- Metreveli P. A. Some features of the structure, growth and development of dark coniferous forests. *Vestnik Gruzinskogo botanicheskogo obshchestva*, 1966, no. 3, pp. 60–72 (in Russian).
- Milkov F. N., Gvozdetsky N. A. *Fizicheskaiia geografiia SSSR* [Physical Geography of the USSR]. Moscow, Mysl' Publ., 1969. 250 p. (in Russian).
- Nevolin O. A., Gritsynin A. N., Torkhov S. V. On decay and downfall of over-mature spruce forests in Beresnik forestry unit of Arkhangelsk region. *Lesnoy zhurnal*, 2005, no. 6, pp. 7–22 (in Russian).
- Orlov A. Ya. The relationship of Caucasian fir and Eastern spruce in the North Caucasus. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological Series*, 1949, vol. 65, iss. 2, pp. 81–90 (in Russian).

Orlov A. Ya. *Temnokhvoinye lesa Severnogo Kavkaza* [Dark Coniferous Forests of the North Caucasus]. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1951. 256 p. (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. Spruce stands forming in storm gaps of Central Forest Reserve and problem of spruce forest natural regeneration. *Botanicheskii zhurnal*, 2009, vol. 94, no. 11, pp. 1657–1672 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. On the methods of studying natural disturbances in spruce forests by dendrochronograms. *Botanicheskii zhurnal*, 2014, vol. 99, no. 6, pp. 690–701 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. The group spruce decline in forests of south taiga. *Botanicheskii zhurnal*, 2016, vol. 101, no. 6, pp. 650–671 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. Regeneration of dark coniferous species in the groups of *Picea orientalis* (Pinaceae) drying in the Teberda Nature Reserve (Western Caucasus). *Botanicheskii zhurnal*, 2021, vol. 106, no. 12, pp. 1167–1179 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu., Kessela D. S., Shchukina K. V. Drying of fir-spruce forests of the Teberda Nature Reserve. *Botanicheskii zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 3, pp. 337–362 (in Russian).

Razumovskiy S. M. *Trudy po ekologii i biogeografii (polnoe sobranie sochinenii)* [Works on Ecology and Biogeography (Complete Works)]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2011. 722 p. (in Russian).

Rozenberg V. A. Some issues of development of fir-spruce forests of the southern Sikhote-Alin. *Voprosy sel'skogo i lesnogo khoziaistva Dal'nego Vostoka* [Issues of Agriculture and Forestry of the Far East]. Vladivostok, Primorskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1961, no. 3, pp. 195–215 (in Russian).

Sosnin L. I. Eastern spruce in the Caucasian Reserve. *Okhrana prirody*, 1949, no. 7, pp. 123–129 (in Russian).

Terinov N. I. The influence of human activity on the increase of fir in the composition of dark coniferous broad-leaved forests of the Middle Urals. In: *Lesoobrazovatel'nye protsessy na Urale* [Forest Formation Processes in the Urals]. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 1970, pp. 124 – 142 (in Russian).

Tumadzhyanov I. I. Forest vegetation of the Teberdy valley in the light of the post-glacial history of phytolandscapes development. *Trudy Tbilisskogo botanicheskogo instituta*, 1947, vol. 11, pp. 3 – 106 (in Russian).

Fedorov N. I. The main factors of regional mass drying of spruce in the forests of Eastern Europe. In: *Fungal Communities of Forest Ecosystems. Materials of Coordination Studies*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2000, pp. 252–291 (in Russian).

Khaustov L. V. Determining the age of spruce by the type of Bark. *Lesnoe khoziaistvo*, 1955, no. 8, pp. 82–84 (in Russian).

Czerepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia-95 Publ., 1995. 992 p. (in Russian).

Andrei S., Ifrim I.-L. *Ips infestation – a global problem for coniferous in the face of climate change. Scientific Study & Research. Chemistry & Chemical Engineering, Biotechnology, Food Industry*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 245–261.

Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian forest, Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 295, pp. 59–68.

Fischer A., Fischer H. S., Kopecký M., Macek M., Wild J. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 2015, vol. 45, no. 9, pp. 1164–1171.

Fora C. G., Balog A. The Effects of the management strategies on spruce bark beetles populations (*Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*), in Apuseni Natural Park, Romania. *Forests*, 2021, vol. 12, article number 760. <https://doi.org/10.3390/f12060760>

Izworska K., Muter E., Fleischer P., Zielonka T. Delay of growth release after a windthrow event and climate response in a light demanding species (European larch *Larix decidua* Mill.). *Trees*, 2022, vol. 36, iss. 1, pp. 427–438. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02218-4>

Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: Regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 2004, vol. 23, iss. 1, pp. 15–27.

Jonášová M., Prach K. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation*, 2008, vol. 141, iss. 6, pp. 1525–1535.

Lorimer C. G. Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian Virgin forest. *Ecology*, 1980, vol. 61, iss. 5, pp. 1169–1184.

Mezeia P., Jakuša R., Pennerstorfer J., Havašová M., Škvareninad J., Ferenčíke J., Slivinský J., Bičárová S., Bilčík D., Blaženec M., Netherer S. Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus* – An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, vol. 242, pp. 85–95.

Stoffel M., Bollschweiler M. Tree-ring analysis in natural hazards research – An overview. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 2008, vol. 8, iss. 2, pp. 187–202.

Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 2011, vol. 23, iss. 1, pp. 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>

Tsvetanov N., Nikolova N., Panayotov M. Trees reaction after windthrow recorded in tree rings of pristine *Picea abies* forest "Parangalitsa". *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. Vol. 9. Proceedings of the Dendrosymposium 2010 (April 22nd – 25th, 2010 in Freiburg, Germany)*. Potsdam, GeoForschungsZentrum, 2011, pp. 89–96.

Vanická H., Holuša J., Resnerová K., Ferenčík J., Potterfc M., Vélea A., Grodzkif W. Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe). *Forest Ecology and Management*, 2020, vol. 470–471, article number 118209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209>

Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 2010, vol. 21, iss. 1, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x>