

Оригинальная статья

УДК 581.426.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-461-480>

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ НАРУШЕНИЙ ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВЫХ ЕЛЬНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

М. Ю. Пукинская

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

Поступила в редакцию 19.08.2024 г., после доработки 28.06.2025 г., принята 30.06.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Представлено исследование чернично-сфагновых ельников (из *Picea abies* (L.) H. Karst.) в Центральном-Лесном заповеднике (Тверская область, подзона южной тайги). Пробные площади охватили 7 км² лесного массива. На всех пробных площадях были обнаружены угли. Реконструкция истории нарушений по кернам ели показала, что обследованная территория подвергалась пожарам высокой интенсивности в 1770 – 1780-е гг. и 1840 – 1870-е гг. Кроме того, часть елового массива испытала крупные ветровальные нарушения в 1900-х гг. (реконструкция), в 1987, 1996 и 2017/2018 гг., а также массовое усыхание в 2010 – 2020-х гг. За последние 250 лет прослеживается снижение частоты пирогенных нарушений и увеличение ветровальных. Редкость пожаров со второй половины XX в. – очевидный результат охраны заповедной территории. Период от последнего выявленного крупного нарушения до частичной или полной гибели древостоя (в настоящее время) составил в среднем 150 лет. Судя по таксационным описаниям 1939 г. в древостоях 17 из 20 пробных площадей (85%) ель доминировала уже через 70 лет после крупного нарушения (в основном после пожара), а в дальнейшем, за последующие 80 лет, соотношение ели и лиственных пород в древостое изменилось с 8:2 до 9:1. В моховом покрове за этот период произошла смена доминантов – *Polytrichum commune* Hedw. на *Sphagnum girgensohnii* Russ. За 250-летнюю историю обследованного елового массива разновозрастная структура древостоя не была достигнута. Через 150 лет после последних крупных нарушений в возрастной структуре выделяются два основных поколения ели, то есть на южной границе таежной зоны, говоря об устойчивости коренных древостоев, можно говорить только об устойчивом (непрерывном) существовании ельника на данной территории, которое определяется возможностью его самовозобновления. В настоящее время в Центральном-Лесном заповеднике присутствуют большие площади еловых молодняков на месте ураганных вывалов и участки сплошного усыхания древостоя ели. Такие леса пожароопасны, поэтому на современном этапе динамики еловых лесов Центрального-Лесного заповедника крайне важна охрана леса от пожаров.

Ключевые слова: динамика еловых лесов, реконструкция истории нарушений древостоев, *Picea abies* (L.) H. Karst., Центрально-Лесной заповедник, пирогенные сукцессии

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

ORCID и e-mail адрес: Пукинская Мария Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, pukinskaya@gmail.com.

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Пукинская М. Ю. Реконструкция истории нарушений чернично-сфагновых ельников в Центральном-Лесном заповеднике // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 461 – 480. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-461-480>

ВВЕДЕНИЕ

Изучение истории древостоев длительно охраняемых природных территорий имеет большое значение для понимания естественного развития лесов, их изменений и устойчивости.

Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ) был основан в 1931 г. как эталон южнотатаежных ельников. В последние несколько десятилетий, на фоне потепления климата, в ЦЛЗ происходит усиление позиций неморальных трав и широколиственных пород в зональных типах ельника. Ель плохо возобновляется, еловый подрост угнетается широколиственными породами. Во многих случаях кислично-неморальные ельники сменяются на елово-широколиственный лес с преобладанием липы и клена (Pukinskaya, 2021), то есть в настоящее время ельники на дренированных участках не являются заключительной стадией динамики. Неморализацию, как динамический тренд, также отмечает А. А. Маслов в еловых лесах Подмосковья (Maslov, 1995). Результаты исследования лесовозобновления в Северной Америке в связи с глобальным потеплением показали смещение зональных границ с юга на север (Fisichelli et al., 2014).

Чернично-сфагновые ельники являются интразональными в подзоне южной тайги (Karpov, Shaposhnikov, 1983; Volkov, Shaposhnikov, 2012). Отличительная особенность этих ельников – близкое к поверхности расположение корней ели, связанное с длительными периодами избыточного увлажнения. Основные сосущие корни ели в этом типе леса сосредоточены в 20-сантиметровом сфагновом очесе. По многолетним исследованиям В. И. Абражко, эта особенность обуславливает повышенную уязвимость елового древостоя сфагновых ельников как к аномально избыточному количеству, так и к дефициту осадков (Abrazhko, 1988). С другой стороны, в чернично-сфагновых ельниках возобновление ели происходит наиболее успешно.

С 2011 г. мы были свидетелями постепенного и прогрессирующего усыхания ели в спелых древостоях чернично-сфагновых ельников. Это усыхание происходило на фоне повышения летних температур (Sergeev, Prokofieva, 2021) и увеличения численности короёда-типографа. В связи с продолжающимся потеплением климата риски крупных нарушений возрастают (Seidl et al., 2020) и усыхание еловых лесов будет усиливаться. Между тем дальнейшая судьба чернично-сфагновых ельников во многом определяет будущее еловых лесов в современной подзоне южной тайги. Для понимания устойчивости и возможностей самовосстановления чернично-сфагновых ельников, а также для оценки долгосрочных перспектив их

участия в структуре южнотаежных лесов необходимо изучение истории их формирования. В этом и состоит актуальность нашего исследования.

Целью работы было выяснение происхождения и развития древостоев чернично-сфагновых ельников ЦЛЗ. В задачи исследования входило: выявление породного состава древостоя, возрастной структуры древостоя, особенностей хода роста елей в течение жизни, наличия углей в почве, оценка численности и жизненности подроста лесообразующих древесных пород.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной Государственный природный биосферный заповедник расположен на водоразделе, в верховьях рек Волга и Западная Двина, в подзоне южной тайги (Safronova, Yurkovskaya, 2015). Заповедник расположен на заболоченной равнине, что обуславливает неустойчивость водного режима. Интенсивное изучение чернично-сфагновых ельников в ЦЛЗ мы начали в 2012 г., когда после засушливого 2010 г. (Malakhova, Lyamtsev, 2014) появились очаги усыхания в значительном количестве (Pukinskaya, 2016). К 2019 г. многие из них расширились и слились в сплошное усыхание. Исследование усыхающих ельников проводилось по 2023 г. Пробные площади (ПП) в очагах усыхания (ОУ) закладывались по мере образования очагов или их расширения. Пробные площади с живым древостоем закладывались стандартного размера (400 м²), размер пробной площади в очагах усыхания соответствовал размеру очага. Всего в работе использованы данные по 22 пробным площадям, расположенным на площади 7 км² (рис. 1).

На пробных площадях выполнено описание травяно-кустарничкового яруса и подлеска, проведен пересчет подроста древесных пород, кернение живых или недавно усохших модельных деревьев разного возраста и размера, сохранившихся в очагах усыхания, обследовалась фитопатологическая обстановка. Высота верхнего яруса древостоя составляет 25 – 30 м. К подросту относили ели от 0,3 до 8 м высотой, не превышающей 1/4 высоты древостоя (ГОСТ 18486-87..., 1988). Керны брали на высоте уровня груди (у.г., 130 см). У

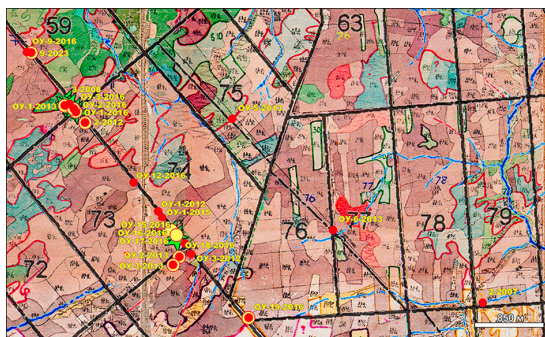


Рис. 1. Карта-схема расположения пробных площадей в Центрально-Лесном заповеднике на плане лесонасаждений 1939 г. На квартальной сетке крупными черными цифрами указаны современные номера кварталов заповедника; ● – помечены пробные площади с выявленными пожарами XVIII в., ● – с выявленными пожарами XIX в., ★ – с выявленными ветровалами 1900-х гг.

Fig. 1. Map showing the location of sample plots in the Central Forest Reserve on the 1939 forest planting plan. On the quarterly grid, the modern numbers of the reserve's quarters are indicated in large black numbers; ● – sample plots with identified fires of the 18th century are marked, ● – with identified fires of the 19th century, ★ – with identified windfalls of the 1900s

сухостоя в небольших очагах усыхания брали керны у всех елей, в больших – пропорционально представленности стволов разной толщины. В дополнение брались керны примесных пород – сосны (все имеющиеся), березы и осины – выборочно (буримые). Всего взято 180 кернов ели, 3 осины, 2 сосны и 1 березы. На пробных площадях определялось наличие, количество и размер углей по нескольким почвенным прикопкам (преимущественно под корнями выпавших деревьев). Для оценки фитоценотической значимости видов нижних ярусов использовались встречаемость и коэффициент участия (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015). Измерение радиальных приростов елей по кернам проводилось при помощи бинокюляра (с точностью до 0.1 мм).

При статистической обработке проводилась проверка на нормальность распределения выборок с помощью *W*-теста Шапиро – Уилка. При выявлении отклонения от нормального распределения использовали критерий Манна – Уитни, 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).

Для реконструкции истории нарушений в старовозрастных ельниках мы использовали следующие признаки: количество и размер углей; породный состав древостоя; выраженность основных поколений в древостое; наличие и синхронность «освобождений»; начальные приросты елей и ход роста ели в первые десятилетия на у.г. К «освобождениям» («release», Lorimer, Frelich, 1989) мы относили ускорение роста ели в 2 и более раз, если до «освобождения» средний радиальный прирост составлял менее 2 см/10 лет; в 1.5 и более раз – при исходных приростах 2 и более см/10 лет.

Оценивая природу нарушений прошлого, вызвавших появление основного поколения ели в древостоях, мы исходили из следующих закономерностей. В формирующихся на сплошных вывалах в ЦЛЗ древостоях более 90% составляют ели предварительного возобновления (поселившиеся до урагана), а на гарях преобладают ели последующего возобновления (послепожарные) (Pukinskaya, 2009, 2024). Предварительный подрост, выросший под пологом ельника, характеризуется начальным периодом угнетения, который после крупного нарушения сменяется периодом ускоренного роста. Кривые хода роста таких елей демонстрируют синхронный резкий подъем (release), а через 1-2 десятилетия – снижение приростов (рис. 2, а). Ели последующего возобновления не имеют начального периода угнетения, их радиальные приросты в начале жизни быстро увеличиваются, и к моменту достижения подростом высоты у.г. уже достигают максимума, а затем радиальные приросты снижаются, то есть ели последующего возобновления имеют нисходящие кривые хода роста по радиусу в первые десятилетия на у.г. (см. рис. 2, б).

Преобладание в основном поколении древостоя предварительного или последующего возобновления ели (отличающегося ходом роста) указывает на природу нарушения.

Начальные приросты елей в разных лесорастительных условиях (под пологом елового древостоя, в окнах, на сплошных вывалах, на полянах, на гарях) изучались

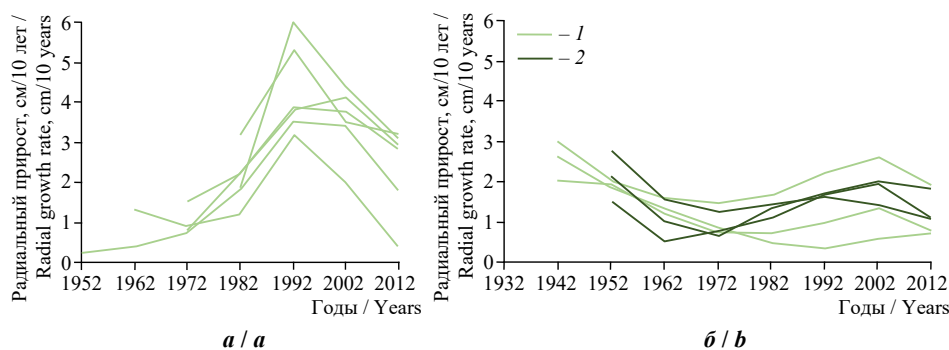


Рис. 2. Ход роста елей разного происхождения в Центральном-Лесном заповеднике: *а* – предварительное возобновление ели (на месте ураганного вывала 1987 г.), *б* – последующее возобновление ели (на гарях 1910-х (1) и 1920-х гг. (2)). Каждая линия отражает рост одного дерева

Fig. 2. Growth of spruce trees of various origins in the Central Forest Reserve: *a* – preliminary renewal of spruce (at the site of the 1987 hurricane fall), *b* – subsequent renewal of spruce (on the fires of the 1910s (1) and 1920s (2)). Each line reflects the growth of one tree

нами ранее (Pukinskaya, 2009, 2020a, b, 2024). Дополнительные данные мы получили на гарях 1910-х и 1920-х гг. (датированных в материалах лесоустройства ЦЛЗ 1939 г.). Обобщенные результаты приведены в табл. 1.

Таблица 1. Начальные радиальные приросты на у.г. *Picea abies* (L.) Н. Karst. в Центральном-Лесном заповеднике

Table 1. Initial radial growth rates at breast height of *Picea abies* (L.) Н. Karst. in the Central Forest Reserve

Лесорастительные условия / Forest conditions	Радиальный прирост в первые 10 лет на уровне груди (130 см), см / Radial growth in the first 10 years at breast height (130 cm), cm
Под пологом разреженного леса и в окнах ельника / Under the canopy of a sparse forest and in the gaps	1.4 (0.3 – 2.2) <i>n</i> = 39
На сплошном вывале 1987 г. / At total windfalls 1987 г.	2.2 (0.5 – 5.0) <i>n</i> = 53
На сплошном вывале 1996 г. / At total windfalls 1996 г.	3.5 (2.4 – 4.9) <i>n</i> = 27
На гарях / In the burnt area	2.0 (0.5 – 5.0) <i>n</i> = 89

Примечание. В графе радиального прироста первая цифра – среднее значение, в скобках – диапазон значений, *n* – количество моделей.

Note. In the radial growth graph, the first digit is the average value, the range of values in parentheses, and *n* is the number of models.

Начальные радиальные приросты (в первое десятилетие на у.г.) у подростка ели на обследованных датированных гарях ЦЛЗ (где ель заселялась одновременно с мелколиственными породами) сходны и составляют в среднем 2.0 см/10 лет. По абсолютной величине они значительно и достоверно отличаются от приростов елей, развивающихся под пологом леса и в окнах ельника (диаметром 20 – 40 м) (табл. 2, рис. 3, а).

Таблица 2. Достоверность отличий начальных радиальных приростов ели на у.г. у сравниваемых пар лесорастительных условий**Table 2.** Reliability of differences in the initial radial increments of spruce at breast height in the compared pairs of forest conditions

Лесорастительные условия / Forest conditions	Объем выборки, <i>n</i> / Sample size, <i>n</i>	Тест Шапиро – Уилка $W(p)$ / Shapiro–Wilk $W(p)$ test		Тест Манна – Уитни $U(p)$ / Mann–Whitney $U(p)$ test		
		W	p	Сумма рангов / Rank sum	U	P
Окна и полог разреженного леса / Gaps and sparse forest	39	0.97352	0.47820	1809	1029	0.000250
Гарь / Burning	89	0.93621	0.00028	6448		
Сплошной вывал 1996 / Total windfalls 1996	27	0.97343	0.694	2501	280	0.000000
Гарь / Burning	89	0.93621	0.00028	4285		
Сплошной вывал 1987 / Total windfalls 1987	53	0.96975	0.19697	4137	2011	0.142732
Гарь / Burning	89	0.93621	0.00028	6016		

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения при $p < 0.05$.

Note. Values with $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Основным отличительным признаком древостоев, формирующихся на сплошном вывале, являются синхронные «освобождения». Если после урагана сохраняется только мелкий еловый подрост (до 1.5 м), то и начальные приросты на у.г. достоверно отличаются от приростов в других лесорастительных условиях (см. табл. 1, 2; вывал 1996 г.). Если же сохраняется и крупный подрост (при неполном вывале), то различия средних начальных приростов не достоверны (см. табл. 1, 2; вывал 1987 г.).

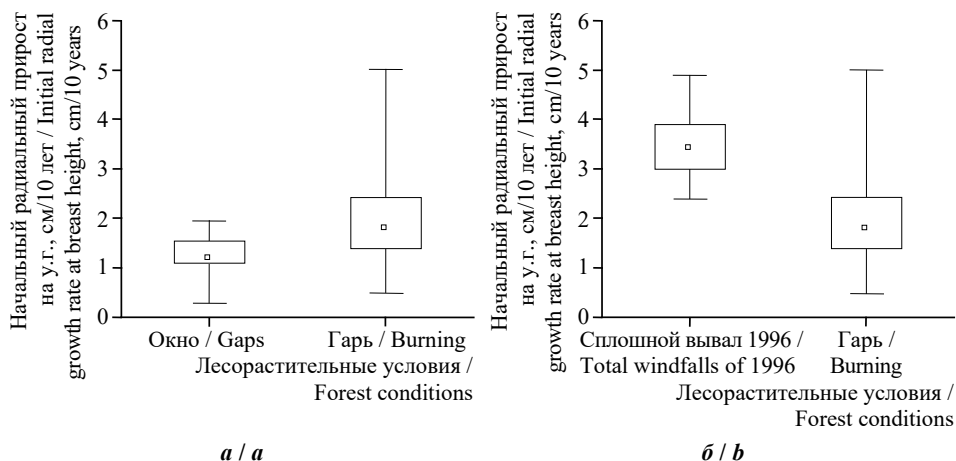


Рис. 3. Сравнение радиальных приростов подростка ели в первые 10 лет на у.г. в разных лесорастительных условиях: *a* – в окнах и на гарях; *б* – на сплошном ураганном вывале 1996 г. и на гарях

Fig. 3. Comparison of radial growth of spruce undergrowth in the first 10 years at breast height in various forest conditions: *a* – in gaps and burning; *b* – at total windfalls of 1996 and burning

При датировке крупных нарушений мы использовали время «освобождения» елей, переживших нарушение, а в случае отсутствия таких данных – время появления основного поколения. Нужно сказать только, что почти половина переживших пожар елей проявляют признаки «освобождения» с задержкой около 10 лет. Как показал мониторинг, на гари 1999 г. в ЦЛЗ наибольшее количество всходов ели появилось на 5 – 6-й год, а в целом процесс заселения елью гари занял около 20 лет (Pukinskaya, 2024). Сходные сроки заселения гари елью приводят и другие авторы (Melehov, 1933; Fedorchuk, Dmitrov, 1971; Engelmark, 1993; Melehov et al., 2007). Высоты у.г. послепожарный подрост ели достиг в среднем за 15 лет. Исходя из этого, при датировке старой гари к возрасту на у.г. старшего дерева основного поколения ели мы прибавляли 20 лет.

Распространенный метод датировки пожаров по огневым поранениям в условиях южнотажных ельников ЦЛЗ неприменим. Примесь сосны здесь очень редка, а ели с пожарными шрамами не сохраняются (на 25-летней гари такие ели единичны и уже гнилые).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Почвенные прикопки в фоновых участках и под корнями выпавших деревьев верхнего яруса показали наличие углей на всех 22 обследованных пробных площадях. При этом много крупных углей обнаружено на 16 из них. Таким образом, все обследованные нами древостои чернично-сфагновых ельников – послепожарного происхождения.

Травяной покров и подлесок на пробных площадях. Травяно-кустарничковый покров в чернично-сфагновых ельниках довольно беден, в среднем – 7 видов на ПП. Всего на пробных площадях представлено 19 видов: *Carex digitata* L., *C. chondrorhiza* Ehrh. ex L. f., *C. globularis* L., *Dryopteris carthusiana* (Will.) H. P. Fuchs, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et, *Equisetum sylvaticum* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Linnaea borealis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Lycopodium annotinum* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Oxalis acetosella* L., *Rubus saxatilis* L., *Solidago virgaurea* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. Наибольший коэффициент участия имеют *V. myrtillus*, у которой он составляет 67%, и *V. vitis-idaea* (9%), у остальных видов он не превышает 3%. В моховом ярусе на всех ПП доминирует *Sphagnum girgensonii* Russ. Среднее проективное покрытие подлеска на пробных площадях (при первом обследовании) составляло 12%, доминирует *Sorbus aucuparia* L.

При сравнении современных доминантов напочвенного покрова с преобладающими видами, указанными в таксационных выделах лесоустройства 1939 г., заметно увеличение участия сфагнума и снижение – зеленых мхов, в том числе кукушкина льна. Так, из 12 ПП, по которым есть сравнимые данные, в 1939 г. на 4 ПП сфагнум указан «пятнами» или «латками», а еще на 4 ПП вовсе не упомянут, в то время как упомянуты в качестве доминантов «блестящие мхи» на 7 ПП и «политрихум» на 5 ПП. Сейчас на всех ПП доминирует *Sph. girgensonii*, его коэффициент участия составляет 86%, а суммарное участие *Hylocomium splendens* (Hedw.)

BSG, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Polytrichum commune* Hedw. – 8%. Такие изменения за 80 лет могут быть как результатом заболачивания, так и результатом постепенного восстановления напочвенного покрова после пожаров. Метеорологические исследования на территории ЦЛЗ за последние 30 лет показали устойчивую тенденцию к увеличению количества осадков и летних температур (Sergeev, Prokofieva, 2021).

Древостой и подрост на пробных площадях. По составу древостой 11 пробных площадей из 22 представляли собой ельники с небольшой примесью березы и осины, на 10 ПП примесь березы и осины была значительной (от 2 до 3 единиц в составе), на 1 ПП (9-2023) древостой был смешанный (табл. 3).

Большое участие пионерных пород в древостое указывает на крупные нарушения в прошлом. Однако небольшая продолжительность жизни березы и осины в ЦЛЗ и их фаутиность не позволяют датировать давние нарушения.

В древостоях 17 пробных площадей выражены по 1-2 основных поколения ели (табл. 4). При этом начальные радиальные приросты елей на у.г. и ход роста в

Таблица 3. Породный состав древостоя и еловый подрост на пробных площадях
Table 3. Species compositions of the tree stand and spruce undergrowth at the sample plots

№ ПП / No. of sample plot	Состав древостоя / Composition of the spruce stand		Год обследования / Year of our survey	Подрост ели / Spruce undergrowth	
	по таксации 1939 г. / according to the 1939 taxation	в год первого обследования / in the year of our first survey		Количество, тыс. шт./га / Quantity, thousand trees/ha	Высота, м / Height, m
ПП-2-2007	8Е1Б1Ос	9Е0.5Ос0.5Б	2007 2022	13.5	0.5–3(5) 5–6
ОУ-3-2012	7Е2Б1Ос	7Е3Ос	2008	25.6	0.3–3(4)
ОУ-1-2012	8Е2Ос	10Е+Б+Ос	2012	2	5–8
ПП-2-2012	8Е2Ос+Б	10Е+Ос+Б	2012	10	1–6
ОУ-2-3-2013	10Е+Б,С	8Е2Ос	2013	8–13	1.5–3
ОУ-5-2013	7Е3Ос	7Е3Ос+Б	2013	13.2	0.4–1.8
ОУ-6-2013	4Е3Ос3Б	8Е2Ос+Б	2013	14–20	0.5–2.5(6)
ОУ-1-2015	8Е2Ос	9Е1Б	2015	14	0.5–1.5
ОУ-9-2016	9Е1Б	9Е1Б	2016	8.4 16–20	1–5(8) 0.5–3
ОУ-12-2016	9Е1Ос+Б	10Е	2016	8	
ОУ-18-2016		8Е2Б	2016	10	0.2–1.5(2.5)
ОУ-19-2016	5Е3Б1Ос1Олч+Олс+Кл	10Е	2016	2	0.3–7
ОУ-15-16-2016	9Е1Ос	8Е2Ос	2016	7–12	0.5–1.5
ОУ-17-2016	8Е1Ос1Б	8Е2Ос+Б	2016 2023	12 17.5	0.5–4 1.4–7
ПП-9-2023	9Е1Б	3С3Б2Ос2Е	2023	5	0.2–2(8)
ПП-3-2008	9Е1Б	9.5Е0.5Б	2008	10	0.3–3
ОУ-1-2013	8Е2Б	7Е1.5Ос1.5Б	2013	7.6	1.5–5
ОУ-1-2-2016		10Е+Ос	2016	6	0.5–2.5(4)
ОУ-3-2016	8Е2Б	10Е+Ос	2016	6	0.5–4

Примечания. Е – *Picea abies*, Б – *Betula pendula*×*B. pubescens*, Ос – *Populus tremula* L. В графе «Подрост ели (Высота, м)» указан диапазон преобладающей высоты подроста, а в скобках – максимальная высота.

Notes. Е – *Picea abies*, Б – *Betula pendula*×*B. pubescens*, Ос – *Populus tremula* L. The column “Spruce undergrowth (Height, m)” indicates the range of the prevailing height of the undergrowth, with the maximum height in parentheses.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ НАРУШЕНИЙ ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВЫХ ЕЛЬНИКОВ

первые десятилетия указывают на послепожарное происхождение (рис. 4, а, б, г) основных поколений на 20 ПП и послеветровальное (см. рис. 4, в) – на 8 ПП (табл. 5).

Таблица 4. Возрастной состав древостоя на пробных площадях

Table 4. Age composition of the tree stand at the sample plots

№ ПП / No. of sample plot	Размер пробной площади, м ² / Size of the sample plot, m ²	Количество модельных елей, шт. / Number of model spruce, pcs.	Угли / Coals	Возрастной состав елового древостоя / Age composition of the spruce stand
ПП-2-2007	400	9	++	1E ₁₉₃ 1E ₁₂₉ 7E₉₉₋₁₁₃ 0.5 1.0 2.1
ОУ-3-2012	700	14	++	3E ₁₅₉₋₁₈₉ 10E₁₀₀₋₁₂₆ 1E ₆₉ 1.0 2.6 3.1
ОУ-1-2012	200	5	+	5E₁₀₁₋₁₃₀ 2.6
ПП-2-2012	400	5	+	1E ₂₁₉ 1E ₁₇₂ 3E₁₁₀₋₁₃₃ 3.0 1.2 1.9
ОУ-2-3-2013	1600	26	++	3E₂₀₀₋₂₀₈ 5E₁₈₀₋₁₉₀ 3E ₁₆₅₋₁₇₄ 3E ₁₄₄₋₁₅₇ 11E₁₁₄₋₁₃₄ 1E ₈₃ 1.8 2.1 1.1 1.2 1.7 3.2
ОУ-5-2013	1300	14	+	5E ₁₃₇₋₁₇₀ 3E ₁₁₅₋₁₂₅ 6E₈₇₋₁₁₂ 1.3 0.8 1.7
ОУ-6-2013	700	17	++	2E ₂₁₁₋₂₁₉ 15E₁₀₅₋₁₃₀ 1.3 1.7
ОУ-1-2015	2000	11	++	2E ₂₄₁₋₂₃₄ 3E ₁₅₈₋₁₈₀ 6E₁₅₀₋₁₂₈ 0.6 0.8 1.9
ОУ-9-2016	300	7	++	6E₁₃₇₋₁₅₇ 1E ₁₂₄ 1.3 1.2
ОУ-12-2016	200	5	+	5E₁₄₄₋₁₅₀ 1.7
ОУ-18-2016	600	8	++	2E ₂₁₄₋₂₄₇ 3E ₁₃₅₋₁₄₈ 3E ₁₁₈₋₁₂₇ 1.3 0.8 1.6
ОУ-19-2016	200	3	++	1E ₂₅₂ 2E ₁₄₄₋₁₅₀ 1.3 2.2
ОУ-15-16-2016	200	6	+	4E₁₉₀₋₁₉₇ 2E ₁₂₂₋₁₄₄ 1.9 1.3
ОУ-17-2016	600	5	+++	4E₁₂₅₋₁₄₆ 1E ₁₀₃ 1.0 3.5
ПП-9-2023	400	6	++	1E ₂₂₀ 2E ₁₄₇₋₁₅₀ 3E ₁₁₇₋₁₂₇ 1.8 1.1 2.5
ПП-3-2008	400	6	++	1E ₁₅₈ 3E ₁₃₇₋₁₄₆ 2E ₁₁₀₋₁₁₆ 0.7 1.3 0.7
ОУ-1-2013	200	10	+++	1E ₂₁₂ 1E ₁₇₆ 8E₁₃₈₋₁₁₆ 2.3 1.3 1.8
ОУ-1-2-2016	2300	15	+++	1E ₂₄₀ 4E₁₉₃₋₂₂₀ 8E₁₂₀₋₁₄₂ 2E ₁₁₀₋₁₁₇ 1.2 1.5 1.3 1.7
ОУ-3-2016	400	8	++	4E₁₈₀₋₂₀₅ 4E₁₃₈₋₁₅₀ 1.0 1.3

Примечания. В графе «Возрастной состав елового древостоя» перед буквой породы указано число моделей, после нее в нижнем регистре – возраст по керну, в нижней строке – радиальный прирост в 1-е 10 лет на у.г., см; жирным шрифтом выделены основные поколения; обозначения количества углей в графе «угли»: «+» – мало углей, «++» – много, «+++» – очень много.

Notes. In the column “Age composition of the spruce stand”, the number of models is indicated before the letter of the tree species, after it is the age of the core in lowercase, in the bottom line is the radial increase in the 1st 10 years at breast height, cm; the main generations are highlighted in bold; the number of coals in the column “coals”: “+” – few coals, “++” – much coals, “+++” – a lot.

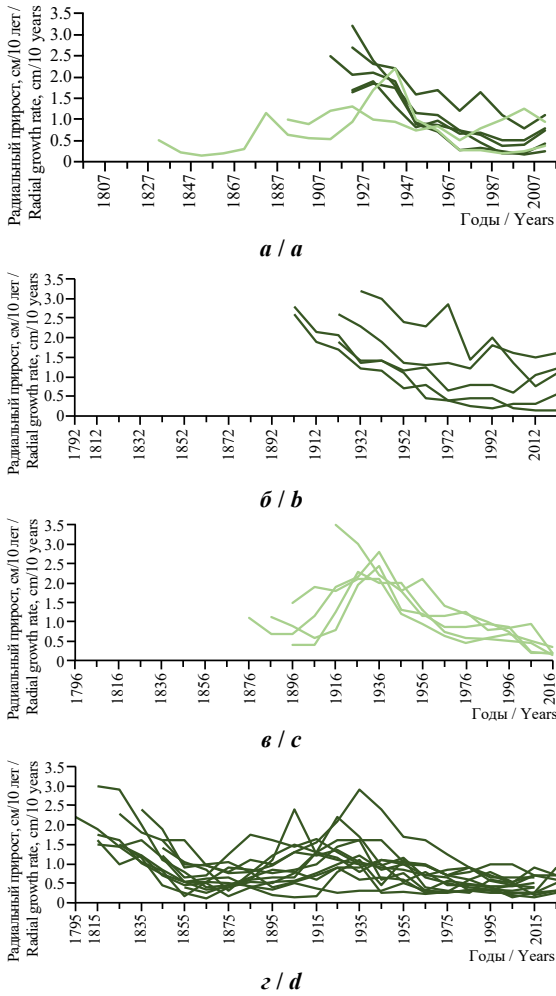


Рис. 4. Кривые хода роста елей верхнего яруса. Каждая линия отражает рост одного дерева (темно-зеленым цветом выделены послепожарные поколения): а – ПП-2-2007, б – ОУ-1-2012, в – ОУ-17-2016, з – ели 180 – 220 лет (сборный)

Fig. 4. Growth curves of the spruce trees of the upper layer. Each line reflects the growth of one tree (post-fire generations are highlighted in dark green): а – ПП-2-2007, б – ОУ-1-2012, в – ОУ-17-2016, д – spruces of 180–220 years old (from different sample plots)

рушений приходится на 1840 – 1870-е гг. (см. табл. 5). При этом из 18 ПП, на которых она выявляется по кернам елей, – на 8 ПП датировку пожаров (их десятиле-

Реконструкция истории нарушений по кернам выявила две волны пожаров. Первая волна пожаров пришлась на 1770 – 1780-е гг. Из 9 ПП с сохранившимися елями 180 – 220 лет, средние начальные приросты которых составляли ≥ 1.5 см / 10 лет, на 5 ПП сохранилось по несколько старых елей. Ход роста этих елей в начале жизни (нисходящие кривые) позволяет говорить о том, что они являются первым послепожарным поколением (на гари 1770-х гг.). На остальных 4 ПП сохранилось только по 1 такой ели. Однако, рассматривая начальный рост всех старых елей этих 9 ПП, можно увидеть, что все они также принадлежат к послепожарному поколению (см. рис. 4, з). При этом пробные площади расположены на маршруте длиной 4 км (см. рис. 1). Возможно, что первая волна пожаров затронула древостой и некоторых других ПП, но там или повторное выгорание было полным или выжившие деревья не дожили до наших дней. На 7 ПП сохранились ели 193 – 247 лет с начальными приростами, не превышающими 1.3 см / 10 лет. В основном это медленнорастущие деревья, которые обычно дольше всех сохраняются в древостое (Pukinskaya, 2009; Begović et al., 2023). По кернам признаки послепожарного поколения у этих деревьев отсутствуют.

Вторая волна пожарных нарушений приходится на 1840 – 1870-е гг. (см. табл. 5). При этом из 18 ПП, на которых она выявляется по кернам елей, – на 8 ПП датировку пожаров (их десятиле-

Таблица 5. Датировка выявленных крупных нарушений древостоя в XVIII и XIX вв. по кернам
Table 5. Dating of the revealed major disturbances of the stand in the 18th and 19th centuries by cores

№ ПП / No. of sample plot	Время нарушения / Date of disturbance										Лет от последнего нарушения на 2023 г. / Years from the last disturbance till 2023	Лет от последнего пожара на 1939 г. / Years from the last fire till 1939	Состояние древостоя на 2023 г. / State of the stand for 2023						
	1740-е	1750-е	1760-е	1770-е	1780-е	1790-е	1800-е	1810-е	1820-е	1830-е									
ПП-2-2007											150	65	CB / TW						
OY-3-2012											150	73	CB / TW						
OY-1-2012											160	77	OY / GD						
ПП-2-2012											160	80	HV / ND						
OY-2-3-2013											150	66	CY / TD						
OY-5-2013											140	57	н.д. / n.d.						
OY-6-2013											160	76	OY / GD						
OY-1-2015											180	94	CY / TD						
OY-9-2016											180	99	OY / GD						
OY-12-2016											180	93	CY / TD						
OY-15-16-2016											120	140	CY / TD						
OY-17-2016											120	н/д	CY / TD						
OY-18-2016											150	70	CY / TD						
OY-19-2016											180	93	н.д. / n.d.						
ПП-9-2023											150	63	HV / ND						
ПП-3-2008											120	н/д	OY / GD						
OY-1-2013											120	84	OY / GD						
OY-1-2-2016											120	84	CY / TD						
OY-3-2016											120	93	OY / GD						
Кол-во ПП с на- рушениями / Number of sam- ple plot with vio- lations	1	0	0	2	3	1	0	0	1	0	5	2	4	4	1	0	6	-	-

Примечание. CB – сплошной ветровал, CY – сплошное усыхание, OY – очаговое усыхание, HU – не усыхает, н/д – нет данных; ■ – гари, ■ – гари, датированные по 2 или более признакам, ■ – ветровалы.
Note. TW – total windfalls, TD – total drying, GD – group drying, ND – not drying, n.d. – no data; ■ – burning; ■ – burning, dated by 2 or more signs; ■ – windfalls.

тия) можно считать наиболее точной. Она основана на наличии предварительного и последующего возобновления ели, а на ПП-9-2023 также на возрасте осины и сосны. На остальных датировка приблизительная, основанная на времени появления последующего возобновления ели, которое при удаленности от источника семян может заселять пожарище в течение 30 лет (Melehov, 1948). Но даже если ориентироваться только на точно датированные гари, можно утверждать, что вторая волна включала пожары разных лет.

По-видимому, во вторую волну пожары на обследованном участке заповедника были менее интенсивными, чем в первую, так как при наличии на пробных площадях большого количества углей (на 14 из 18 ПП с выявленными пожарами XIX в.) одновременно присутствует значительное количество допожарных елей (на 13 из 14 ПП), что и позволило нам выявить гари XVIII в.

Нанесенные на план ПП с датированными нами гарями XVIII в. располагаются на обследованном участке в трех местах маршрута (см. рис. 1). При этом гари XIX в. соседствуют или накладываются на гари XVIII в. На 9 ПП, на которых выявлены две гари, интервал между пожарами составил от 50 до 90 лет (в основном – 80 лет), то есть во вторую волну пожаров горели молодые леса.

Примечательно, что большинство крупных нарушений в горных еловых лесах западной Европы приходится на этот же период (1760 – 1790 и 1840 – 1870) (Svoboda et al., 2011; Čada et al., 2013; Janda et al., 2017). В Национальном парке Шумава (Чехия), где пожары на протяжении тысячелетия были редки, пики пожаров приходятся также на 1770-е и 1840-е гг. (Carter et al., 2018; Kuosmanen et al., 2020).

Третья волна выявленных нарушений происходила на рубеже XIX – XX вв. Древостои 8 ПП были нарушены массовыми ветровалами в 1900-х гг. на двух участках маршрута (см. рис. 1).

Крупные нарушения древостоев заповедника начала XX в. отражены в таксационных описаниях 1939 г., а с 1930-х гг. они уже фиксировались в трудах заповедника. Сопоставляя исторически датированные крупные нарушения XX в. и динамику роста елей в чернично-сфагновых ельниках, можно сказать, что признаки крупных нарушений присутствуют только с конца 1980-х гг., в период массовых ветровалов. На древостоях 6 ПП (из 22) сказались ураганы 1987 и 1996 гг. На этих ПП 24% елей резко увеличили прирост по радиусу. Признаки других крупных нарушений (например, засух 1939 и 1972 гг., ветровала 1969 г. и др.) отсутствуют.

Современная история нарушений на 9 ПП (из 20) закончилась к 2023 г. сплошным усыханием елового древостоя, на 2 ПП – сплошным ветровалом (в августе 2017 и апреле 2018 гг.). На 7 ПП еловый древостой подвергся диффузно-очаговому усыханию и частично сохранился. Период, прошедший от последнего нарушения до частичной или полной гибели древостоя, составил от 120 до 180 лет, в среднем – 150 лет.

Непосредственной причиной усыхания ели в обследованных чернично-сфагновых ельниках явилась вспышка численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.), небольшие очаги которого мы обследовали начиная с 2011 г., но к 2019 г. усыхание стало сплошным. Однако предпосылкой усыхания стала общая ослабленность еловых древостоев. По нашим наблюдениям, в 2016 г. на обследуемом 4-кило-

метровом маршруте практически все ели верхнего яруса были сильно ослабленными (слабая охвоенность кроны, низкие приросты побегов и др.).

На 2 ПП усыхания ели до последнего времени не происходило. Древостой обеих ПП пережили 2 пожара (1770 – 1780 и 1860 – 1870 гг.). Со времени последнего нарушения на них прошло 150 – 160 лет. На одной из них (ПП 9-2023) – смешанный лес, на второй (ПП 2-2012) – ельник почти без примеси. Общей чертой этих ПП является относительно равномерное распределение деревьев по возрасту, без выраженного преобладания одного поколения.

По количеству углей пробные площади в старых чернично-сфагновых ельниках резко отличаются от обследованной нами ранее гари 1999 г. в ЦЛЗ, на которой в 30% проб угли отсутствовали, а крупные угли попадались редко (Pukinskaya, 2024). Этот пожар прошел по сильно нарушенному ветровалами древостою и послеветровальным молоднякам. Также мало углей было на обследованных нами гарях начала XX в., датированных в материалах лесоустройства. Этим пожарам тоже предшествовал период ветровалов (1890-х – 1900-х гг., реконструкция). На пробных площадях чернично-сфагновых ельников обилие крупных и средних углей, обнаруженных нами в прикопках, свидетельствует о большом количестве сухой крупномерной древесины на момент пожара, то есть в первую волну пожаров, по-видимому, горел сухостой ели. Если это предположение верно, то интервал между массовыми усыханиями древостоя ели составил 250 лет.

В общей сложности, реконструкция нарушений древостоя по годичным кольцам модельных елей пробных площадей со второй половины XVIII в. и до начала XX в. выявила 10 десятилетий пожарных нарушений и 1 – ветровальное (см. табл. 5). За эти 170 лет пожарные нарушения древостоя происходили 1 раз в 50 – 90 лет, а в XX в. интенсивных пожаров на пробных площадях не было. По данным М. А. Софронова и А. Д. Вакурова, средний оборот огня в неосвоенном лесу составляет 50 – 100 лет (Sofronov, Vakurov, 1981).

Крупные ветровальные нарушения в ЦЛЗ за рассматриваемый период участились, – за первые 170 лет выявлен 1 ветровал (реконструкция), за последующие 120 лет, на этом же участке, произошло 3 ураганных вывала (1987, 1996 и 2017 / 2018 гг.). Снижение частоты пожаров и увеличение частоты ветровалов связано с динамикой послепожарных древостоев (молодняки чаще горят, чем вываливаются ветром) и с климатическими изменениями. Редкость пожаров в XX в. можно рассматривать как косвенное свидетельство антропогенного происхождения большинства старых гарей. В целом при такой частоте крупных нарушений разновозрастная структура елового древостоя, которая определяет его устойчивость, сформироваться не успевает. По мнению А. В. Пугачевского, для достижения относительно разновозрастной структуры необходимо 200 лет от начала демутации (Pugachevsky, 1992). В этих условиях устойчивость заключается в способности ельника к самовосстановлению древостоя с относительно непрерывным доминированием ели. К такому же пониманию устойчивости древостоев пришли Stevens-Rumann с соавторами, изучавшие хвойные леса Скалистых гор США (Stevens-Rumann et al., 2017).

Демутации после крупных нарушений обычно начинаются с доминирования в древостое пионерных лиственных пород. Длительность этой стадии, например на Урале, составляет более 100 – 120 лет (Aleinikov et al., 2018; Braslavskaya et al., 2022). По данным М. Е. Ткаченко и А. А. Корчагина (Tkachenko, 1911; Korchagin, 1954), ель редко заселяется на гари в качестве пионерной породы. Тем не менее, по материалам лесоустройства 1939 г., в выделах, на которых располагаются наши ПП, только в 1 выделе указан смешанный березо-осиново-еловый лес, в остальных – ель составляла от 7 до 10 единиц в составе древостоя. При этом к 1939 г. от последнего выявленного пожара прошло от 60 до 100 лет (в среднем 80, см. табл. 5), то есть в условиях ЦЛЗ, при неполном выгорании, через 60 – 100 лет ель уже преобладала в древостоях.

По результатам исследований бореальных лесов Северной Америки, с увеличением частоты пожаров ухудшается послепожарное возобновление темнохвойных пород в пользу сосны и широколиственных (Baltzer et al., 2021). Как показали другие исследователи Канады, для успешного восстановления сосново-еловых лесов без смены пород необходимо, чтобы выгоревшие хвойные древостои были старше 70 лет (Johnstone, Chapin, 2006). Все эти авторы сходятся на том, что обусловленное потеплением климата учащение пожаров ведет к замене хвойных лесов лиственными.

В настоящее время древостой чернично-сфагновых ельников имеет хорошие перспективы самовосстановления. На 20 ПП (из 22) достаточное количество елового подроста (5 тыс. шт./га и более, см. табл. 3) и его хорошая жизнеспособность позволяют предполагать восстановление елового древостоя на месте усохшего массива чернично-сфагновых ельников без смены пород.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Наше исследование показало, что все древостои чернично-сфагновых ельников исследованного массива (площадью 7 км²) – послепожарного происхождения.

2. Реконструкция истории нарушений по кернам ели свидетельствует о том, что обследованная территория подвергалась пожарам высокой интенсивности в 1770 – 1780-е гг. и 1840 – 1870-е гг. Кроме того, часть древостоев испытала крупные ветровальные нарушения в 1900-х гг. (реконструкция), а также в 1987, 1996 и 2017 / 2018 гг. С 2010 по 2023 г. древостои 80% пробных площадей подверглись короедному усыханию, и более половины из них усохли полностью. Мы предполагаем, что возникновению рассматриваемых древостоев также предшествовало массовое усыхание ели около 250 лет назад.

3. За последние 250 лет прослеживается снижение частоты пирогенных нарушений и увеличение ветровальных. Пожары от молний в ЦЛЗ редки, а с профилактикой пожаров иного происхождения охрана заповедника успешно справляется. Редкость пожаров со второй половины XX в. – очевидный результат охраны заповедной территории.

4. Как показала реконструкция, период от последнего выявленного крупного нарушения до частичной или полной гибели древостоя (в настоящее время) состав-

вил в среднем 150 лет. Судя по таксационным описаниям 1939 г. в древостоях 17 из 20 ПП (85%) ель доминировала уже через 70 лет после крупного нарушения (в основном после пожара), а в дальнейшем, за последующие 80 лет, соотношение ели и лиственных пород в древостое изменилось с 8:2 до 9:1. В моховом покрове за этот период произошла смена доминантов – кукушкина льна на сфагнум.

5. За 250-летнюю историю обследованного елового массива разновозрастная структура древостоя не была достигнута. Через 150 лет после последних крупных нарушений в возрастной структуре выделяются два основных поколения ели, то есть на южной границе таежной зоны, говоря об устойчивости коренных древостоев, можно вести речь только об устойчивом (непрерывном) существовании ельника на данной территории, которое определяется возможностью его самовозобновления.

6. На данной территории чернично-сфагновые ельники являются рефугиумами ели и в случае крупных нарушений способствуют быстрому восстановлению елового древостоя. Основой самовосстановления ельников на месте погибших древостоев является предварительный подрост. Количество подроста ели хорошей жизнеспособности на подавляющем большинстве пробных площадей достаточно для восстановления ельника без смены пород при непожарных нарушениях.

7. В настоящее время леса Центрально-Лесного заповедника сильно разрежены ветрами; образовались большие площади еловых молодняков на месте ветровалов, а также участки массового усыхания ели. Такие леса наиболее горимы. По данным И. С. Мелехова с соавторами, одним из наиболее пожароопасных является период формирования хвойных молодняков (из-за низко прикрепленной кроны) (Melehov et al., 2007). Опасность пожара усугубляется повышением летних температур на фоне потепления климата, поэтому на современном этапе естественной динамики еловых лесов ЦЛЗ крайне важна охрана леса от огня.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abrazhko V. I. Water stress in spruce forest communities in the central part of the Russian Plain. *Botanicheskii zhurnal*, 1988, vol. 73, no. 4, pp. 563–573 (in Russian).
- Alenikov A. A., Tyurin A. V., Grabarnik P. Ya., Efimenko A. S. Features of the stand and deadwood in postfire aspen and birch forests in Northern Urals. *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol 11, iss.7, pp. 789–801. <https://doi.org/10.1134/S1995425518070132>
- Baltzer J. L., Day N. J., Walker X. J., Greene D., Mack M. C., Alexander H. D., Arseneault D., Barnes J., Bergeron Y., Boucher Y., Bourgeau-Chavez L., Brown C. D., Carrière S., Howard B. K., Gauthier S., Parisien M.-A., Reid K.A., Rogers B. M., Roland C., Sirois L., Stehn S., Thompson D. K., Turetsky M. R., Veraverbeke S., Whitman E., Yang J., Johnstone J. F. Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, vol. 118, no. 45, article no. e2024872118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024872118>
- Begović K., Schurman J. S., Svitok M., Pavlin J., Langbehn T., Svobodová K., Mikoláš M., Janda P., Synek M., Marchand W., Vitková L., Kozák D., Vostarek O., Čada V., Bače R., Svoboda M. Large old trees increase growth under shifting climatic constraints: Aligning tree longevi-

ty and individual growth dynamics in primary mountain spruce forests. *Global Change Biology*, 2023, vol. 29, iss. 1, pp. 143–164. <https://doi.org/10.1111/gcb.16461>

Braslavskaya T. Yu., Geraskina A. P., Aleinikov A. A., Sibgatullin R. Z., Belyaeva N. V., Ukhova N. L., Korotkov V. N., Shilov D. S., Lugovaya D. L., Smirnova O. V. Long-term effect of wildfires on vascular plant and soil invertebrate diversity in primary fir-spruce forests of the Ural mountains (North Eurasia). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2022, vol. 7, no. 1, pp. 1–26. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-1-5>

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.037>

Carter V. A., Moravcová A., Chiverrell R. C., Clear J. L., Finsinger W., Dreslerová D., Halsall K., Kuneš P. Holocene-scale fire dynamics of central European temperate spruce-beech forests. *Quaternary Science Reviews*, 2018, vol. 191, pp. 15–30. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.05.001>

Engelmark O. Early post-fire tree regeneration in a Picea–Vaccinium forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 1993, vol. 4, iss. 6, pp. 791–794. <https://doi.org/10.2307/3235616>

Fedorchuk V. N., Dmitrov V. D. Normative-balance method of accounting for natural forest regeneration when determining appropriate volumes of reforestation measures. In: Chertovsky V. G., ed. *The State of Regeneration and Ways of Forming Young Stands on Concentrated Clearings in the North-West of the European Part of the USSR: Abstracts of reports to the All-Union Conference*. Arkhangelsk, Arkhangelsk Institute of Forestry and Forest Chemistry Publ., 1971, pp. 101–103 (in Russian).

Fisichelli N. A., Frelich L. E., Reich P. B. Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures. *Ecography*, 2014, vol. 37, iss. 2, pp. 152–161. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00197.x>

GOST 18486-87. *State Standard of the USSR. Forestry. Terms and Definitions*. Moscow, Izdatel'stvo standartov, 1988. 17 p. (in Russian).

Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., Jaloviar P., Jasík M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M. H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>

Johnstone J. F., Chapin F. S. Fire interval effects on successional trajectory in boreal forests of northwest Canada. *Ecosystems*, 2006, vol. 9, iss. 2, pp. 268–277. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>

Karpov V. G., Shaposhnikov E. S. Spruce forests of the territory. In: *Regulation Factors of Spruce Forest Ecosystems*. Leningrad, Nauka, 1983, pp. 7–31 (in Russian).

Korchagin A. A. The impact of fires on forest vegetation and its recovery after fires in northern Europe. *Proceedings of the Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. Series III (Geobotany)*, 1954, iss. 9, pp. 75–149 (in Russian).

Kuosmanen N., Čada V., Halsall K., Chiverrell R. C., Schafstall N., Kuneš P., Boyle J. F., Knížek M., Appleby P. G., Svoboda M., Clear J. L. Integration of dendrochronological and palaeoecological disturbance reconstructions in temperate mountain forests. *Forest Ecology and Management*, 2020, vol. 475, article no. 118413. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118413>

Lorimer C. G., Frelich L. E. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, vol. 19, no. 5, pp. 651–663. <https://doi.org/10.1139/x89-102>

Malakhova E. G., Lyamtsev N. I. Extent and structure of Moscow region spruce forest die-back in 2010–2012. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*, 2014, no. 207, pp. 193–201 (in Russian).

Maslov A. A. Dynamic trends in protected forests in the central Russian Plain and analysis of the causes of succession dynamics in plant populations. In: *Population Ecology: Structure and dynamics: Proceedings of the All-Russian conference*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS Publ., 1995, pt. 2, pp. 643–655 (in Russian).

Melekhov I. S. On forest regeneration on burnt areas. *Lesnoe khozyaistvo i lesokhozyaystvo*, 1933, no. 10, pp. 30–33 (in Russian).

Melekhov I. S. *The Impact of Fires on Forests*. Moscow, Leningrad, Goslestekhzdat, 1948. 126 p. (in Russian).

Melekhov I. S., Dusha-Gudym, S. I., Sergeeva, E. P. *Forest Pyrology*. Moscow, Moscow State Forest University Publ., 2007. 296 p. (in Russian).

Pugachevsky A. V. *Spruce Price Populations: Structure, Dynamics, Regulatory Factors*. Minsk, Nauka i Tekhnika, 1992. 204 p. (in Russian).

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

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

Pukinskaya M. Yu. *Picea abies* growth at initial stages of formation of nemoral spruce forests (piceeta composita) in the Central Forest Nature Reserve. *Botanical Journal*, 2020a, vol. 105, no. 10, pp. 981–993 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813620100075>

Pukinskaya M. Yu. On the origin of nemoral spruce forest stands in the Central Forest Reserve. *Botanical Journal*, 2020b, vol. 105, no. 12, pp. 1191–1206 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813620120157>

Pukinskaya M. Yu. Tree species change in nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve. *Biology Bulletin*, 2021, vol. 48, iss. 10, pp. 180–91. <https://doi.org/10.1134/S1062359021100216>

Pukinskaya M. Yu. Restoration of stand on the site of burnt spruce forest in the Central Forest Reserve. *Botanical Journal*, 2024, vol. 109, no. 2, pp. 1132–1154 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813624020023>

Safronova I. N., Yurkovskaya T. K. Zonal regularities of vegetation cover on plains of the European Russia and their cartographic representation. *Botanical Journal*, 2015, vol. 100, no. 11, pp. 1121–1141 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813615110010>

Seidl R., Honkaniemi J., Aakala T., Aleinikov A., Angelstam P., Bouchard M., Boulanger Y., Burton Ph. J., Grandpré L., Gauthier S., Hansen W. D., Jepsen J. U., Jöngiste K., Kneeshaw D. D., Kuuluvainen T., Lisitsyna O., Makoto K., Mori A. S., Pureswaran D. S., Shorohova E., Shubnitsina E., Taylor A. R., Vladimirova N., Vodde F., Senf C. Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. *Ecography*, 2020, vol. 43, iss. 7, pp. 967–978. <https://doi.org/10.1111/ecog.04995>

Sergeev A. R., Prokofieva N. B. Changes in air temperature and the quantity of precipitation in the territory of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve in the last 30 years. *Herald of Tver State University. Series: Geography and Geoecology*, 2021, no. 4, pp. 84–92 (in Russian). <https://doi.org/10.26456/2226-7719-2021-4-84-92>

Sofronov M. A., Vakurov A. D. *Fire in the Forest*. Novosibirsk, Nauka, 1981. 124 p. (in Russian).

Stevens-Rumann C. S., Kemp K. B., Higuera Ph. E., Harvey B. J., Rother M. T., Donato D. C., Morgan P., Veblen Th. T. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. *Ecology Letters*, 2017, vol. 21, iss. 2, pp. 243–252. <https://doi.org/10.1111/ele.12889>

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>

Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. X. *Practical Geobotany (Analysis of Plant Community Composition): Textbook*. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2015. 166 p. (in Russian).

Tkachenko M. E. Forests of the North: From Forestry Research in the Arkhangelsk Province *Trudy po lesnomu opytному delu v Rossii (St. Petersburg)*, 1911, iss. 25. 25 p. (in Russian).

Volkov V. P., Shaposhnikov E. S. Southern taiga-type sphagnum-blueberry forest: Structure and dynamics. In: Zheltukhin A. S., ed. *Long-term Processes in the Natural Complexes of Russian Nature Reserves: Materials from the All-Russian scientific conference dedicated to the 80th anniversary of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve*. Velikie Luki, Central Forest State Reserve Publ., 2012, pp. 216–223 (in Russian).

Reconstruction of the disturbances history of blueberry-sphagnum spruce forests in the Central Forest Reserve

M. Yu. Pukinskaya

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

Received: August 19, 2024 / revised: June 28, 2025 / accepted: June 30, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: The paper presents a study of blueberry-sphagnum spruce forests (from *Picea abies* (L.) H. Karst.) in the Central Forest Reserve (Tver region, southern taiga). The sample plots covered 7 km² of forest. Coals were found under the roots of fallen trees in all the test areas. Reconstruction of the history of disturbances based on spruce cores showed that the surveyed area was subjected to high-intensity fires in the 1770s–1780s and 1840s–1870s. In addition, part of the spruce forest experienced major wind disturbances in the 1900s (reconstruction), as well as in 1987, 1996 and 2017/2018, as well as the mass drying of spruce in the 2010s and 2020s. Over the past 250 years, there has been a decrease in the frequency of pyrogenic disturbances and an increase in wind damage. The rarity of fires since the second half of the 20th century is an obvious result of the strict protection of the reserve. The period from the last detected major disturbance to the partial or complete death of the stand (currently) averaged 150 years. Judging by the taxation descriptions of 1939, in the stands of 17 out of 20 sample plots (85%), spruce dominated 70 years after a major disturbance (mainly after a fire), and later, over the next 80 years, the ratio of spruce and small-leaved tree species in the stand changed from 8:2 to 9:1. In the moss cover during this period, there was a change of dominants, namely, *Polytrichum commune* Hedw. to *Sphagnum girgensohnii* Russ. Over the 250-year history of the surveyed spruce massif, the structure of the stand of different ages has not been achieved. 150 years after the last major violations, two main generations of spruce are distinguished in the age structure. That is, on the southern border of the taiga zone, speaking about the stability of primary stands, we can only talk about the stable (continuous) existence of a spruce forest in this territory, which is determined by the possibility of its self-renewal. Currently, in the Central Forest Reserve there are large areas of spruce young trees at the place of hurricane falls and areas of complete drying of the spruce stand. Such forests are the most fire-prone. Therefore, at the present stage of the dynamics of the spruce forests in the Central Forest Reserve, it is extremely important to protect the forest from fires.

Keywords: dynamics of spruce forests, reconstruction of the disturbance history of stands, *Picea abies* (L.) H. Karst., Central Forest Reserve, pyrogenic successions

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).

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

ORCID and e-mail address: Mariya Yu. Pukinskaya: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, pukinskaya@gmail.com.

М. Ю. Пукинская

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the disturbances history of blueberry-sphagnum spruce forests in the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 461–480 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-461-480>