УДК 630.18:582.475:630.55:630.43(470.13-924.82)

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПОЖАРОВ В СОСНЯКАХ СЕВЕРНОГО ПРИУРАЛЬЯ (Республика Коми)

Кутявин И. Н., Манов А. В.

ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru

Приводятся результаты исследований формирования возрастной структуры постпирогенных древостоев сосняков, развивающихся в условиях Северного Приуралья (Республика Коми). В фитоценозах сосняков при воздействии периодических пожаров различной интенсивности формируются древостои трех типов возрастной структуры: ступенчато-разновозрастные, условно-разновозрастные и относительно-разновозрастные с демутационными фазами динамики. Постпирогенные древостои накапливают от одного до пяти поколений деревьев сосны. С увеличением числа поколений в древостоях увеличиваются коэффициенты варьирования возраста от 5.4 до 58.0%. Формирование одного поколения в древостоях сосняков после пожара может растягиваться до 60–70 лет. Показано, что количество поколений и растянутость возраста деревьев каждого поколения зависит от частоты и интенсивности проходящих по территории лесных пожаров. Проведенный анализ связи варьирования возраста с диаметром стволов деревьев позволяет разграничивать типы возрастной структуры и прогнозировать их дальнейшие изменения возрастной структуры.

Ключевые слова: средняя тайга, сосна обыкновенная, возрастная структура древостоев, пожары, Северное Приуралье.

DOI: 10.34078/1814-0998-2020-3-47-59

ВВЕДЕНИЕ

Накопление знаний по динамике закономерностей развития фитоценозов является основой исследований лесных экосистем. Возрастная структура древостоев позволяет раскрыть историю развития лесных насаждений, понять лесообразовательные и ростовые процессы, а также способствует определению путей устойчивого управления лесными ценозами (Wallenius et al., 2002; James et al., 2007; Седых, 2009; Pimont et al., 2011; Garet et al., 2012; Кузьмичев, 2013; и др.). Этот показатель поможет ответить и на вопрос о количестве накопленного углерода в определенный момент развития лесных фитоценозов (Kilpeläinen et al., 2017).

Лесные пожары являются одними из основных факторов, определяющих динамику структуры бореальных лесов (Niklasson, Granström, 2000; Bowman et al., 2013). Огонь в жизни леса занимает особое место, где, с одной стороны, он частично или полностью уничтожает фитоценоз, с другой – после пожара происходит переформи-

рование и обновление состава древостоев, повышается плодородие почв, что, в свою очередь, благоприятно влияет на появление новых поколений сосны. Как естественное и неотъемлемое условие формирования лесных экосистем пожар выполняет существенную роль в лесообразовательном и эволюционном процессах (Мелехов, 1948; Побединский, 1965; Санников, 1992; Семенов и др., 1998; Kuuluvainen et al., 2002; Wallenius et al., 2002; Pimont et al., 2011 и др.). По исследованиям Г. Е. Комина (1967), А. И. Бузыкина (1965), С. С. Зябченко (1984), П. М. Ермоленко (1987), О. Engelmark (1998), Т. Kuuluvainen, S. Rouvinen (2000) и др. выявлено, что возрастная структура древостоев естественно развивающихся сосняков зависит от повторяемости и интенсивности лесных пожаров. Большой теоретический интерес представляют исследования развития леса под влиянием пожаров в пространственном и временном аспектах для конкретного региона (Фурьев, 1996; Манов, Кутявин, 2018). Сохранение коренных таежных ландшафтов на заповедных территориях невозможно без поддержки пожаров естественного происхождения (от молний). Отмечено (Громцев, 2007), что для сохра-

нения спонтанного развития тайги, в частности светлохвойной, необходимо разрабатывать меры по допуску и контролю пожаров на охраняемых участках.

В работе Г. Е. Комина (2003) дается обзор исследований, посвященных процессам смен возрастной структуры древостоев. Предложена более простая схема формирования возрастной структуры леса при лесовосстановительных сменах леса, разработанная ранее И. В. Семечкиным (1970). Г. Е. Комин отмечает расхождение мнений у большинства исследователей, по вопросу, какие древостои или поколения относить к одновозрастным, какие к разновозрастным, как на уровне древостоя, так и поколений. Выявлено, что нет единой обобщенной схемы типизации возрастной структуры. В статье автор выдвигает гипотезу о длительности периода восстановительных смен древесных пород до стадии абсолютно-разновозрастной структуры или до стадии девственного леса. Таким образом, исследования возрастной структуры древостоев на отдельных этапах формирования сообществ под воздействием различных факторов являются основой для прогнозирования развития бореальных экосистем в том или ином регионе.

Цель статьи – дать оценку формирования возрастной структуры в древостоях сосняков, пройденных пожарами различной давности и интенсивности в условиях Северного Приуралья.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования структуры древостоев постпирогенных сосняков выполнены в Западно-Уральском таежном районе, в бассейне верхнего и среднего течения р. Печора (Республика Коми). В целях ведения мониторинга за динамикой строения, структуры, продуктивности и состояния древостоев в сосняках, нарушенных пожарами различной давности, было заложено 18 постоянных пробных площадей (ППП) в лишайниковом, брусничном, черничном и багульниковом типах леса. Древесный ярус исследуемых сосняков имеет как чистый, так и смешанный состав. При доминировании в нем сосны (*Pinus sylvestris* L.) присутствуют кедр (*Pinus sibirica* Du Roi), ель (*Picea obovata* Ledeb.), береза (*Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth.), осина (*Populus tremula* L.), единично встречается лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.). Запас стволовой древесины растущих деревьев изменяется в диапазоне от 78 до 367 м³/га⁻¹. Абсолютная полнота древостоев варьирует от 8.5 до 27.7 м²/га⁻¹. Сосняки представлены III–Va классами бонитета. Объемы мертвой стволовой древесины достигают 47% от общего запаса древесины, что говорит о накоплении свежих сухостойных деревьев после пожара

или интенсивном отпаде деревьев старых поколений сосны (табл. 1).

ППП заложены по общепринятым нормативным требованиям (ОСТ 56-69-83, 1983). Размер ППП (0.25–0.5 га) зависел от числа стволов доминирующего вида деревьев: 150–200 в спелых, 120–150 экз. в перестойных насаждениях (Общесоюзные..., 1992). Для оценки возрастной структуры древостоев на каждой ППП у 30–120 деревьев доминирующей породы и у 15–30 деревьев сопутствующих древесных пород из разных ступеней толщины при помощи возрастного бурава отбирали керны с одновременным измерением диаметра и высоты дерева. Керны отбирали у комля или на высоте 1.3 м при наличии сердцевинной гнили в нижней части ствола. Для датирования пожаров выбирали деревья с наиболее выраженными пожарными подсушинами. С модельных деревьев брали спилы, а с перестойных – керны с четырех сторон, в том числе и с мертвой (обгоревшей) части ствола. Подготовку древесных образцов проводили в лабораторных условиях по методике (Шиятов и др., 2000). Датировка возраста и даты пожаров на подготовленных образцах древесины проведена при помощи программ CDendro и Coorecorder, а также установки LINTAB с использованием компьютерных программ TsapWin и COFECNA (Rinn, 1996; Grissino-Mayer, 2001).

Типы возрастной структуры постпирогенных сосняков даны по Г. Е. Комину, И. В. Семечкину (1970) и С. А. Дыренкову (1984). При оценке возрастной структуры древостоев в первую очередь был проанализирован возрастной состав деревьев сосны на ППП, далее раскрыты поколения, охарактеризована их структура и дана характеристика возрастной структуры в целом.

«Поколение леса – это одновозрастная часть сложного разновозрастного древостоя, диапазон возрастов которой не превышает двух классов возраста» (Лесная энциклопедия, 1986). В Лесной энциклопедии 2006 г. данный термин отсутствует. На наш взгляд, он больше подходит для глазомерной таксации с выделением возрастных групп (молодняки, средневозрастные, приспевающие, спелые и перестойные). Мы выделяли поколения согласно распределению количества деревьев по возрасту, где за поколение принималась возрастная группа, сформировавшаяся в результате «скачка» возобновления от момента накопления деревьев в древостое до его затухания, возникающего при определенных благоприятных условиях после влияния какого-либо экзо- или эндогенного фактора (пожар, ветровал, естественное изреживание). Согласно Г. Е. Комину, И. В. Семечкину (1970), древостои классифицировались как одновозрастные при амплитуде колебания возраста в поколении, не выходящем за

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев сосняков

Table 1. Taxation characteristics of pine stands

№ ППП	Состав древостоев	Средние		Количество деревьев, шт./га ⁻¹		Запас стволовой древесины, м³/га ⁻¹		Абсолютная полнота, м²/га ⁻¹
		диаметр, см	высота, м	живых	сухих	живых	сухих	
Лишайниковые								
11	10С ед. Б	26	13.8	408	63	163.0	10.5	22.5
17	8С2Б ед. Лц	10.7	10.8	1235	20	86.4	1.9	13.1
Бруснично-лишайниковые								
5	10С	27.6	16.2	383	68	202.6	20.6	24.5
9А	10С	14.3	14	1192	56	177.1	28.5	21.6
9Б	10С	13.3	12.3	1092	104	165.6	29.2	22
14	10С	29.2	19.6	96	71	78.0	67.8	8.5
15	10С + Б	17.8	16.3	640	5	153.9	7.8	18.3
18	10С	18.1	18.4	980	64	242.2	9.0	27.7
Лишайниковые каменистые								
2	5С2Ос1К1Е1Б	27.8	17.7	352	80	127.6	26.7	12.8
3	4С3К1Е1Б1Ос	23.8	11.8	484	56	92.3	7.2	8.5
Зеленомошно-лишайниковые								
7	10С ед. Е, Б	29.6	20.7	400	32	211.8	9.5	23.2
13	10С ед. Е, К	17.8	18.2	909	133	234.0	39.9	26.0
Брусничные								
1	10С	39.1	20.8	170	60	210.0	20.8	21
12	9С1Е + К, Б	26.6	18.3	663	47	216.2	12.4	24.9
21	10С + Лц ед. Б	30	18.2	320	104	220.2	32.9	23.2
Черничные								
4	9С1Е+Б	50.0	23.4	456	28	367.3	38.6	24.6
10	10С ед. Е, Б	25.0	21.6	603	120	271.0	113.9	24.7
Багульниковый								
6	10С + К ед. Б	21.5	14	476	165	137.5	31.5	18.2

Примечание. С – сосна, К – кедр, Е – ель, Б – береза, Ос – осина.

пределы одного класса возраста, и разновозрастные, состоящие из двух и более классов возраста, но образованные одним поколением. При непрерывном потоке поколений, например, в абсолютно- или циклично-разновозрастных древостоях, выделение таких поколений затруднено, поэтому они выделялись условно.

Статистический анализ проведен по методическим рекомендациям И. И. Гусева (2002). Для наиболее развернутого статистического анализа показателей возрастной структуры по поколениям использован метод описания Б. А. Семенова с соавторами (1998). Оценка коэффициента вариации возраста (C_v) дана по следующим градациям: малая изменчивость – $C_v < 10$, средняя – $C_v = 10-30$, большая – $C_v > 30\%$ (Тюрин, 1961). Для оценки процессов, происходящих внутри древостоев, нами проанализированы показатели асимметрии (A) и эксцесса (E) (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования структуры древостоев сосняков северного Приуралья были начаты в 2007 г.,

и некоторые результаты были опубликованы ранее (Кутявин, 2013). В сосняках нами были выявлены древостои четырех типов возрастной структуры: относительно-разновозрастный тип с демутационными фазами динамики, ступенчато-, условно- и абсолютно-разновозрастный. Последний тип структуры формируется в сосняках, произрастающих на полугидроморфных почвах при полном отсутствии пирогенного фактора, т. е. древостои, которые максимально близки к древостоям ненарушенных лесов.

Как показали исследования, ступенчато-разновозрастные древостои в сосняках накапливают от двух до пяти разорванных поколений сосны (табл. 2).

Формирование такой структуры обусловлено преимущественно воздействием низовых пожаров низкой (низовые беглые) и средней (низовые устойчивые) интенсивности. В этих сосняках по пожарным подсушинам на живых деревьях нами определено от двух до шести пожаров. Минимальный разрыв между отдельными поколениями сосны составил 26, максимальный 111 лет (рис. 1).

Таблица 2. Параметры возрастной структуры древостоев в ступенчато-разновозрастных сосняках Северного Приуралья

Table 2. Age structure parameters of graded uneven-aged pine stands in the Northern Cis-Urals

Состав древостоя (даты пожаров)	Поколение сосны	Количество деревьев в древостое, %	M , лет	m_M , лет	$C. V$, %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколении, лет
Зеленомошно-лишайниковый каменистый (ППП 2)								
6С2Ос1К1Б + Е (1853, 1934)	I-II	100	133	71	45.7	-0.12	-1.83	65–249
	I	50	230	18	16.3	-0.39	-1.3	202–249
	II	50	99	27	25.1	-0.12	-1.8	65–136
Лишайниковый каменистый (ППП 3)								
5С3К1Е1Б + Ос (1853, 1934)	I-III	100	153	86	56.4	1.5	1.5	82–362
	I	8	362	–	–	–	–	–
	II	26	239	–	–	–	–	217–254
	III	68	102	14	13.2	-0.5	-1.3	82–132
Черничный свежий (ППП 4)								
9С1Е + Б (1796, 1841)	I-V	100	214	98	45.8	0.21	-1.32	84-400
	I	5	400	–	–	–	–	–
	II	16	331	19	5.7	–	–	287-350
	III	16	250	–	–	–	–	–
	IV	5	178	12	7.1	–	–	175-180
	V	53	110	18	11.9	–	–	84-154
Бруснично-лишайниковый (ППП 9а)								
10С (1746, 1785, 1822, 1928)	I-IV	100	186	108	58.0	0.57	-1.45	56–370
	I	32	336	16	4.6	-0.2	-0.02	302–370
	II	7	214	21	9.9	-0.2	-1.3	182–240
	III	41	119	12	10.2	0.86	0.99	100–154
	IV	20	76	9	11.9	-0.04	0.5	56–94
Бруснично-лишайниковый (ППП 9б)								
10С (1746, 1785, 1822, 1928, 2011)	I-IV	100	138	54	38.9	2.27	5.68	82–330
	I	6	330	–	–	–	–	308–330
	II	4	208	–	–	–	–	208–230
	III	90	122	23	19	0.12	-0.88	82–167
Брусничный (ППП 21)								
10С + Лц ед. Б (1690, 1801, 1893, 1911, 1932, 2010)	I-IV	100	301	88	30.4	-1.23	1.21	69–425
	I	9	425	3	0.6	–	–	420–425
	II	74	311	5	1.5	-0.84	0.05	301–320
	III	2	190	–	–	–	–	–
	IV	9	121	2	1.4	1.1	0.54	120–124
	V	6	76	–	–	–	–	–

Примечание. M – средний возраст; m_M – основная ошибка среднего значения (возраста); $C. V$ – коэффициент вариации; A – асимметрия; E – эксцесс.

При таком пирогенном воздействии частично или полностью гибнет подрост и молодое поколение деревьев, происходит минерализация верхнего органогенного горизонта почвы. В результате в сосняках создаются условия для появления нового поколения сосны (Мелехов, 1948; Побединский, 1965).

Средний возраст древостоев в ступенчато-разновозрастных сосняках – 133–301 лет (см. табл. 2). Максимальный возраст деревьев сосны в древостоях достигает 450 лет (ППП 21). Амплитуда колебаний возраста деревьев (минимальный и максимальный возраст деревьев) в

древостоях варьирует от 184 до 316 лет. В пределах отдельного поколения она изменяется от 5 до 70, в среднем этот показатель составляет 40 лет, т. е. древостои представляют собой условно-однообразную или условно-разновозрастную структуру. Деревья в поколениях с небольшим колебанием возраста составляют 5–7% от общего числа деревьев в древостое и, видимо, могут быть сформированы из некогда большого молодого поколения сосны или ее единичного возобновления в древостое. Как показывают наши исследования (Кутявин, Торлопова, 2016), при длительном отсутствии или низкой интенсивности

Рис. 1. Ступенчато-разновозрастный тип возрастной структуры древостоев в сосняках: I – зеленомошно-лишайниковом каменистом (ППП 2); II – черничном (ППП 4); III – бруснично-лишайниковом (ППП 9А); IV – брусничном (ППП 21). Вертикальными стрелками показаны даты пожаров. Светлый столбик – количество стволов, темный – объем стволовой древесины, %

Fig. 1. Graded uneven-aged structure type of age structure in pine stands: I – *hylocomioso-cladinosum rupestris* (SP 2); II – *murtillosum* (SP 4); III – *vaccinoso-cladinosum* (SP 9A); IV – *vaccinosum* (SP 21). The vertical arrows indicate fires dates. The light column is stem numbers, the dark column, bodywood volume, %

пожаров заселение территории сосной способно растягиваться до 80 лет. Накопленный под пологом древостоев разновозрастный подрост имеет показатели, характеризующие его слабый рост. Обследования естественного возобновления в лишайниковых и зеленомошных сосняках верхней и средней Печоры показали, что при давности пожара более 80 лет подрост сосны с возрастом от 20 до 80 лет имеет схожие показатели по высоте и темпы роста. Далее, при снижении конкуренции со стороны материнского полога, разновозрастное поколение подроста сосны начинает развиваться почти одинаково, формируя новое поколение. Со временем часть деревьев в поколении гибнет естественно или при пожаре, формируется новое разновозрастное поколение, состоящее из двух, реже четырех классов возраста.

В. Н. Седых (2009) по продолжительности выделяет три временных этапа лесообразования: кратковременное (10–50 лет), средневременное (51–150 лет) и долговременное (более 150 лет).

Согласно исследованиям А. В. Побединского (1965), древостои сосняков средней Сибири и Забайкалья состоят из отдельных поколений деревьев сосны в древостоях из двух-трех классов возраста. В старовозрастных сосняках брусничных автором выделено от трех до пяти поколений сосны.

Коэффициент вариации возраста сосны в ступенчато-разновозрастных сосняках свидетельствует о высокой изменчивости признака и составляет 30–69%. В пределах поколений вариация возраста деревьев значительно меньше, не превышает 25%. Асимметрия (A) в большинстве случаев около нулевого значения – от -0.12 до 0.12 или является положительной. Отрицательная асимметрия (-1.23) отмечена в сосняке брусничном (ППП 21), что указывает на преобладание в нем старовозрастного 300-летнего поколения. Величина эксцесса указывает на наличие как островершинных, так и плосковершинных кривых распределения возраста. Положительные показатели

экссеса говорят о преобладании одного из поколений сосны, отрицательные свидетельствуют о сильной растянутости возраста в древостоях или наличии двух выраженных поколений.

Г. Е. Комин (1963) подчеркивал, что ступенчато-разновозрастные сосняки способны формироваться преимущественно под воздействием огня и на автоморфных почвах. Исследования сосняков крайнего Севера (Семенов и др., 1998) показали, что данный тип возрастной структуры древостоев характерен и для заболоченных сосняков. Обследование сфагновых сосновых сообществ верхнего течения р. Илыч выявило аналогичное распределение деревьев по возрасту, с наличием в древостоях до шести обособленных поколений сосны, сформированных без воздействия огня (Кутявин, 2016).

В состав древостоя ступенчато-разновозрастных сосняков входят ель, береза; присутствие кедра, лиственницы и осины невелико. Сопутствующие хвойные породы имеют один условно-разновозрастный тип возрастной структуры с амплитудой колебания возраста в поколении 30–40 лет. Возраст ели немного ниже, чем у сосны; возраст кедра схож или несколько ниже,

чем у сосны. Лиственница при небольшом числе деревьев в древостое способна сформировать до двух поколений. В зеленомошных типах сосняков, при длительном отсутствии пожаров, ель формирует второй ярус и способна сменить сосну. Такая тенденция прослеживается в предгорных сосняках каменистых (ППП 2 и 3) и в черничном (ППП 4) типе леса. В брусничном сосняке (ППП 21) до пожара 2010 г. в подросте и во втором ярусе древостоя в составе присутствовала ель, а после пожара отмечена ее полная гибель.

Условно-разновозрастные древостои сосняков состоят из одного поколения, реже – двух условных поколений сосны. Исследования показали, что сосняки способны сформировать такой тип возрастной структуры в разных случаях. Так, во-первых, когда древостой сосняка подвергается периодически воздействию пожаров, как на ППП 1 (рис. 2. I). Однако пожары не приводят к образованию разрывов между поколениями сосны. Такое формирование объясняется рядом причин, первая из которых – пирогенная устойчивость сосны и низкая интенсивность пожаров, вторая – это быстрое возобновление сосны после пожара. При таком ходе формирова-

Рис. 2. Условно-разновозрастный тип возрастной структуры древостоев в сосняках: I – брусничном (ППП 1); II – зеленомошно-лишайниковом (ППП 7); III – бруснично-лишайниковом (ППП 14); IV – лишайниковом (ППП 17). Условные обозначения см. на рис. 1

Fig. 2. Conventionally uneven-aged type of age structure in pine stands: I – *vacciniosum* (SP 1); II – *hylocomiosocladinosum* (SP 7); III – *vaccinoso-cladinosum* (SP 17); IV – *cladinosum* (SP 9A). For the legend, see Fig. 1

ния древостоев они приобретают черты циклично-разновозрастных типов структуры, отличающийся тем, что вспышки возобновления чередуются спадами (Комин, 1963; Санников, 1992). Хотя данный древостой и имеет два условно выделенных поколения, его структуру нельзя отнести к циклично-разновозрастному типу структуры, так как коэффициент варьирования представлен средним показателем 13%. В данном древостое выделены условно два поколения сосны с максимумами (вспышками) возобновления сосны 250 и 300 лет. При этом амплитуда колебания возраста в условно выделенных поколениях составляет 90 и 60 лет.

Второй сценарий формирования условно-разновозрастных сосняков связан с их послепожарным развитием, когда при пожаре высокой интенсивности гибнет весь древостой или его большая часть. Заселение территории новым поколением сосны растягивается на 40–60 лет, оставшиеся единичные особи материнского древостоя отмирают, и он трансформируется в условно-разновозрастный. Подобный тип формирования структуры (табл. 3) имеют сосняки на ППП 5–7 и 17, 18 (см. рис. 2.П, IV). Все древостои

представлены одним разновозрастным поколением сосны (более 20 лет), с амплитудой колебания возраста от 27 до 58 лет. Данные сосняки в процессе развития горели 1–3 раза, однако пожары не вызвали полную гибель сосны в древостоях.

По третьему типу формирование условно-разновозрастных сосняков происходит при пожарах высокой интенсивности, когда гибнет все молодое поколение сосны. Обследования послепожарного сосняка на ППП 14 показали, что прошедший низовой устойчивый пожар 2004 г. уничтожил полностью подрост и все молодое поколение сосны. В процессе пожара сохранилось только старое поколение деревьев в возрасте от 126 до 152 лет (см. табл. 3). До последнего пожара сосняк горел еще 2 раза – в 1911 и 1930 г. (см. рис. 2.П) и, вероятней всего, имел ступенчато-разновозрастный тип структуры. Таким образом, под воздействием огня древостой перешел из ступенчато-разновозрастного, состоящего из двух и более возрастных поколений, в условно-разновозрастный. Следует отметить, что в дальнейшем при накоплении нового поколения бруснично-лишайниковый сосняк будет

Таблица 3. Параметры возрастной структуры древостоя в условно-разновозрастных сосняках Северного Приуралья

Table 3. Age structure parameters of conventionally uneven-aged pine stands in the Northern Cis-Urals

Состав древостоя (даты пожаров)	Поколение сосны	Количество деревьев, %	M , лет	m_M , лет	C, V , %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколении, лет
Брусничный (ППП 1)								
10С (1744, 1783, 1807, 1887)	I–II	100	264	35	13.3	0.4	0.47	181–344
	I*	33	303	24	8.1	0.83	-1.2	281–344
	II*	67	245	21	8.5	-1.17	2.48	181–276
Бруснично-лишайниковый (ППП 5)								
10С (1822, 1885)	I	100	196	17	8.7	0.14	-0.97	167–224
Багульниковый (ППП 6)								
10С + Кед. Б (1822, 1885)	I	100	185	18	9.5	-0.54	-0.91	155–208
Зеленомошно-лишайниковый (ППП 7)								
10Сед. Е, Б (1910)	I	100	117	6	5.4	-2.62	9.6	82–125
Бруснично-лишайниковый (ППП 14)								
10С (1911, 1930, 2004)	I	100	141	8	5.4	-0.77	0.02	126–152
Лишайниковый (ППП 17)								
8С2Б ед. Лц (1938, 1960, 1980)	I	100	52	8	15.3	2.35	4.17	45–75
Бруснично-лишайниковый (ППП 18)								
10С (1928)	I	100	78	5	6.6	-1.32	3.47	57–83

Примечание. I* – поколение выделено условно. Остальные обозначения см. в табл. 1 и 2.

иметь исходный ступенчато-разновозрастный тип с разрывом между старым и новым поколениями почти в 130 лет.

В древостоях условно-разновозрастных сосняков коэффициент варьирования возраста свидетельствует о малой и средней изменчивости признака и не превышает 15%. Амплитуда колебания возраста в поколении изменяется от 27 до 60 лет, в среднем послепожарное возобновление растягивается на 40–50 лет. Распределение деревьев по возрасту в условно-разновозрастных сосняках характеризуется асимметричными кривыми, коэффициент асимметрии изменяется от средних (-0.77–0.4) до высоких (-2.62–2.35) значений. Экссесс свидетельствует о наличии как островершинных, так и плосковершинных кривых возрастных поколений и изменяется от -0.97 до 9.6 (см. табл. 3).

Относительно-разновозрастные сосняки с демутационными фазами динамики имеют от двух до четырех поколений сосны. При этом в каждом древостое преобладает одно четко выраженное поколение, на которое приходится от 80 до 98% деревьев в древостое (табл. 4).

Основной из причин формирования такой структуры является активный распад деревьев старого поколения насаждения (рис. 3.1) или частые низовые пожары, вызывающие демутацию новых поколений в древостое (рис. 3.2). Схожий тип распределения деревьев отмечен (Kuuluvainen et al., 2002) в сосняках Карелии, с наличием небольшого количества старовозрастных деревьев сосны, формирующих не выраженные поколения.

В сосняках на ППП 10, 13 и 15 преобладает молодое поколение сосны (поколение восходящего ряда), на что указывает большая положительная асимметрия (1.86–4.9). В древостоях с преобладанием старого поколения (ППП 11, 12) асимметрия имеет отрицательные значения. Экссесс свидетельствует об островершинности, изменяется от 1.2 до 25.2, что говорит о преобладании одного из поколений в сосняках. С увеличением разрывов между поколениями повышается варьирование возраста от 15 до 30%. В дальнейшем данные древостои при распаде старого поколения способны перейти в условно-разновозрастный тип возрастной структуры.

Таблица 4. Параметры возрастной структуры древостоев в относительно-разновозрастных сосняках с демутационными фазами динамики Северного Приуралья

Table 4. Age structure parameter of relatively uneven-aged pine stands with demutational dynamic phases in the Northern Cis-Urals

Состав древостоя (даты пожаров)	Поколение сосны	Количество деревьев, %	M , лет	m_m , лет	C , %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколении, лет
Черничный свежий (ППП 10)								
10С ед. Е, Б (1868, 1905)	I–IV		137	30	22.1	3.9	20.2	79–312
	I	2	312	–	–	–	–	–
	II	1	210	–	–	–	–	–
	III	11	164	4	2.7	1.3	0.6	161–173
	IV	86	129	12	9.1	-0.3	0.4	101–159
Лишайниковый (ППП 11)								
10С ед. Б (1886, 1926, 1938, 1960, 1980)	I–III		174	53	30.6	-1.7	1.2	44–215
	I	83	197	11	5.4	-2.1	8.4	146–215
	II	9	74	3	3.4	0.3	-1.8	44–79
	III	9	47	2	4	0	-1.2	44–49
Брусничный (ППП 12)								
9С1Е + К, Б (1906)	I–II		152	23	15.3	-2.5	4.8	96–165
	I	87	159	6	3.7	-1.7	1.9	143–165
	II	13	87	10	11.9	-0.13	0.03	72–104
Зеленомошно-лишайниковый (ППП 13)								
10С ед. Е, Б (1746, 1785, 1822, 1928)	I–II		139	40	28.6	4.91	25.2	104–356
	I	3	356	–	–	–	–	350–356
	II	97	137	12	9	1.13	3.85	104–175
Бруснично-лишайниковый (ППП 15)								
10С ед. Е, Б (1929, 1963, 1994)	I–II		73	15	20.9	1.86	5.01	54–135
	I	2	135	–	–	–	–	135
	II	98	71	12	16.8	0.82	-0.49	54–95

Примечания. Условные обозначения см. в табл. 1 и 2.

Рис. 3. Относительно-разновозрастный с демутационной фазой динамики тип возрастной структуры древостоев сосняков: I – зеленомошно-лишайниковый (ППП 13) с преобладанием молодого поколения; II – лишайниковый (ППП 11) с преобладанием старшего поколения. Условные обозначения см. на рис. 1.

Fig. 3. Relatively uneven-aged stands age structure type with a demutational phase in dynamics in pine stands: I – *hylocomioso-cladinosum* (SP 13) with predominantly young generation; II – *cladinosum* (SP 11) dominated by the older generation. For the legend, see Fig. 1

Сопутствующие в составе условно- и относительно-разновозрастных древостоев сосняков ель, кедр при длительном отсутствии пожаров представлены деревьями двух-трех классов возраста с колебанием возраста от 25 до 50 лет. Средний возраст ели и кедра ниже, чем у сосны,

на один, три класса возраста. Максимальный возраст сопутствующих деревьев приблизительно равен дате последнего пожара.

На рис. 4 приводится анализ связи коэффициентов варьирования возраста с диаметром деревьев. Вертикальная и горизонтальная пунктирные

Рис. 4. Связь коэффициентов варьирования возраста с диаметром стволов в сосняках Северного Приуралья: 1 – ступенчато-разновозрастный; 2 – условно-разновозрастный; 3 – относительно-разновозрастный демутационной фазы динамики. Вертикальная и горизонтальная пунктирные линии указывают на разграничения между средней и большой изменчивостью варьирования возраста и диаметра

Fig. 4. The relationship of the age variation coefficients with the stem diameter in pine forests of the Northern Cis-Urals: 1 – graded uneven-aged structure; 2 – conventionally uneven-aged structure; 3 – relatively uneven-aged stands with demutational phase of dynamis. The vertical and horizontal dash lines indicate the boundaries between the medium and great variability of age and diameter

ные линии разграничивают пределы между средней и большой изменчивостью сравниваемых показателей. Такая модель была предложена ранее для ельников И. И. Гусевым (1975) и достаточно хорошо позволяет оценить, на какой стадии возрастного строения находится тот или иной древостой. Ступенчато-разновозрастные древостои (точка 1) характеризуются большой вариабельностью коэффициентов варьирования как возврата, так и диаметра. В условно-разновозрастных древостоях показатель изменчивости возраста хоть и не выходит за пределы 15% и преимущественно имеет малые значения ($C.V. < 10\%$), однако коэффициент вариации диаметра имеет средние и высокие значения (17–45%). Высокие значения коэффициента говорят о накоплении в сосняках деревьев разной толщины в пределах одного поколения. Коэффициенты варьирования возраста и диаметра древостоев относительно-разновозрастных сосняков (точка 3) довольно хорошо указывают их переход из одного типа возрастной структуры в другой. Так, три крайние левые точки в области выделения (3) представлены древостоями с преобладанием молодого поколения и активным распадом старых материнских деревьев (ППП 10, 13, 15). При окончательном распаде старых деревьев ряды распределения как по возрасту, так и по высоте сузятся, тем самым древостой с большой вероятностью перейдут в условно-разновозрастные, состоящие из одного поколения. Тогда как в древостоях на ППП 11 и 13 с преобладанием старших, при длительном отсутствии пожаров и массовом накоплении деревьев новых поколений, способны трансформироваться в ступенчато-разновозрастный тип структуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сосняках Северного Приуралья древостой, развивающиеся под воздействием пожаров различной интенсивности, имеют три типа возрастной структуры: ступенчато-, условно-разновозрастные и относительно-разновозрастный с демулационной фазой динамики. Не выявлены древостои сосняков с циклично- и абсолютно-разновозрастной возрастной структурой. Формирование под воздействием периодически повторяющихся лесных пожаров таких типов возрастной структуры маловероятно. Ступенчато-разновозрастные древостои накапливают от двух до пяти поколений сосны с большой вариацией возраста (30.4–58.0%). Данный тип возрастной структуры древостоев образуется под воздействием пожаров различной интенсивности и их повторяемости (от 2 до 6 пожаров), однако возможно и формирование его без воздействия огня. Условно-разновозрастные древостои сосняков представлены одним разновозрастным поко-

лением или выделяются несколькими условными поколениями деревьев сосны. Вариация возраста сосны в них не превышает 15%. Относительно-разновозрастный демулационной фазы динамики тип возрастной структуры во многих случаях позволяет прогнозировать дальнейшее развитие древостоев. При распаде старых или появлении новых поколений сосны древостои сосняков этой возрастной структуры в будущем способны перейти в условно- и ступенчато-разновозрастные типы.

Формирование одного поколения сосны может растягиваться от 26 до 80 лет и зависит от частоты и интенсивности проходящих лесных пожаров. При длительном отсутствии пожаров сосняки зеленомошной группы типов соснового древостоя способны смениться еловыми. Согласно дендро-хронологическим исследованиям пожарной истории в сосняках, средняя периодичность пожаров данного района составляет 51 год. Более частая периодичность пожарной активности отмечается в лишайниковых и брусничных сосняках, что обуславливает их высокую пожароопасность. Однако по мере приближения сосняков к горным ландшафтам Урала периодичность пожарной активности снижается независимо от типа леса. Не выявлена связь между типом возрастной структуры и типом леса. Формирование того или иного типа возрастной структуры древостоев сосняков в большей степени зависит от периодичности и интенсивности пожаров. Таким образом, пожарная активность в исследованных сосняках определяет естественный облик светлосредовой тайги Северного Приуралья. Дальнейшие наблюдения на ППП позволят уточнить динамику развития структуры древостоев сосновых экосистем как в пространственном, так и временном аспектах.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (18-34-00563 мол-а), а также в рамках Государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН, номер гос. регистрации АААА-А17-117122090014-8.

ЛИТЕРАТУРА

- Бузыкин А. И. Сосновые леса Восточного Прибайкалья и возобновление в них // *Возобновление в лесах Сибири*. Красноярск : Краен, 1965. С. 5–31.
- Громцев А. Н. Динамика коренных таежных лесов в Европейской части России при естественных нарушениях / III Всерос. школа-конф. «Актуальные проблемы геоботаники»: лекции. Петрозаводск, 2007. С. 283–301.
- Гусев И. И. Типы возрастной структуры // *Лесной журнал*. 1975. № 5. С. 5–11.
- Гусев И. И. Моделирование экосистем. Архангельск : Изд-во Арханг. гос. техн. ун-та, 2002. 112 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Ленинград : Наука, 1984. 174 с.
- Ермоленко П. М. Сосновые леса Восточного Саяна. Красноярск : ИЛИД, 1987. 148 с.

- Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Ленинград : Наука, 1984. 244 с.
- Комин Г. Е. К вопросу о типах возрастной структуры // Лесной журнал. 1963. № 3. С. 37–42.
- Комин Г. Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья: Труды Ин-та растений и животных УФАИ СССР. Свердловск, 1967. С. 207–222.
- Комин Г. Е. Некоторые аспекты динамики возрастной структуры древостоев // Лесоведение. 2003. № 4. С. 54–61.
- Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск : Наука, 2013. 208 с.
- Кутявин И. Н. Возрастная структура древостоев старовозрастных сосняков в верховьях Печоры // Лесной вестник (Вестник Московского ГУ). 2013. № 3. С. 45–51.
- Кутявин И. Н. Строение древостоев сфагновых сосняков бассейна верхнего течения р. Илыч (Республика Коми) // Материалы XIV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем». Киров, 2016. С. 10–15.
- Кутявин И. Н., Торлопова Н. В. Состояние древостоев и подростов сосновых фитоценозов бассейна верхней и средней Печоры // Лесоведение. 2016. № 4. С. 254–264.
- Лесная энциклопедия / гл. ред. Г. И. Воробьев; ред. кол.: Н. А. Анучин, В. Г. Атрохин, В. Н. Виноградов и др. Москва : Сов. энциклопедия, 1986. Т. 2. 631 с.
- Манов А. В., Кутявин И. Н. Структура древостоя в старовозрастном постпирогенном сосняке бруснично-лишайниковом в бассейне реки Печоры // Лесоведение. 2018. № 6. С. 434–443.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. Москва; Ленинград, 1948. 126 с.
- Общесоюзные нормативы для таксации лесов / под ред. В. В. Загребеева, В. И. Сухих, А. З. Швиденко, Н. Н. Гусева, А. Г. Мошалева. Москва : Колос, 1992. 495 с.
- ОСТ 56–69–83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. Москва : ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.
- Побединский А. В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. Москва : Наука, 1965. 268 с.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. Москва : Наука, 1992. 264 с.
- Седых В. Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск : Наука, 2009. 164 с.
- Семенов Б. А., Цветков В. Ф., Чибисов Г. А., Елизаров Ф. П. Притундровые леса Европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск : ООО «Пресс А», 1998. 334 с.
- Семечкин И. В. Динамика возрастной структуры древостоев и методы ее изучения // Вопросы лесоведения : сб. науч. тр. СО АН СССР. Красноярск, 1970. Т. 1. С. 422–445.
- Тюрин А. В. Основы вариационной статистики в применении к лесоводству. Москва; Ленинград, 1961. 103 с.
- Фуряев В. В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск : Наука, 1996. 253 с.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазена В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск : Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 2000. 80 с.
- Bowman D. M. J. S., Murphy B. P., Boer M. M., Bradstock R. A., Cary G. J., Cochrane M. A., Fensham R. J., Krawchuk M. A., Price O. F., Williams R. J. Forest fire management, climate change, and the risk of catastrophic carbon losses // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2013. Vol. 11 (2). P. 66–68.
- Engelmark O. Successional trends 219 years after fire in old *Pinus sylvestris* stands in northern Sweden // *Journal of Vegetation Science*. 1998. Vol. 9. P. 583–592.
- Garet J., Raulier F., Pothier D., Cumming S. G. Forest age class structures as indicators of sustainability in boreal forest: Are we measuring them correctly? // *Ecological Indicators*. 2012. No. 23. P. 202–210.
- Grissino-Mayer H. D. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA // *Tree-Ring Researcher*. 2001. Vol. 57 (2). P. 205–221.
- James PMA, Fortin M.-J., Fall A., Kneeshaw D., Messier C. The effects of spatial legacies following shifting management practices and fire on boreal forest age structure // *Ecosystems*. 2007. 10. P. 1261–1277.
- Kilpeläinen A., Strandman H., Grönholm T., Ikonen V.-P., Torssonen P., Kellomäki S., Peltola H. Effects of initial age structure of managed norway spruce forest area on net climate impact of using forest biomass for energy // *BioEnergy. Research*. 2017. Vol. 10. P. 499–508.
- Kuuluvainen T., Rouvinen S. Post-fire understory regeneration in a boreal *Pinus sylvestris* forest site with different fire histories // *Journal of Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. P. 801–812.
- Kuuluvainen T., Mäki J., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree age distributions in old-growth forest sites in Viennansalo wilderness, Eastern Fennoscandia // *Silva Fennica*. 2002. No. 36 (1) P. 169–184.
- Niklasson M., Granström A. Numbers and sizes of fires: longterm spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape // *Ecology*. 2000. No. 81. P. 1484–1499.
- Pimont F., Prodon R., Rigolot E. Comparison of post-fire mortality in endemic Corsican black pine (*Pinus nigra* ssp. *laricio*) and its direct competitor (*Pinus pinaster*) // *Annals of Forest Science*. 2011. Vol. 68. P. 425–432.
- Rinn F. Tsap version 3.5. Reference manual. Computer program for tree-ring analysis and presentation. Hellenberg, Germany, Frank Rinn, 1996. 264 p.
- Wallenius T., Kuuluvainen T., Heikkilä R., Lindholm T. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia // *Silva Fennica*. 2002. Vol. 36. P. 185–199.

Поступила в редакцию 12.12.2018 г.

Поступила после доработки 20.02.2020 г.

AGE STRUCTURE OF PINE FOREST STANDS IN THE NORTHERN CIS-URALS UNDER FIRES

I. N. Kutyavin, A. V. Manov

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar

The paper presents the study results on the age structure formation of after-fire pine forest stands in the northern Cis-Urals (Komi Republic, Russia). There are three age structure types of pine phytocenoses after regular different-intensity fires: graded uneven-aged stands, conventionally uneven-aged stands, and relatively uneven-aged stands with demutational dynamics phases. Post-fire forest stands accumulate from one to five generations of pine trees. With the stand generation number growing, age variation coefficients also increase by 5.4 to 58.0%. The number of generations and the time period trees require to inhabit the area in generations are shown to depend on frequency and intensity of forest fires in the area. The dependence analysis of age variance and tree stem diameter permits to distinguish the age structure types and to forecast their further age changes.

Keywords: middle taiga, *Pinus sylvestris*, age structure of stands, fire, Northern Cis-Urals.

REFERENCES

- All-Union Standards for Forest Taxation*, 1992. Ed. V. V. Zagreev, V. I. Sukhoi, A. Z. Shvidenko, N. N. Gusev, A. G. Moshkalev. Moscow, Kolos [In Russian].
- Bowman, D. M. J. S., Murphy, B. P., Boer, M. M., Bradstock, R. A., Cary, G. J., Cochrane, M. A., Fensham, R. J., Krawchuk, M. A., Price, O. F., Williams, R. J., 2013. Forest Fire Management, Climate Change, and the Risk of Catastrophic Carbon Losses, *Frontiers in Ecology and the Environment*. 11 (2), 66–68.
- Buzykin, A. I., 1965. Pine Forests of the Eastern Bial and Reforestation in Them, *Forest Regeneration in the Forests of Siberia*. Krasnoyarsk, Kraen, 5–31 [In Russian].
- Dyrenkov, S. A., 1984. Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests. Leningrad, Nauka [In Russian].
- Engelmark, O., 1998. Successional Trends 219 Years after Fire in on Old *Pinus sylvestris* Stands in Northern Sweden, *Journal of Vegetation Science*. 9, 583–592.
- Forest Encyclopedia*, 1986. Ed. G. I. Vorobyov. Moscow, Sovetskaya Entsiklopediya, 2 [In Russian].
- Furyayev, V. V., 1996. The Role of Fires in the Forest Formation Process. Novosibirsk, Nauka [In Russian].
- Garet, J., Raulier, F., Pothier, D., Cumming, S. G., 2012. Forest Age Class Structures as Indicators of Sustainability in Boreal Forest: Are We Measuring Them Correctly? *Ecological Indicators*. 23, 202–210.
- Grissino-Mayer, H. D., 2001. Evaluating Crossdating Accuracy: a Manual and Tutorial for the Computer Program COFECHA, *Tree-Ring Researcher*. 57 (2), 205–221.
- Gromtsev, A. N., 2007. Dynamics of Indigenous Taiga Forests in the European Part of Russia under Natural Disturbances, *III All-Russian Conference-School "Actual Problems of Geobotany"*. Petrozavodsk, 283–301 [In Russian].
- Gusev, I. I., 1975. Types of Age Structure, *Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*. 5, 5–11 [In Russian].
- Gusev, I. I., 2002. Ecosystem Modeling. Archangelsk, Archangelsk State Technic University [In Russian].
- James, P. M. A., Fortin, M.-J., Fall, A., Kneeshaw, D., Messier, C., 2007. The Effects of Spatial Legacies Following Shifting Management Practices and Fire on Boreal Forest Age Structure, *Ecosystems*. 10, 1261–1277.
- Kilpeläinen, A., Strandman, H., Grönholm, T., Ikonen, V.-P., Torssonen, P., Kellomäki S., Peltola, H., 2017. Effects of Initial Age Structure of Managed Norway Spruce Forest Area on Net Climate Impact of Using Forest Biomass for Energy, *BioEnergy. Research*. 10, 499–508.
- Komin, G. E., 1963. On the Issue of Age Structure Types, *Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*. 3, 37–42 [In Russian].
- Komin, G. E., 1967. The Impact of Fires on the Age Structure and Growth of Northern Taiga Wetland Pine Forests in Transurals, *Types and Dynamics of Forests in the Urals and Transurals, Trudy Instituta Rasteniy i Zhivotnykh UF AN SSSR*. Sverdlovsk, 207–222 [In Russian].
- Komin, G. E., 2003. Some Aspects of the Dynamics of the Age Structure of Stands, *Lesovedenie*. 4, 54–61 [In Russian].
- Komin, G. E., Semechkin, I. V., 1970. The Age Structure of Tree Stands and the Principles of Its Typification, *Ibid.* 2, 24–33 [In Russian].
- Kutyavin, I. N., 2013. Age Structure of Old-Age Pine Stands in the Upper Pechora River, *Forestry Bulletin*. 3, 45–51 [In Russian].
- Kutyavin, I. N., 2016. Tree Stands Structure of Sphagnum Pine Forests of the Ilych River Basin (Komi Republic), *Proceedings of the XIV All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation "Biodiagnostics of the State of Natural and Natural-Technogenic Systems"*. Kirov, 10–15 [In Russian].
- Kutyavin, I. N., Torlopova, N. V., 2016. State of Stands and Regrowth of Pine Phytocenoses in the Basin of Upper and Middle Pechora, *Russian Journal of Forest Science*. 4, 254–264 [In Russian].
- Kuuluvainen, T., Mäki, J., Karjalainen, L., Lehtonen, H., 2002. Tree Age Distributions in Old-Growth Forest Sites in Vienansalo Wilderness. Eastern Fennoscandia, *Silva Fennica*. 36 (1), 169–184.

- Kuuluvainen, T., Rouvinen, S., 2000. Post-Fire Understory Regeneration in a Boreal *Pinus sylvestris* Forest Site with Different Fire Histories, *Journal of Vegetation Science*. 11, 801–812.
- Kuzmichev, V. V., 2013. Stand Dynamic Regularities: Principles and Models. Novosibirsk, Nauka [In Russian].
- Manov, A. V., Kutyavin, I. N., 2018. Stand Structure of the Old-Growth Postfire Cowberry-Lichen Pine Forest in the Pechora Basin, *Russian Journal of Forest Science*. 6, 434–443 [In Russian].
- Melekhov, I. S., 1948. Fire Impact on the Forest. Moscow, Leningrad [In Russian].
- Niklasson, M., Granström, A., 2000. Numbers and Sizes of Fires: Longterm Spatially Explicit Fire History in a Swedish Boreal Landscape, *Ecology*. 81, 1484–1499.
- OST 56-69-83, 1983. Sampling Areas Forest Management. Bookmark Method. Moscow, TSBNTI Gosleskhoza SSSR [In Russian].
- Pimont, F., Prodon, R., Rigolot, E., 2011. Comparison of Post-Fire Mortality in Endemic Corsican Black Pine (*Pinus nigra* ssp. *laricio*) and its Direct Competitor (*Pinus pinaster*), *Annals of Forest Science*. 68, 425–432.
- Pobedinskij, A. V., 1965. Pine Forests of Central Siberia and Transbaikalia. Moscow, Nauka [In Russian].
- Rinn F., 1996. Tsap Version 3.5. Reference Manual. Computer Program for Tree-Ring Analysis and Presentation. Helenberg, Germany, Frank Rinn.
- Sannikov, S. N., 1992. Ecology and Geography of Natural Regeneration of the Scots Pine. Moscow, Nauka [In Russian].
- Sedykh, V. N., 2009. Forest Forming Process. Novosibirsk, Nauka [In Russian].
- Semechkin, I. V., 1970. The Age Structure Dynamics of Stands and Methods for Studying It, *Issues in Forest Science: Selected Works of Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*. Krasnoyarsk, 1, 422–445 [In Russian].
- Semyonov, B. A., Tsvetkov, V. F., Chibisov, G. A., Elizarov, F. P., 1998. Tundra Forests of the European Part of Russia (Nature and Management). Arkhangelsk, Press A, Ltd. [In Russian].
- Shiyatov, S. G., Vaganov, E. A., Kirdyanov, A. V., Kruglov, V. B., Mazepa, V. S., Naurzbaev, M. M., Khantemirov, R. M., 2000. Dendrochronology Methods. Basics of Dendrochronology. Collecting and Obtaining Tree-Ring Information. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State University [In Russian].
- Tyurin, A. V., 1961. Fundamentals of Variational Statistics in Application to Forestry. Moscow, Leningrad [In Russian].
- Wallenius, T., Kuuluvainen, T., Heikkilä, R., Lindholm, T., 2002. Spatial Tree Age Structure and Fire History in Two Old-Growth Forests in Eastern Fennoscandia, *Silva Fennica*. 36, 185–199.
- Yermolenko, P. M., 1987. Pine Forests of the Eastern Sayan. Krasnoyarsk, ILiD [In Russian].
- Zyabchenko, S. S., 1984. Pine Forests of the European North. Leningrad, Nauka [In Russian].