

УДК 574+630 DOI 10.21685/2500-0578-2026-1-2

МАССОВАЯ ВСПЫШКА РАЗМНОЖЕНИЯ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА *IPS TYPOGRAPHUS* L. В ЛЕСАХ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА: ОЦЕНКА ПЛОЩАДИ ПОРАЖЕНИЯ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Л. Г. Ханина¹, В. Э. Демидов², М. М. Шовкун³, М. В. Бобровский⁴

^{1, 4} Институт математических проблем биологии Российской академии наук, филиал Института прикладной математики имени М. В. Келдыша Российской академии наук, Пущино, Россия

^{2, 3} Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник имени М. А. Заблочного, м. Данки, Россия

⁴ Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Пущинский научный центр биологических исследований Российской Академии наук», Пущино, Россия

¹ khanina.larisa@gmail.com, ² vasdemidov@mail.ru, ³ 196226@rambler.ru, ⁴ maxim.bobrovsky@gmail.com

Аннотация. По данным дешифрирования спутниковых снимков 2017–2023 гг. общая площадь прогагин-короедников, образовавшихся на территории Приокско-Террасного заповедника после выпадения еловых древостоев по итогу массовой вспышки *Ips typographus* L. 2010–2011 гг., составляет на начало 2023 г. 104,12 га (2,2 % от общей лесной площади заповедника). В меньшей степени вспышкой были затронуты еловые леса во влажных биотопах, в долинах малых рек. Анализ геоботанических описаний короедников, выполненных в 2019 и 2024 гг., в сравнении с геоботаническими описаниями фоновых ельников, не затронутых короедом-типографом, показал, что в целом вспышка не привела к снижению альфа-, бета- и гамма-разнообразия растительности еловых лесов заповедника. Вспышка размножения *Ips typographus* L. и выпадение древостоя привели сначала к выравниванию экологических условий в нарушенных лесах, что вызвало увеличение числа доминантных и высококонстантных видов растений в напочвенном покрове короедников при меньшем числе в них индикаторных видов, рассчитанных по методу IndVal. С течением времени экологические условия на пораженных участках стали изменяться в сукцессионном направлении – увеличении доли сначала боровых, потом неморальных и бореальных видов растений. При общем сукцессионном направлении конкретные условия восстановительной динамики были достаточно разнообразными, что привело к увеличению общего бета-разнообразия нарушенных участков и увеличению видового богатства территории. Вместе с тем не нарушенные короедом ельники демонстрировали общее наиболее высокое разнообразие, оцениваемое по индексу Шеннона, за счет внутриценотических процессов и сохранения высокого числа специфических внутрилесных неморальных, нитрофильных и бореальных видов растений. При общем бореально-неморальном облике напочвенного покрова изученных сообществ ель и липа одинаково доминировали в подросте нарушенных сообществ, но ель встречалась чаще липы в восстанавливающихся после нарушения лесах.

Ключевые слова: спутниковые снимки, дешифрирование космоснимков, сукцессии, альфа-, бета- и гамма-разнообразие, индекс Шеннона, экологические шкалы, эколого-ценотические группы, NMDS, PERMANOVA, iNext, IndVal, кривые накопления с интерполяцией и экстраполяцией

Для цитирования: Ханина Л. Г., Демидов В. Э., Шовкун М. М., Бобровский М. В. Массовая вспышка размножения короеда-типографа *Ips typographus* L. в лесах Приокско-Террасного заповедника: оценка площади поражения и динамика растительности // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026. Vol. 11 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-1-2>

A MASS OUTBREAK OF BARK BEETLE-TYPHOPHORUS (*IPS TYPOGRAPHUS* L.) IN THE FORESTS OF THE PRIOKSKO-TERRASNY BIOSPHERE NATURE RESERVE: ASSESSMENT OF THE AFFECTED AREA AND VEGETATION DYNAMICS

L.G. Khanina¹, V.E. Demidov², M.M. Shovkun³, M.V. Bobrovsky⁴

^{1, 4} Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences, a branch of the M.V. Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia

^{2, 3} M.A. Zablotsky Prioksko-Terrasny State Nature Biosphere Reserve, Danki, Russia

⁴ Institute of Physico-Chemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, a separate division of the Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia

¹ khanina.larisa@gmail.com, ² vasdemidov@mail.ru, ³ 196226@rambler.ru, ⁴ maxim.bobrovsky@gmail.com

Abstract. According to the analysis of satellite imagery from 2017–2023, the total area of clearings that have formed within the Prioksko-Terrasny Nature Reserve following the loss of spruce forests due to an intense outbreak of *Ips typographus* L. in 2010–2011, amounted to 104.12 ha (2.2 % of the reserve's total forest area) by the beginning of 2023. Spruce forests in wet biotopes and in the valleys of small rivers were affected to a lesser extent by the outbreak. An analysis of the vegetation relevés of bark beetle-infected stands, carried out in 2019 and 2024, compared with the vegetation relevés of background spruce stands unaffected by the spruce bark beetle was performed. The analysis showed that the outbreak did not lead to a reduction in alpha, beta and gamma diversity of the vegetation in the reserve's spruce forests. The outbreak of *Ips typographus* L. and the loss of the tree stand initially led to a levelling of ecological conditions in the disturbed forests, which caused an increase in the number of dominant and highly constant plant species in the ground cover of the bark beetle-infested areas, with a lower number of indicator species accounted by IndVal method. Over time, the ecological conditions in the affected areas began to change in a successional direction: an increase in the proportion of first poor pine-forest species, then nemoral and boreal plant species. Although the overall succession trend was consistent, the specific conditions governing the restoration dynamics varied considerably, leading to an increase in the overall beta diversity of the disturbed sites and an increase in the species richness of the area. At the same time, spruce stands unaffected by the bark beetle exhibited the highest overall diversity assessed by the Shannon index, owing to within-community processes and the preservation of a high number of specific intraforest nemoral, nitrophilous and boreal plant species. With the general boreal and nemoral aspect of the ground vegetation in the studied communities, *Picea abies* and *Tilia cordata* dominated equally in the undergrowth of the disturbed communities, but spruce was more common than linden.

Keywords: satellite imagery, remote sensing decoding, succession, alpha, beta and gamma diversity, Shannon biodiversity index, ecological scales, ecological-cenotic groups, NMDS, PERMANOVA, iNext, IndVal, accumulation curves with interpolation and extrapolation

For citation: Khanina L.G., Demidov V.E., Shovkun M.M., Bobrovsky M.V. A mass outbreak of bark beetle-typhophorus (*Ips typographus* L.) in the forests of the Prioksko-Terrasny Biosphere Nature Reserve: assessment of the affected area and vegetation dynamics. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026;11(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-1-2>

Введение

Короед-типограф, или большой еловый короед (*Ips typographus* L. – жук подсемейства короедов), широко распространен в хвойных, преимущественно еловых лесах Европы [1–3]. Вспышки массового размножения короеда-типографа наблюдаются периодически в лесной зоне Центральной и Восточной Европы, в результате которых происходит усыхание ельников с деревьями в возрасте старше 60 лет, часто на огромных территориях [2, 4, 5]. Показано, что вспышке массового размножения насекомых способствуют повышенные температуры при малом количестве осадков в годы, предшествующие вспышке, а также наличие пятен пораженных деревьев при определенной ландшафтной структуре древостоя [6–9].

Для изучения масштабов поражения лесов после массовых вспышек короеда-типографа в настоящее время применяется анализ космоснимков, как в отношении начального этапа,

предшествующего усыханию (green-attack stage), так и в отношении завершающих стадий выпадения древостоя (grey-attack stage) [10–15]. Дешифрирование в различных спектрах позволяет выявить общие контуры и динамику площадей, пораженных короедом [3, 9, 16–18]. Такие работы позволяют проанализировать динамику распространения короеда-типографа, как в малонарушенных лесах заповедников и национальных парков, так и в лесах, где ведутся промышленные рубки [19, 20]. Определение площади и мониторинг погибших в результате деятельности короеда-типографа еловых лесов (короедников) на территории заповедников имеет особое значение ввиду установленного охранного режима, способствующего естественному или близкому к естественному ходу восстановительных и демулационных сукцессий, который в лесничествах нарушается санитарными вырубками, лесопосадками и защитными мероприятиями. В целом ряде особо охраняемых природных территорий России проводятся

исследования распространения и биологии *Ips typographus* L., а также сукцессионных процессов в короедниках [21–23].

В центре Европейской части России последняя вспышка массового размножения короеда-типографа началась в мае 2010 г. и вступила в фазу кризиса в 2014 г. [24–27]. Массовому размножению способствовала установившаяся засуха и наличие небольших очагов короеда-типографа в ранее погибших насаждениях. Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник им. М. А. Заблочного (ПТЗ), расположенный на южной границе распространения хвойно-широколиственных лесов [28], также оказался затронут этой вспышкой.

Задачами данного исследования было:

1) оценить поражение древостоя короедом-типографом в ПТЗ с помощью данных дистанционного зондирования (ДЗЗ) средствами геоинформационных систем (ГИС);

2) оценить динамику разнообразия растительности через 8 и 12 лет после массовой вспышки размножения *Ips typographus* L. с учетом полного заповедного режима территории.

Материалы и методы

Описание объекта исследования. Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник им. М. А. Заблочного организован в 1945 г. Заповедник расположен в 80 км к югу от Москвы, на левом берегу р. Оки в пределах ее широтного участка (рис. 1). Площадь заповедника – 4960 га. Климат умеренно континентальный.

По данным станции фонового мониторинга, расположенной на территории заповедника, в 1991–2020 гг. среднегодовая температура воздуха составила 5,7 °С, а среднегодовое количество осадков – 640 мм [29].



Рис. 1. Схема расположения Приокско-Террасного заповедника
(карта-основа: <https://jakubmarian.com/wp-content/uploads/2018/10/europe-forests.jpg>)

Fig. 1. Location map of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve
(base map: <https://jakubmarian.com/wp-content/uploads/2018/10/europe-forests.jpg>)

Заповедник находится в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской моренно-эрозионной равнины [30]. По геоботаническому районированию территория относится к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе, выделяемой

в составе Московского округа [28]. Заповедник занимает пологий южный склон Окской долины с абсолютными высотами от 120 до 180 м. Дюнные и водно-ледниковые пески перекрывают четвертичные моренные суглинки, карбоновые известняки и глины [31]. С севера на юг заповедник

пересекает две небольших речки: Таденка и Пониковка. Рельеф преимущественно слабо волнистый с негустой сетью ручьев и оврагов, в южной части заповедника – бугристо-дюнный. Почвы преимущественно типичные дерново-подбуры и дерново-подзолы [32, 33].

До заповедания практически вся территория была пройдена рубками и пожарами, обширные площади были засажены культурами сосны [34]. В результате антропогенных воздействий с момента заповедания и до настоящего времени в древостое доминируют пионерные виды – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и березы повислая и пушистая (*Betula pendula*, *B. pubescens*) [33, 35, 36].

По таксационным планам лесонасаждений 1984 и 1999 гг. (до вспышки короеда-типографа) позднесукцессионные теневыносливые виды деревьев – ель европейская (*Picea abies*) и липа мелколистная (*Tilia cordata*) – доминировали в древостое на небольших площадях (не более 7 % территории), однако они уверенно лидировали в подросте и постепенно выходили во второй и первый ярусы древостоя [33, 37, 38]. Вспышка массового размножения короеда-типографа в Московской области в 2010–2011 гг. затронула леса ПТЗ и привела в том числе к массовому усыханию елей на постоянной пробной площади заповедника в квартале 24 [39] (рис. 2).



Рис. 2. Фотографии короедников:

а – май 2011 г. – ельник на пробной площади в квартале 24, пораженный массовой вспышкой короеда-типографа зимой 2010–2011 гг.; б, в – лето 2019 г. – короедник со стоящими и упавшими елями, бузиной и подростом ели (б) и обильным травяным ярусом (в); г, д – лето 2023 г. – короедник с обильным подростом ели и липы. Авторы фото: Д. Трубецкой (а) и М. Шовкун (б–д)

Fig. 2. Images of spruce forests after bark-beetle outbreaks:

а – May 2011 – spruce forest in the permanent sample plots in Quarter 24, affected by a massive outbreak of the bark beetle in the winter of 2010–2011; б, в – summer 2019 – standing and fallen spruce trees, elderberry, and spruce undergrowth (б) and a rich herbaceous layer (в); г, д – summer 2023 – abundant spruce and linden undergrowth. Photo by: D. Trubetsky (а) and M. Shovkun (б–д)

В 2012–2013 гг. на пробной площади и других участках с очагами размножения короеда-типографа произошло выпадение сухостоя (елей возрастом старше 60 лет) с образованием открытых прогалин-короедников [40]. После завершения вспышки в течение нескольких лет практически весь пораженный короедом еловый сухостой выпал. Ориентировочно с 2015 г., как показывают маршрутные наблюдения и визуальная оценка серии космоснимков 2014–2024 гг. (Google Earth Pro), новых масштабных вспышек с образованием прогалин-короедников не происходило.

Выявление площадей короедников. Для выявления площадей короедников использовали мозаики спутниковых снимков ESRI Basemap (Махаг с разрешением 0,6–1,2 м) августа 2017 г. в видимом диапазоне и января 2023 г. в видимом и инфракрасном (Sentinel-2) диапазонах. Дополнительно анализировались мозаики Google Earth (Махаг и Landsat с разрешением 0,6–1,2 м) в видимом диапазоне на периоды марта 2013 г. (снежный покров), августа 2017 и июня 2020 гг. Картирование и подсчет площадей производили инструментами NextGIS QGIS версии 21.1.0. Контуры короедников определяли визуально по светлому фону в инфракрасном диапазоне и наличию прогалин и разреженному древостою в видимом диапазоне; контуры выделяли вручную. Крупные короедники имели совершенно лишненную древостоя центральную часть, которая была окружена ореолом периферийной области – разреженным древостоем. Последняя при картировании была включена в контур короедника. Проверочные маршруты в короедниках кварталов 24, 30, 36 и 37 подтвердили наличие в их периферийных частях большого числа выпавших елей с сохранением редких либо единичных старовозрастных сосен, реже – деревьев других пород.

Выделенные вручную контуры сверяли с контурами утраченных с 2000 по 2021 г. участков леса, отмеченными в автоматизированном режиме в рамках проекта Global Forest Change [41] (<https://glad.earthengine.app>). Детализация этих автоматически выделенных контуров значительно уступает детализации контуров, выделенных вручную. Тем не менее с их помощью были обнаружены малозаметные при визуальном анализе снимков небольшие прогалины, удаленные от основных площадей короедников. Из картирования исключались прогалины, известные по данным мониторинга и образовавшиеся до 2010 г. (в том числе пятна пожаров, бобровых плотин и др.).

За пределами выделенных контуров практически по всей территории ПТЗ также встречаются отдельные упавшие ели, пораженные

короедом-типографом, в виде единичных валежин или остолопов с сопутствующими окнами в пологе леса. Они не видны на спутниковых снимках ни при ручной, ни при автоматической обработке, поэтому такие микролокации в картировании и расчетах никак не учтены. Принимая во внимание их наличие, можно лишь констатировать широкий разлет *Ips typographus* L. в ходе вспышки численности 2010–2011 гг.

Для анализа биотопической приуроченности выявленных короедников использовались оцифрованные лесотаксационные и геоботанические карты за период 1946–2015 гг. [36, 42–45], а также карта-схема гарей и вырубок 1938–1944 гг. по материалам А. И. Каляева [34].

Динамика разнообразия растительности после нарушения. Разнообразие растительности оценивали через 8 и 12 лет после массовой вспышки размножения *Ips typographus* L. Проводили сравнение разнообразия растительности для трех биотопов, представленных геоботаническими описаниями короедников 2019 и 2023 гг. (28 и 62 площадок, соответственно) и фоновых ельников (20 площадок), не затронутых вспышкой короеда-типографа (описания 2019–2023 гг.).

Всего анализировали 110 геоботанических описаний, выполненных на площадках 10 × 10 м. Для каждой площадки визуально оценивали проективное покрытие ярусов древостоя (ярус *A*), кустарников/подроста (*B*), травяно-кустарничкового (*C*) и мохового-лишайникового (*D*) ярусов. В ярус *C* помимо травянистых растений (здесь это собственно травы, кустарнички, полукустарники, папоротники и др.) включали молодые особи деревьев и кустарников (в том числе проростки) в пределах высоты наиболее высокой на площадке особи травянистого растения. Для ярусов *A*, *B*, *C* отмечали все виды сосудистых растений с указанием облива-покрытия видов по шкале Браун-Бланке. Наименования видов даны по сводке Черепанова [46]. Геоботанические описания доступны в системе GBIF [47–50].

При сравнении разнообразия растительности в трех биотопах проверяли гипотезы о том, что массовая вспышка размножения короеда-типографа повлияла на альфа-, бета- и гамма-разнообразие растительности еловых лесов заповедника. Анализ геоботанических описаний выполняли в среде статистического программирования R [51]; для проведения ординации и анализа индикаторных видов использовали программу PC-ORD ver. 7.11 [52].

Для биотопов давали общее описание доминантных видов (более 50 % покрытия) и высококонстантных (встреча более чем в 75 % описаний). Для сравнения проективного покрытия

ярусов растительности и альфа-разнообразие растительности в биотопах (среднее число видов на площадку) проводили серию однофакторных дисперсионных анализов (ANOVA) с последующим попарным сравнением средних (в случае значимости различий в группе) с помощью критерия Тьюки; однородность дисперсий проверяли с помощью критерия Левена.

Выполняли визуализацию схожести площадок по составу и обилию видов растений путем ординации описаний методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS); ординацию проводили по данным обилия-покрытия видов по всем ярусам растительности; в случае повторов видов в ярусах использовали максимальное обилие; в качестве меры расстояния использовали индекс Брея – Кертиса, учитывающий обилие видов. Для интерпретации осей ординации строили векторы по методу объединенного графа (joint plot) [52] с экологическими характеристиками площадок, числом видов разных эколого-ценотических групп (ЭЦГ), общим числом видов на площадке и проективным покрытием ярусов растительности. В качестве экологических характеристик использовали значения видов из шкал Ландольта [53], взвешенные на обилие и усредненные для площадки. Расчет экологических характеристик выполняли в программе EcoScale [54]. Эколого-ценотические группы видов растений использовали в понимании О. В. Смирновой и др. [55]; виды относили к одной из шести следующих ЭЦГ: неморальная, бореальная, боровая, нитрофильная, лугово-опушечная, водно-болотная и олиготрофная [56].

Для оценки статистической значимости различий видового состава биотопов использовали пермутационный многомерный анализ вариации PERMANOVA [57] с использованием функций *betadisper* и *adonis2* пакета *vegan* [58]. Помимо минимальной модели с одним предиктором (тип биотопа) в модель, основанную на матрице различий Брея – Кертиса, к типу биотопа добавляли линейные предикторы – экологические характеристики площадок, рассчитанные по шкалам Ландольта (увлажнение, богатство, кислотность почвы, ее аэрация и гумусированность), а также число видов разных ЭЦГ. Сравнение гамма-разнообразия короедников 2019, 2023 гг. и фоновых ельников выполняли с помощью кривых накопления видов с разреживанием (интерполяцией) и экстраполяцией, выполненных по методу Chao et al. [59] с помощью пакета *iNEXT* [60]. Анализировали видовое богатство и экспоненту индекса

Шеннона; отсутствие пересечения доверительных интервалов у кривых накопления свидетельствовало о статистически значимых различиях гамма-разнообразия биотопов [61]. Индикаторные значения видов для разных групп описаний *IndVal* [62] оценивали по частоте встреч и относительному обилию видов растений на площадках в биотопах. В работе был принят 5 % уровень значимости.

Результаты и обсуждение

Выявление площадей короедников. По результатам анализа спутниковых снимков общая площадь короедников, образовавшихся на территории ПТЗ по итогу вспышки *Ips typographus* L. 2010–2011 гг., составила на 6 января 2023 г. 104,12 га (2,2 % от общей лесной площади ПТЗ). Наиболее масштабные короедники располагаются на водоразделе рек Таденка и Пониовка в кварталах 24, 30, 36 и 37 (рис. 3). Крупнейшая площадь отмечена в квартале 36. Все эти участки не были затронуты рубками 1941–1945 гг. и на момент организации заповедника представляли собой зрелые насаждения [43].

Сопоставление выделов с доминированием ели по данным лесной таксации, предшествующей вспышке [45], с участками распространения короеда-типографа показывает, что короедники в большинстве своем, в том числе наиболее крупный участок в квартале 36, образовались вне площадей ельников, затрагивая главным образом выдела, отмеченные как леса с доминированием сосны (рис. 4). Такие выдела отнесены к соснякам также и на картах более ранних таксаций [42, 44]. Тем не менее полевые осмотры подтвердили выпадение на короедниках в этих выделах именно елей и сохранение сосен только единично по периферии полностью свободных от выпавшего древостоя центральных частей короедников. Вероятнее всего, в ходе таксаций происходил недоучет скорости сукцессии в сосновых борах, где подрост ели постепенно выходил в первый ярус и замещал первое поколение сосен. Ввиду сходства облика хвойных пород на аэрофотоснимках (в том числе в зимний период), дешифровщику трудно учесть смену доминанта древостоя средствами одного лишь анализа аэрокосмических снимков без проведения полевых работ в конкретных выделах. Недостатки таксаций также видны по появлению короедников в выделах с доминированием березы над елью (квартал 35) и в выделах, где ель вообще не указана в составе древостоя (кварталы 6, 17, 23, 39 и др.).

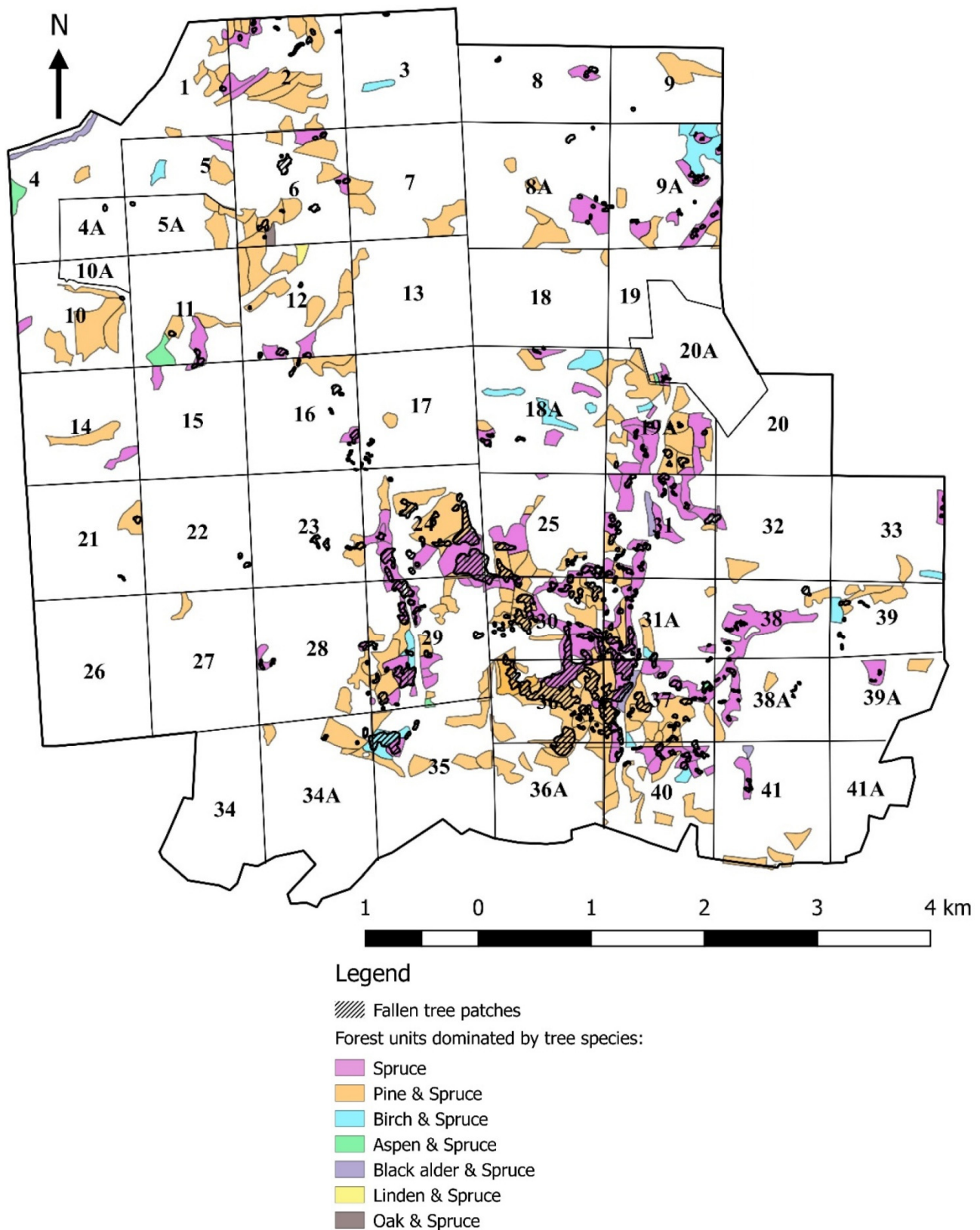


Рис. 3. Площади сплошного усыхания и выпадения ельников (короедники) на январь 2023 г., образовавшиеся в результате вспышки размножения короеда-типографа на территории Приокско-Тerrasного заповедника в 2010–2011 гг. Номерами указаны лесные кварталы. Данные по преобладающим древесным породам в выделах с наличием ели в первом или втором ярусе приведены по лесной таксации 1999 г.

Fig. 3. Areas of continuous drying and loss of spruce forests (bark beetle affected forests) as of January 2023, resulting from the bark beetle outbreak in the Prioksko-Terrasny Nature Reserve in 2010–2011. Forest compartments are indicated by numbers. Data on the predominant tree species in compartments with spruce in the first or second layers are based on the 1999 forest inventory

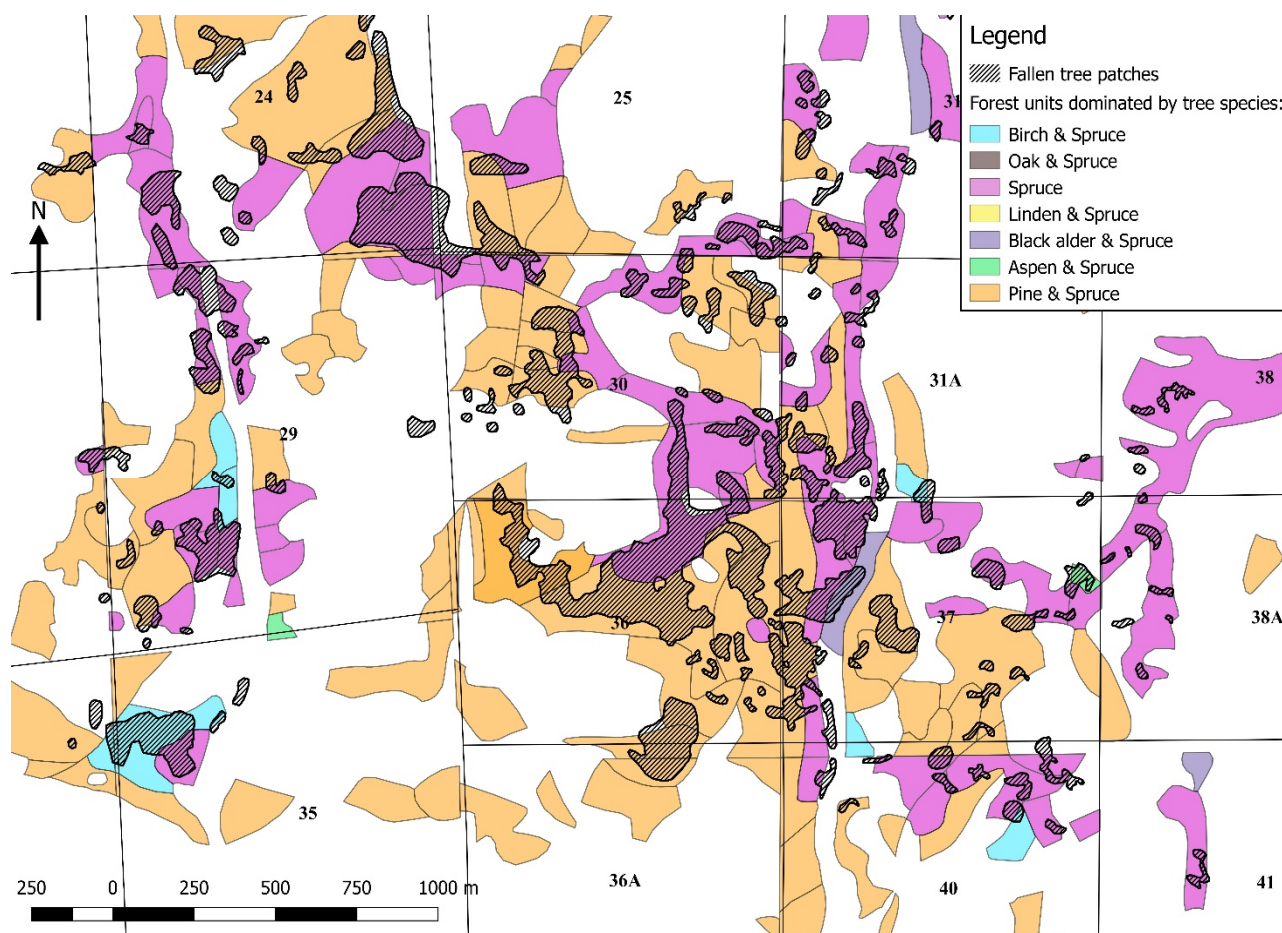


Рис. 4. Распространение короедников на участке, наиболее затронутом вспышкой короеда-типографа. Номерами указаны лесные кварталы. Данные по преобладающим древесным породам в выделах с наличием ели в первом или втором ярусе приведены по лесной таксации 1999 г.

Fig. 4. Distribution of spruce forests in the area most affected by the bark beetle outbreak. Forest compartments are indicated by numbers. Data on the predominant tree species in compartments with spruce in the first or second layer are based on the 1999 forest inventory

Значительные площади выделов с доминированием ели не были затронуты вспышкой *Ips typographus* L., что подтверждается также маршрутными наблюдениями 2022 г. Только 17,6 % площади выделов, отмеченных таксацией 1999 г. как ельники, погибло; большая же часть ельников (расположенных главным образом в долинах рек Пониловки и Таденки и их притоков) уцелели. Данное обстоятельство следует отнести к приуроченности сохранившихся ельников к наиболее подходящим этой породе влажным биотомам, а именно к долинам малых рек и ручьев, а также к увлажненным понижениям, примыкающим к дистальным частям дугообразных валов – материковых дюн. В отличие от сухих водоразделов, где расположены основные короедники, более влажный микроклимат, видимо, способствовал большей устойчивости ельников в долинах рек и ручьев к засухе 2010 г. При этом сохранение в составе лесов заповедника старовозрастных ельников не исключает возможности повторения вспышек *Ips typographus* L.

Масштабы поражения еловых лесов ПТЗ в сравнении с данными по европейским территориям [9, 17, 18] позволяют охарактеризовать местную вспышку короеда-типографа как интенсивную.

Динамика разнообразия. Короедом-типографом были поражены древостой с елью с доминированием в напочвенном покрове видов разных ЭЦГ – бореальных, неморально-бореальных, бореально-боровых и неморально-боровых [33, 63]. Всего в 110 геоботанических описаниях было отмечено 226 видов сосудистых растений, относящихся к 61 семейству, из них 29 видов древесных растений (15 деревьев и 14 кустарников) и 197 видов травянистых растений.

В короедниках, исследованных в 2019 г., в древостое на 40 % площадок с небольшим покрытием встречалась ель европейская (*Picea abies*); на 30 % площадок – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*); единично дуб черешчатый (*Quercus robur*), липа сердцевидная (*Tilia cordata*) и березы

повислая и пушистая (*Betula pendula* и *B. pubescens*). В подросте на 70 % площадок встречалась рябина (*Sorbus aucuparia*), на 50 и 40 % площадок – ель и липа, последняя иногда доминировала куртинами; в подлеске наиболее часто – бузина красная (*Sambucus racemosa*). В напочвенном покрове доминировали бореально-нитрофильная малина (*Rubus idaeus*) и боровой папоротник орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), а также инвазивный однолетник недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora*), бореальные травы кислица (*Oxalis acetosella*) и костяника (*Rubus saxatilis*), неморальные копытень европейский (*Asarum europaeum*), осока волосистая (*Carex pilosa*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) и звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*). Высокая константность (встречи более чем на 75 % площадок) наблюдалась у малины, бореальных трав вейника тростникового (*Calamagrostis arundinacea*) и костяники, неморального ландыша майского (*Convallaria majalis*). С учетом напочвенного покрова рябина и ель встречались на 93 и 79 % площадок.

В 2023 г. в исследованных короедниках в ярусах древостоя наиболее часто с небольшим обилием встречались ель, сосна и береза. В подросте доминировали ель и липа, они встречались на 70 и 50 % площадок. Рябина не доминировала, но встречалась повсеместно (90 % площадок). Подрост дуба черешчатого встречался на 50 % площадок. В подлеске наиболее часто (на 50 % площадок) встречались бореальные кустарники крушина ломкая (*Frangula alnus*) и бузина (*Sambucus racemosa*). В напочвенном покрове, как и на площадках 2019 г., доминантами были малина и орляк. К ним добавились бореальные виды линнея северная (*Linnaea borealis*) и черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*), боровой вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), неморальные осока волосистая, будра волосистая (*Glechoma hirsuta*), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), звездчатка жестколистная и нитрофильные селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium*) и бодяк огородный (*Cirsium oleraceum*). С учетом напочвенного покрова высококонстантными остались древесные виды ель и рябина, травянистые виды *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus idaeus* и *Convallaria majalis*; к ним добавились неморальные дуб черешчатый и щитовник картузианский (*Dryopteris carthusiana*), бореальный майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Таким образом, в 2023 г. увеличилось число доминантных и константных видов на площадках;

среди них возросла доля неморальных, появились нитрофильные виды.

В изученных фоновых сложных ельниках число доминантных и высококонстантных видов было невелико. В древостое с елью местами содоминировала осина; помимо ели, часто встречались береза (60 % площадок) и липа (50 %). В ярусе *B* доминантов не было; часто встречались липа и рябина (по 60 % площадок), ель и крушина (по 50 %). В напочвенном покрове помимо борового орляка доминировали бореальные хвощ луговой (*Equisetum pratense*) и голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris*), а также неморальные осока волосистая и земляника мускусная (*Fragaria moschata*). В целом, с учетом напочвенного покрова, высококонстантными видами были древесные виды ель, рябина и липа, а также бореальные травы вейник тростниковый и костяника наряду с неморальным ландышем.

Биотопы различались по проективному покрытию древесного яруса и мохово-лишайникового ярусов и не различались по покрытию ярусов *B* и *C* (рис. 5). Покрытие яруса *A* было максимальным в фоновых ельниках (59 ± 5 %; ст. ош. здесь и далее) и минимальным в короедниках 12 ± 2 % (и в 2019, и в 2023 гг.). Покрытие яруса *D* было минимальным в фоновых ельниках 10 ± 3 %, что значительно отличалось от значений покрытия на площадках 2023 г. (32 ± 4 %); значения 2019 г. значительно не отличались от значений в остальных биотопах.

Среднее число видов на площадку (альфа-разнообразие) во всех изученных биотопах во всех ярусах составило $28,6 \pm 0,9$; максимальное среднее значение наблюдалось в фоновых ельниках ($32,8 \pm 2,0$), что было значительно выше, чем в короедниках 2019 г. ($25,4 \pm 1,6$), но не отличалось от среднего числа видов в короедниках 2023 г. ($28,7 \pm 1,1$); альфа-разнообразие в короедниках 2019 и 2023 гг. между собой также значительно не различалось (рис. 6). Эколого-ценотическая структура биотопов значительно различалась только по числу неморальных и боровых видов: в напочвенном покрове наибольшее число неморальных видов ($13,0 \pm 1,2$) наблюдалось в фоновых ельниках, что было выше числа неморальных видов в короедниках разных лет ($7,2 \pm 0,7$ и $8,6 \pm 0,7$ в 2019 и 2023 гг., соответственно). Число боровых видов было максимально в короедниках 2023 г. ($1,8 \pm 0,2$ вида), что было выше, чем в фоновых ельниках ($0,7 \pm 0,2$), но значительно не отличалось от короедников 2019 г. ($1,2 \pm 0,2$). Число видов остальных ЭЦГ в изученных биотопах значительно не различалось.

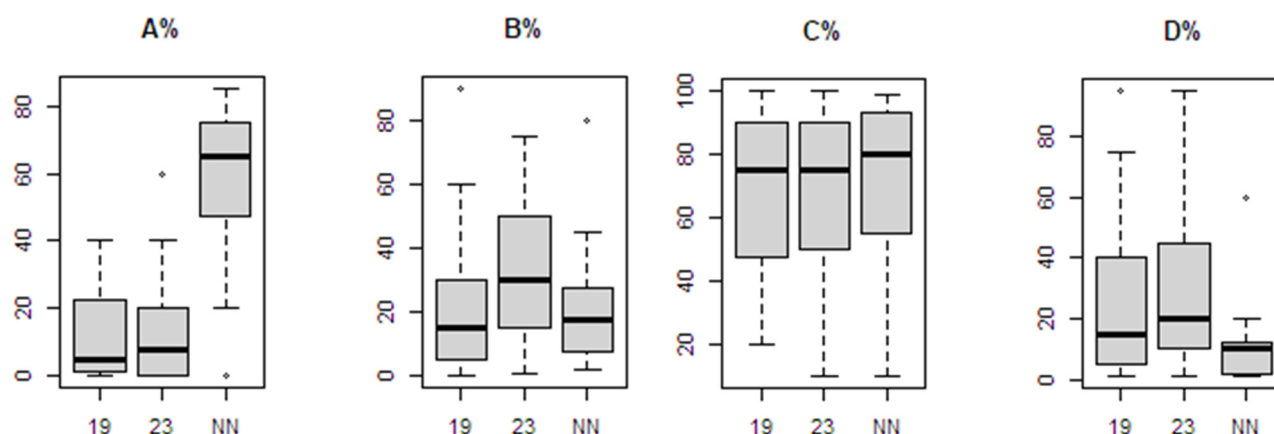


Рис. 5. Проективное покрытие ярусов растительности по биотопам. На бокс-плотах отмечены медиана (линия внутри ящика), 25-й и 75-й перцентили (границы ящика), а также «усы», показывающие разброс данных до межквартильного размаха. Выбросы (значения за усами) отображаются точками. По оси X – биотопы: 19, 23 – короедники, исследованные в 2019 и 2023 гг., NN – фоновые ельники. По оси Y – проценты покрытия по ярусам растительности

Fig. 5. Projective cover of vegetation layers by biotopes. Boxplots show the median (line inside the box), 25th and 75th percentiles (box boundaries), and "whiskers" showing the data spread up to the interquartile range. Outliers (values outside the whiskers) are shown as dots. The X-axis shows biotopes: 19, 23 – bark-beetle affected forests studied in 2019 and 2023, NN – background spruce forests. The Y-axis shows the percentage of the cover by vegetation layer

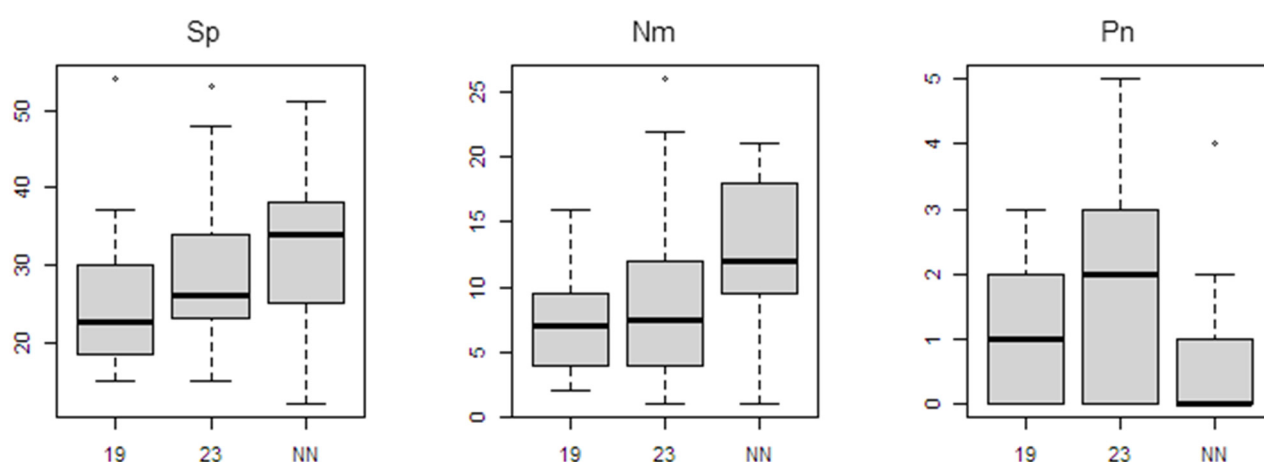


Рис. 6. Число видов сосудистых растений по изученным биотопам (Sp), видов неморальной и боровой ЭЦГ (Nm, Pn). По оси X – биотопы: 19, 23 – короедники, исследованные в 2019 и 2023 гг., NN – фоновые ельники

Fig. 6. Number of vascular plant species in the studied biotopes (Sp), nemoral and pine forest ecological-coenotic groups (Nm, Pn). X-axis – biotopes: 19, 23 – bark-beetle affected forests studied in 2019 and 2023, NN – background spruce forests

Исследованные биотопы значительно различались по видовому составу (PERMANOVA: $P = 0,0001$). Две первые оси ординации представляли 71 % общей вариации растительности (рис. 7); в этих осях в наибольшей степени различались описания короедников 2019 г. и фоновые ельники заповедника. Растительность короедников, изученная в 2023 г., в большой степени объединяла эти два биотопа и отличалась максимальным бета-разнообразием – на ординационной диаграмме она образовывала наибольшее по размаху облако точек. Первая ось представляла 53 % вариации растительности; наибольшую

корреляцию она имела с pH ($r = 0,92$), богатством почвы азотом (0,83), содержанием гумуса (–0,62), а также числом неморальных, нитрофильных и боровых видов (0,71, 0,64, –0,65, соответственно), а также общим числом видов в описаниях (0,6) (рис. 8). Вторая ось представляла 18 % вариации и имела наибольшую корреляцию с влажностью почвы (0,61) и ее гумусированностью (0,60). Биотопы плохо различались по третьей оси, которая содержала 10 % вариации и была, очевидно, связана с другими, не исследуемыми в данной работе факторами (рис. 7,б).

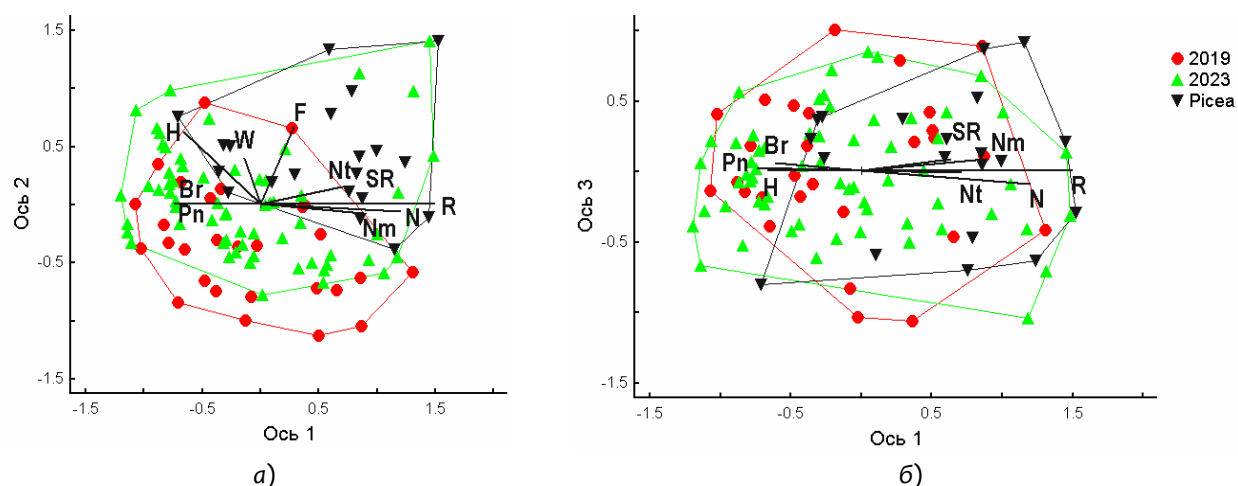


Рис. 7. Результаты неметрического многомерного шкалирования (NMDS) описаний растительности в ельниках Приокско-Тerrasного заповедника, пораженного массовой вспышкой короеда-типографа 2010–2011 гг. Обозначения: 2019, 2023 – площадки на участках, пораженных короедом, исследованные в 2019 и 2023 гг.; Picea – площадки в фоновых ельниках, не пораженных короедом-типографом. Векторы характеристик окружающей среды, рассчитанные по экологическим шкалам Ландольта [53]: R – pH почвы; N – содержание азота в почве; F – увлажнение; W – переменность увлажнения; H – содержание гумуса. Векторы видового разнообразия: SR – общее число видов на площадке, число видов разных ЭЦГ: Nm – неморальных; Nt – нитрофильных; Br – бореальных; Pn – боровых. Три оси NMDS (первая и вторая оси – а; первая и третья – б) представляют 81 % вариации данных; стресс 0,16

Fig. 7. Results of nonmetric multidimensional scaling (NMDS) of vegetation plots in spruce forests of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve. Legends: 2019, 2023 – plots in areas affected by the bark beetle, studied in 2019 and 2023; Picea – plots in background spruce forests not affected by the bark beetle-typhophorus. Vectors of environmental characteristics calculated using Landolt's ecological values [53]: R – soil pH; N – soil nitrogen content; F – moisture; W – moisture variability; H – humus content. Species diversity vectors: SR – total number of species in a plot, number of species of different ecological-coenotic groups: Nm – nemoral; Nt – nitrophilous; Br – boreal; Pn – poor pine forest. The three NMDS axes (the first and second axes – a; the first and third ones – b) represent 81% of the data variation; stress 0.16

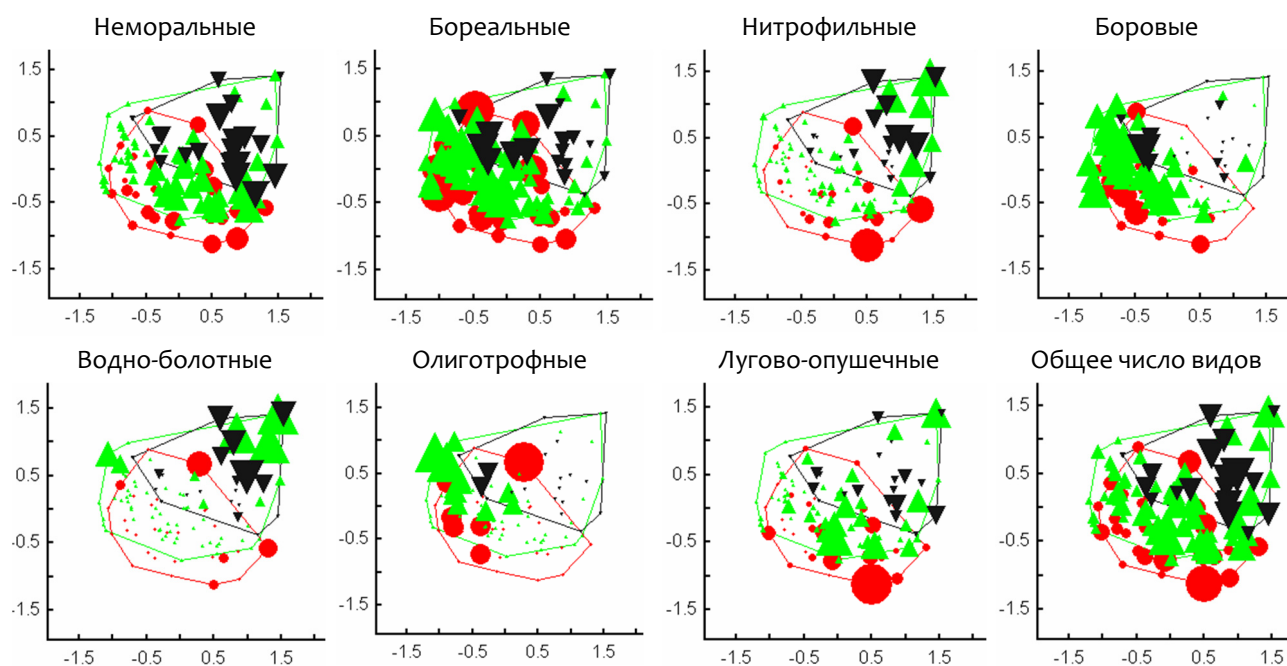


Рис. 8. Результаты ординации геоботанических описаний в двух первых осях NMDS с наложением (overlaid) числа видов разных ЭЦГ и общего числа видов сосудистых растений в напочвенном покрове. Обозначения биотопов те же, что и на рис. 7

Fig. 8. Results of ordination of vegetation plots in the first two NMDS axes with overlaid numbers of species of different ecological-coenotic groups and the total number of vascular plant species in the ground cover. Biotope legends are the same as in Fig. 7

Разделение всей совокупности геоботанических описаний на биотопы объясняло всего 8 % вариации состава растительности на площадках (табл. 1). Добавление в качестве линейных предикторов экологических характеристик площадок увеличило процент объясненной дисперсии до 43. Максимальный вклад вносили гумусированность почвы и ее увлажнение (вместе 22 %) – показатели, которые имели достаточно высокую

корреляцию со второй осью ординации, а факторы, скоррелированные с первой осью (рН почвы и ее богатство азотом), объясняли 9 % вариации растительности. Полученный результат небольшого вклада биотопов в вариацию растительности при довольно существенном суммарном вкладе оцененных экологических факторов свидетельствует о разнообразии экологических условий внутри изученных биотопов.

Таблица 1

Значимые эффекты экологических характеристик и типа биотопа на вариацию состава растительности на геоботанических площадках по результатам пермутационного многомерного анализа вариации PERMANOVA, основанного на расстоянии Брея – Кертиса

Table 1

Significant effects of ecological characteristics and biotope type on variation of species composition on vegetation plots based on the results of a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) based on the Bray–Curtis distance

Показатель	Число степеней свободы	Сумма квадратов	R^2	F статистика	P -значение
Биотоп	2	1,98	0,076	6,73	0,0001
Гумусированность почвы	1	3,62	0,138	24,63	0,0001
Увлажнение почвы	1	2,18	0,083	14,83	0,0001
Реакция (рН) почвы	1	1,19	0,045	8,08	0,0001
Богатство почвы азотом	1	1,02	0,039	6,96	0,0001
Освещенность	1	0,79	0,030	5,39	0,0001
Переменность увлажнения	1	0,54	0,021	3,68	0,0003
Остатки модели	101	14,86	0,567		
Общая вариация	109	26,19	1		

Более высокие значения увлажнения почвы для фоновых ельников (рис. 9) можно объяснить наличием в них естественных окон распада древостоя, которые создают мозаику местообитаний с ямами ветровально-почвенных комплексов, в которых произрастают влаголюбивые виды растений [64]. Шкала гумусированности почв Э. Ландольта, как было показано ранее [65], хорошо коррелирует с содержанием углерода в почве. Высокие значения по этой шкале характерны для бореальных и боровых трав, папоротников и кустарничков, и в нашем исследовании градиент увеличения числа бореальных и боровых видов растений на диаграмме до некоторой степени совпадает с градиентом гумусированности почв. Переменность увлажнения слегка выше в короедниках, описанных в 2023 г., что коррелирует с высокой вариацией растительности и экологических условий на площадках этого биотопа. Значения рН почвы выше в фоновых ельниках, что можно объяснить увеличением кислотности (более низкими значениями рН) при катастрофических увеличениях опада и

отпада елей после массовых вспышек короеда-типографа. Более низкие характеристики освещенности в фоновом ельнике хорошо объясняются более высокими значениями проективного покрытия крон в этом биотопе. Поскольку экологическое разнообразие внутри биотопов довольно высокое, то во всех биотопах есть площадки, более богатые почвенным азотом, с большим числом неморальных и нитрофильных видов, и наоборот, площадки с менее богатыми условиями, более высокой долей бореальных и боровых видов. Следует учитывать, что оценки по экологическим шкалам являются опосредованными характеристиками среды, зависящими от видового состава растительности. Вместе с тем, прямые измерения почвенных характеристик в целом подтверждают их высокую вариабельность в лесах, нарушенных короедом [66], в том числе резкое увеличение концентраций растворимых форм азота и фосфора, повышение концентраций катионов кальция, магния, калия, общей емкости катионного обмена в почве на нарушенном участке [67].

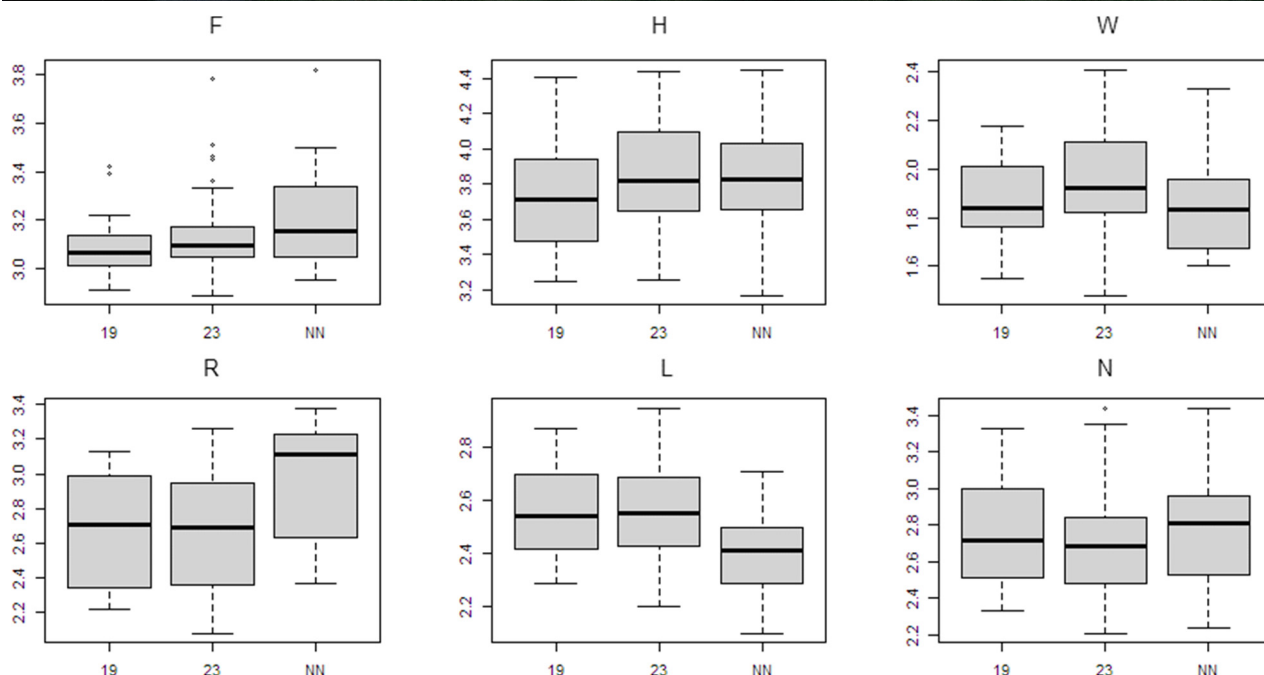


Рис. 9. Экологические характеристики биотопов по шкалам Ландольта: F – увлажнение; H – содержание гумуса; W – переменность увлажнения; R – pH почвы; L – освещенность; N – содержание азота в почве. По оси X – биотопы: 19, 23 – короедники, исследованные в 2019 и 2023 гг., NN – фоновые ельники. По оси Y – баллы по экологическим шкалам

Fig. 9. Ecological characteristics of biotopes according to Landolt values: F – moisture; H – humus content; W – moisture variability; R – soil pH; L – illumination; N – soil nitrogen content. The X-axis shows biotopes: 19, 23 – bark-beetle affected forests, studied in 2019 and 2023, NN – background spruce forests. The Y-axis shows scores according to the ecological scales

Как было сказано выше, по ординационной диаграмме максимальное бета-разнообразие наблюдалось для короедников, исследованных в 2023 г. Вместе с тем, вследствие достаточно большого числа площадок в наиболее разнообразном биотопе 2023 г., среднее внутригрупповое расстояние между площадками во всех биотопах было одинаковым ($0,7 \pm 0,1$); дисперсия видового состава в анализируемых группах описаний была однородная ($P = 0,51$ по betadisper).

Общее число видов (видовое богатство, гамма-разнообразие) по биотопам составило 135, 183 и 145 видов сосудистых растений для короедников, обследованных в 2019 и 2023 гг. и фоновых ельников, соответственно (размеры выборок – 28, 62 и 20 геоботанических описаний). Анализ кривых накопления с интерполяцией и экстраполяцией показал, что по общему числу видов лидировал биотоп короедников, исследованных в 2023 г. (рис. 10,а,в), а по индексу разнообразия Шеннона, увеличивающему роль видов с малым обилием, значительно выше оказалось гамма-разнообразие в фоновых ельниках (рис. 10,б,г).

Таким образом, после массового поражения короедом-типографом ельников ПТЗ в короедниках 2019 г. сначала уменьшилось альфа- и гамма-разнообразие растительности, а в 2023 г.

за счет увеличения разнообразия микроместообитаний (бета-разнообразие) видовое богатство короедников значительно увеличилось. Однако максимальное гамма-разнообразие по индексу Шеннона, учитывающему обилие видов, наблюдалось в ельниках, не затронутых короедом-типографом. В фоновых ельниках разнообразие достигалось за счет естественного разнообразия микроместообитаний и некатастрофической динамики лесных сообществ. Сравнение индикаторных видов трех анализируемых биотопов подтвердило эти выводы.

Общее число индикаторных видов, специфичных для анализируемых биотопов по частоте встречаемости и обилию ($P < 0,05$), было по 6 для короедников в 2019 и 2023 г. и 31 для фоновых ельников. По принадлежности к ЭЦГ в 2019 г. индикаторными видами были 3 бореальных (с малиной во главе списка), по одному нитрофильному, лугово-опушечному и инвазивному виду (табл. 2). В 2023 г. наблюдалось выравнивание эколого-ценотической структуры сообщества – индикаторными видами были 3 бореальных и 3 неморальных вида. В фоновых ельниках индикаторными видами являлись 3 бореальных, 14 неморальных, 9 нитрофильных, 4 лугово-опушечных и 1 водноболотный вид.

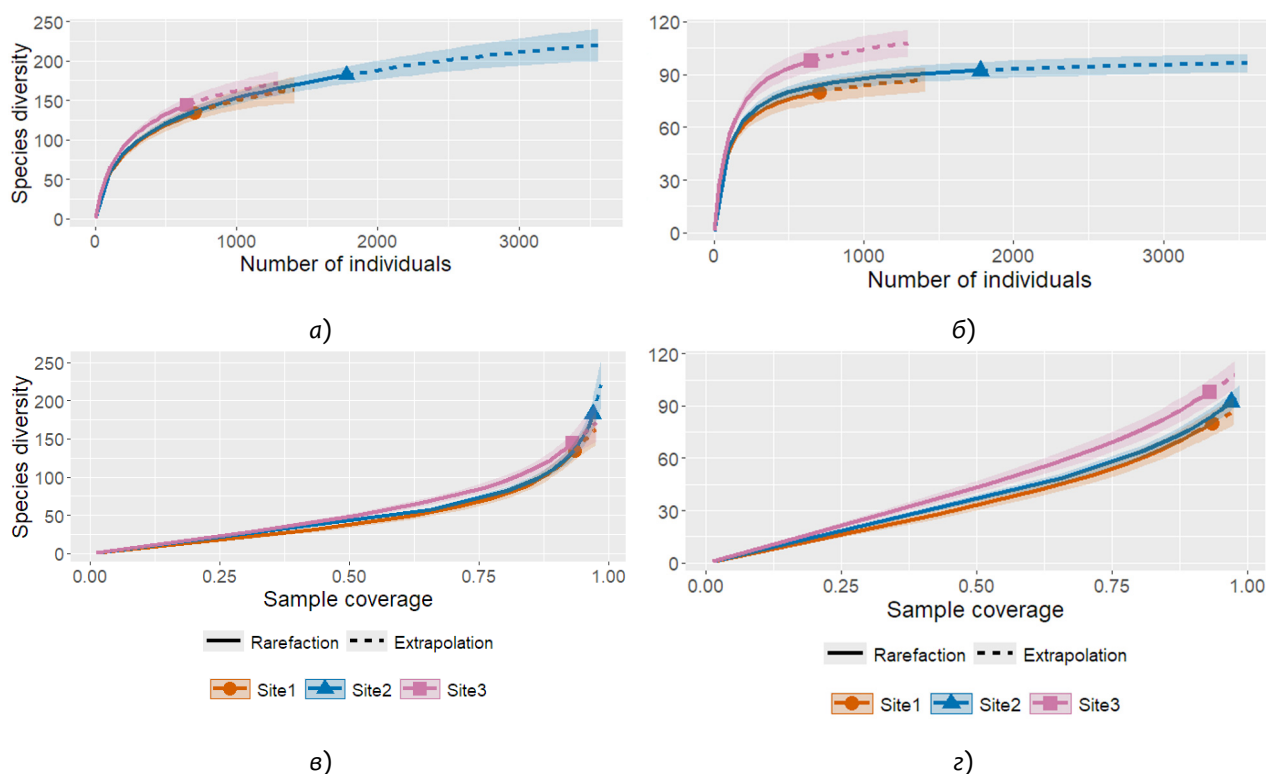


Рис. 10. Кривые разрежения-экстраполяции (а, б) и зависимости видового разнообразия от полноты выборки (в, г) с 95 % доверительными интервалами для исследованных сообществ. По оси Х – размер (а, б) и полнота (в, г) выборки. По оси Y – видовое богатство (а, в) и экспонента индекса Шеннона (б, г). Сплошные линии соответствуют интерполяции, пунктирные – экстраполяции. Site 1, 2, 3 – короедники, исследованные в 2019 и 2023 гг., и фоновые ельники; $n = 28, 62, 20$

Fig. 10. Rarefaction-extrapolation curves (а, б) and the dependence of species diversity on sample completeness (в, г) with 95% confidence intervals for the studied communities. The X-axis shows sample size (а, б) and completeness (в, г). The Y-axis shows species richness (а, в) and the Shannon exponent (б, г). Solid lines correspond to interpolation, dashed lines to extrapolation. Sites 1, 2, 3 – bark-beetle affected forests studied in 2019 and 2023, and background spruce forests; $n = 28, 62, 20$

Таблица 2

Индикаторные виды короедников, обследованных в 2019, 2023 гг.,
и фоновых ельников ПТЗ со значением IndVal более 20

Table 2

Indicator species of bark-beetle affected forests surveyed in 2019 and 2023, and background spruce forests of the Prioksko-Terrasny State Nature Biosphere Reserve with an IndVal value greater than 20

ЭЦГ	Латинское название вида	IndVal
1	2	3
Короедники, исследованные в 2019 г.		
BrNt	<i>Rubus idaeus</i>	41,5
Br	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	37,6
Ad	<i>Impatiens parviflora</i>	34,9
Короедники, исследованные в 2023 г.		
Nm	<i>Convallaria majalis</i>	42,4
Nm	<i>Quercus robur</i>	38,8
Nm	<i>Trientalis europaea</i>	35,8
Br	<i>Maianthemum bifolium</i>	35,4
Br	<i>Sambucus racemose</i>	33,1
Br	<i>Vaccinium myrtillus</i>	27,8
Фоновые ельники		
Br	<i>Picea abies</i>	49,5
Nm	<i>Ranunculus cassubicus</i>	39,5

Окончание табл. 2

End of Table 2

1	2	3
Nm	<i>Tilia cordata</i>	39,5
Md	<i>Galium intermedium</i>	34,6
Nm	<i>Lathyrus vernus</i>	33,9
Nm	<i>Ajuga reptans</i>	31,6
Nm	<i>Viola mirabilis</i>	30,9
Nt	<i>Padus avium</i>	29,9
Nm	<i>Paris quadrifolia</i>	27,7
Nm	<i>Aegopodium podagraria</i>	27,2
Nm	<i>Euonymus verrucosus</i>	27,2
Nm	<i>Viburnum opulus</i>	24,8
Nt	<i>Filipendula ulmaria</i>	22,9
Nt	<i>Cirsium oleraceum</i>	21,8
Nm	<i>Mercurialis perennis</i>	21,1
Nm	<i>Equisetum hyemale</i>	20

Результаты геоботанических обследований разных лет свидетельствуют, что катастрофическое нарушение в виде массовой вспышки размножения короеда-типографа в ельниках ПТЗ привело сначала к выравниванию экологических условий в нарушенных насаждениях, что вызвало увеличение числа доминантных и высококонстантных видов растений в напочвенном покрове короедников при меньшем числе в них специфичных индикаторных видов (которые в основном были индикаторами нарушений). С течением времени экологические условия на пораженных участках стали изменяться в сукцессионном направлении – увеличении доли сначала боровых, потом неморальных и бореальных видов растений. При общем сукцессионном направлении конкретные условия восстановительной динамики были достаточно разнообразными, что привело к увеличению общего бета-разнообразия нарушенных участков и увеличению видового богатства территории. Вместе с тем не нарушенные короедом ельники демонстрировали общее наиболее высокое разнообразие, оцениваемое по индексу Шеннона, за счет внутриценотических процессов и сохранения высокого числа специфических внутрилесных неморальных, нитрофильных и бореальных видов растений. При общем бореально-неморальном облике напочвенного покрова изученных сообществ ель и липа одинаково доминировали в подросте нарушенных сообществ, но ель встречалась чаще липы в восстанавлиющихся после нарушения лесах.

Наши результаты в целом совпали с наблюдениями, описанными в летописях природы ПТЗ за 2010–2024 гг.: после массовой вспышки размножения короеда-типографа и выпадения елового древостоя в напочвенном покрове

наблюдалось достаточно долгое доминирование орляка и малины, сохранение основных бореальных видов и появление нитрофильных видов при кодоминировании в подросте ели и липы. Анализ геоботанических описаний разных лет позволил дополнить наблюдения выводом, что к 2023 г. была достигнута достаточная высокая степень восстановления флоры еловых лесов, при этом фоновые ельники, не затронутые вспышкой размножения короеда-типографа, сохраняли богатую внутрилесную флору. Полученные результаты о достаточном быстром и уверенном восстановлении еловых и смешанных хвойно-широколиственных лесов после вспышки массового размножения короеда-типографа подтвердили результаты, полученные ранее в России [23, 68] и Центральной Европе [69–72]. В целом, естественное возобновление лесов может рассматриваться как эффективный путь для достижения целей лесовосстановления после массового поражения лесов насекомыми. Вместе с тем, как показывают исследования [73, 74], интенсивность реакции и типы затронутых растительных сообществ варьируются в зависимости от вида насекомых, типа леса и времени, прошедшего с момента вспышки.

Заключение

По данным дешифрирования серий спутниковых снимков 2017–2023 гг., общая площадь прогалин-короедников, образовавшихся на территории Приокско-Террасного заповедника после выпадения еловых лесов в результате вспышки *Ips typographus* L. 2010–2011 гг., составила 104,12 га (2,2 % от общей лесной площади Приокско-Террасного заповедника). Короедники в большинстве своем, в том числе наиболее

крупный участок в квартале 36, образовались вне выделов, отмеченных лесной таксацией 1999 г. как ельников; они затрагивали главным образом выдела на водоразделах, отмеченные как насаждения с доминированием сосны и, реже, березы. Этот результат косвенно свидетельствует о недоучете в ходе таксации скорости сукцессии – смены сосновых боров ельниками. Одновременно, значительные площади ельников (и указанные в таксации, как ельники) не были затронуты вспышкой *Ips typographus* L.,

это, прежде всего, еловые леса, расположенные во влажных биотопах в долинах малых рек.

После массовой вспышки размножения коро-еда-типографа и выпадения древостоя наблюдали первоначальное снижение разнообразия растительности, за которым через 13 лет последовало восстановление альфа-, бета- и гамма-разнообразия. Таким образом, вспышка коро-еда-типографа в заповеднике в итоге не привела к снижению биоразнообразия лесов с доминированием ели.

Список литературы

1. Маслов А. Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. Пушкино : Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, 2010. 138 с.
2. Biedermann P. H., Müller J., Grégoire J. C. [et al.]. Bark beetle population dynamics in the Anthropocene: challenges and solutions // Trends in ecology & evolution. 2019. Vol. 34, № 10. P. 914–924.
3. Hlásny T., König L., Krokene P. [et al.]. Bark beetle outbreaks in Europe: state of knowledge and ways forward for management // Current Forestry Reports. 2021. Vol. 7, № 3. P. 138–165.
4. Маслов А. Д., Матусевич Л. С. Хроника и основные закономерности массовых размножений коро-еда типографа // Лесной вестник. 2003. № 2. С. 47–54.
5. Thonfeld F., Gessner U., Holzwarth S. [et al.]. A First Assessment of Canopy Cover Loss in Germany's Forests after the 2018–2020 Drought Years // Remote Sens. 2022, Vol. 14, № 3. P. 562. doi: 10.3390/rs14030562
6. Korolyova N., Buechling A., Ďuračiová R. [et al.]. The last trees standing: climate modulates tree survival factors during a prolonged bark beetle outbreak in Europe // Agricultural and Forest Meteorology. 2022. Vol. 322. P. 109025.
7. Kozhoridze G., Korolyova N., Jakuš R. Norway spruce susceptibility to bark beetles is associated with increased canopy surface temperature in a year prior disturbance // Forest Ecology and Management. 2023. Vol. 547. P. 121400.
8. Spiecker H., Kahle H.-P. Climate-driven tree growth and mortality in the Black Forest, Germany – Long-term observations // Global Change Biology. 2023. Vol. 29, № 20. P. 5908–5923. doi: 10.1111/gcb.16897
9. Pirtskhalava-Karpova N., Trubin A., Karpov A., Jakuš R. Drought initialised bark beetle outbreak in Central Europe: Meteorological factors and infestation dynamic // Forest Ecology and Management. 2024. Vol. 554. P. 121666.
10. Abdullah H., Skidmore A., Darvishzadeh R., Heurich M. Sentinel-2 accurately maps green-attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) compared with Landsat-8 // Remote Sensing in Ecology and Conservation. 2019. Vol. 5, № 1. P. 87–106. doi: 10.1002/rse2.93
11. Huo L., Persson H., Lindberg E. Early detection of forest stress from European spruce bark beetle attack, and a new vegetation index: Normalized distance red & SWIR (NDRS) // Remote Sensing of Environment. 2021. Vol. 255. P. 112240. doi: 10.1016/j.rse.2020.112240
12. Fernandez-Carrillo A., Patocka Z., Dobrovolný L. [et al.]. Monitoring Bark Beetle Forest Damage in Central Europe. A Remote Sensing Approach Validated with Field Data // Remote Sensing. 2020. Vol. 12. P. 3634. doi: 10.3390/rs12213634
13. Zabihi K., Surovy P., Trubin A. [et al.]. A review of major factors influencing the accuracy of mapping green-attack stage of bark beetle infestations using satellite imagery: Prospects to avoid data redundancy // Remote Sensing Applications: Society and Environment. 2021. Vol. 24. P. 100638. doi: 10.1016/j.rsase.2021.100638
14. Dalponte M., Yady S. C., Lorenzo F., Damiano G. Mapping a European Spruce Bark Beetle Outbreak Using Sentinel-2 Remote Sensing Data // Remote Sensing. 2022. Vol. 14. P. 3135. doi: 10.3390/rs14133135
15. Kautz M., Feurer J., Adler P. Early detection of bark beetle (*Ips typographus*) infestations by remote sensing – A critical review of recent research // Forest Ecology and Management. 2024. Vol. 556. P. 121595. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121595
16. Крылов А. М., Соболев А. А., Владимирова Н. А. Выявление очагов коро-еда-типографа в Московской области с использованием снимков Landsat // Лесной вестник. 2011. № 4. P. 54–60.
17. Migas-Mazur R., Kycko M., Zwijacz-Kozica T., Zagajewski B. Assessment of Sentinel-2 Images, Support Vector Machines and Change Detection Algorithms for Bark Beetle Outbreaks Mapping in the Tatra Mountains // Remote Sensing. 2021. Vol. 13. P. 3314. doi: 10.3390/rs13163314
18. Arthur G., Jonathan L., Juliette C. [et al.]. Spatial and remote sensing monitoring shows the end of the bark beetle outbreak on Belgian and north-eastern France Norway spruce (*Picea abies*) stands // Environ Monit Assess. 2024. Vol. 196, № 3. P. 226. doi: 10.1007/s10661-024-12372-0
19. Senf C., Seidl R. Post-disturbance canopy recovery and the resilience of Europe's forests // Global Ecology and Biogeography. 2022. Vol. 31, № 1. P. 25–36.

20. Klouček T., Komarek J., Surovy P. [et al.]. The Use of UAV Mounted Sensors for Precise Detection of Bark Beetle Infestation // *Remote Sensing*. 2019. Vol. 11. P. 1561. doi: 10.3390/rs11131561
21. Денисова Н. Б., Гусев А. Ю., Юдаков И. А. [и др.]. Результаты применения феромонных ловушек на короеда типографа в Алексеевском лесопарке ФГБУ НП «Лосинный остров» // *Лесной вестник*. 2013. № 6 (98). С. 72–78.
22. Пирцхалава-Карпова Н. Р., Карпов А. А., Грищенко М. Ю., Козловский Е. Е. Исследование участков леса, подверженных влиянию короеда-типографа (*Ips typographus*) в заповеднике «Курильский» (О. Кунашир) // *Лесотехнический журнал*. 2020. Т. 10, № 1 (37). С. 50–59.
23. Пукинская М. Ю. Возобновление темнохвойных пород в очагах усыхания *Picea orientalis* (Pinaceae) в Тебердинском заповеднике (Западный Кавказ) // *Ботанический журнал*. 2021. Т. 106, № 12. С. 1167–1179.
24. Маслов А. Д., Комарова И. А., Котов А. С. Состояние и динамика очагов размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010 г. и первой половине 2011 г. // *Лесохоз. информ.* 2011. № 1. С. 39–46.
25. Маслов А. Д., Комарова И. А., Котов А. С. Состояние и динамика очагов размножения короеда-типографа в Центральной России во второй половине 2011 г., прогноз на 2012 г. // *Лесохоз. информ.* 2012. № 1. С. 35–41.
26. Маслов А. Д. Кризис вспышки массового размножения короеда-типографа *Ips typographus* L. в 2014 г. // *Лесной вестник*. 2014. № 6 (18). С. 128–132.
27. Комарова И. А. Массовое размножение короеда-типографа в 2010–2014 гг. и защита еловых насаждений // *Лесохозяйственная информация*. 2015. № 3. С. 22–34.
28. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л. : БИН АН СССР, 1989. 63 с.
29. Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Myakshina T. N. Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Grasslands in Temperate Continental Climate Zone: Analysis of 25-Year-Long Monitoring Data // *Eurasian Soil Science*. 2023. Vol. 56. P. 1232–1246. doi: 10.1134/S1064229323601130
30. Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М. : Изд-во МГУ, 1963. 450 с.
31. Лидов В. П. Геоморфологический очерк Приокско-Террасного участка Московского государственного заповедника. Отчет. НИИ Географии МГУ // *Архив Приокско-Террасного заповедника*. 1947. Инв. № 10. С. 81.
32. Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
33. Бобровский М. В., Брынских М. Н., Иванов И. В. [и др.]. Атлас карт Приокско-Террасного заповедника / под ред. М. В. Бобровского, М. Н. Брынских. Пушкино : Биопресс, 2005. 63 с.
34. Каляев А. И. Смена пород и естественное возобновление леса в условиях заповедания. Рукопись отчета 1967–1969 гг. // *Научные фонды Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника им. М. А. Заблоцкого*. 1969. Инв. № 134. 316 с.
35. Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Ханина Л. Г. [и др.]. Биоэкологическая и демографическая характеристика территориальных контуров растительности Приокско-Террасного заповедника // *Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия* / под ред. О. В. Смирновой, Е. С. Шапошникова. СПб. : Российское ботаническое общество, 1999. С. 58–105.
36. План лесонасаждений Федерального государственного бюджетного учреждения «Приокско-террасный государственный природный биосферный заповедник им. М. А. Заблоцкого». Лесоустройство 2015 г. Масштаб 1:25000 // *Фонды Приокско-Террасного заповедника*. 2015.
37. Бобровский М. В., Ханина Л. Г. Характеристика сукцессионных процессов в лесной растительности Приокско-Террасного государственного природного заповедника на основе лесоустроительных материалов // *Эко-системы Приокско-Террасного биосферного заповедника : сб. науч. тр. Пушкино, 2005. С. 49–64.*
38. Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Прогноз изменения растительного покрова в Приокско-Террасном заповеднике по лесотаксационным данным // *Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность)* / под ред. О. В. Смирновой. Т. 2, гл. 6.4. М. : Наука, 2004. С. 131–137.
39. Летопись природы Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника за 2010 г. Книга 63. Фонды Приокско-Террасного заповедника. 2011. Инв. № 552. С. 159.
40. Летопись природы Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника за 2013 г. Книга 66. Фонды Приокско-Террасного заповедника. 2014. Инв. № 673. С. 45–46.
41. Hansen M. C., Potapov P. V., Moore R. [et al.]. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change // *Science*. 2013. Vol. 342 (6160). P. 850–853. doi: 10.1126/science.1244693
42. План типов леса Приокско-Террасного участка Московского государственного заповедника 1946–1947. Масштаб 1:25000. Фонды Приокско-Террасного заповедника. 1947.
43. Геоботаническая карта Приокско-Террасного заповедника (Окская комплексная экспедиция, НИИ Географии). Масштаб 1:10000. Фонды Приокско-Террасного заповедника. 1949. Инв. № 114.
44. План лесонасаждений Приокско-Террасного заповедника. Лесоустройство 1981 г. Масштаб 1:25000. Фонды Приокско-Террасного заповедника. 1981.
45. План лесонасаждений Приокско-Террасного заповедника. Лесоустройство 1999 г. Масштаб 1:25000. Фонды Приокско-Террасного заповедника. 1999.
46. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
47. Shovkun M., Ivanova N., Khanina L. [et al.]. Current vegetation data from the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve // *Biodiversity Data Journal*. 2021. Vol. 9. P. e71266. doi: 10.3897/BDJ.9.e71266

48. Shovkun M. Relevés of Main Vegetation Types of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve (2019–2020). Version 1.11. Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Sampling event dataset. 2021. doi: 10.15468/y2yuq8
49. Shovkun M. Relevés of Main Vegetation Types of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve (2021–2022). Version 1.7. Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Sampling event dataset. 2021. doi: 10.15468/ewgfbt
50. Shovkun M. Relevés of Main Vegetation Types of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Version 1.1. Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Sampling event dataset. 2023. doi: 10.15468/yzkmze
51. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2025. URL: <http://www.R-project.org/>
52. McCune B., Mefford M. J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 7.10. Gleneden Beach : MjM Software, 2018.
53. Landolt E., Bäumler B., Erhardt A. [et al.]. Flora indicativa: Ecological Indicator Values and Biological Attributes of the Flora of Switzerland and the Alps. Haupt-Verlag, Bern, 2010.
54. Ханина Л. Г., Грохлина Т. И., Глухова Е. М. Новые возможности программы Ecoscale для обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Математическая биология и биоинформатика : докл. V Междунар. конф. М. : Макс Пресс, 2014. С. 192–193.
55. Смирнова О. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность). Т. 1, гл. 3.2. М. : Наука, 2004. С. 165–175.
56. Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной лесных зон Европейской России. 2008. URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>
57. Anderson M. J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). Wiley statsref: statistics reference online. 2014. 1–15.
58. Oksanen J., Simpson G., Blanchet F. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-8. 2024. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
59. Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C. [et al.]. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies // Ecological monographs. 2014. Vol. 84, № 1. P. 45–67.
60. Hsieh T. C., Ma K., Chao A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers) // Methods in ecology and evolution. 2016. Vol. 7, № 12. P. 1451–1456.
61. Ханина Л. Г., Смирнов В. Э., Бобровский М. В. Оценка видового богатства растительных сообществ заповедника «Калужские засеки» на основе индексов Шеннона и Симпсона и чисел Хилла // Лесоведение. 2016. № 1. С. 65–73.
62. Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological monographs. 1997. Vol. 67, № 3. P. 345–366.
63. Отчет о проведении геоботанического исследования территории Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника в рамках проведения лесотаксационных работ 2015 г. // Фонды Приокско-Террасного заповедника.
64. Khanina L. G., Bobrovsky M. V., Zhmaylov I. V. Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4 (3). doi: 10.21685/2500-0578-2019-3-1
65. Khanina L. G., Smirnov V. E., Romanov M. S., Bobrovsky M. V. Effect of spring grass fires on vegetation patterns and soil quality in abandoned agricultural lands at local and landscape scales in Central European Russia // Ecological Processes. 2018. Vol. 7. P. 38. doi: 10.1186/s13717-018-0150-8
66. Siegert C., Clay N., Pace K. [et al.]. Bark beetle-driven community and biogeochemical impacts in forest ecosystems: a review // Annals of the Entomological Society of America. 2024. Vol. 117, № 3. P. 163–183.
67. Kaňa J., Tahovská K., Kopáček J. Response of soil chemistry to forest dieback after bark beetle infestation // Biogeochemistry. 2013. Vol. 113. P. 369–383. doi: 10.1007/s10533-012-9765-5
68. Каплевский А. А., Уланова Н. Г. Мониторинг структуры и динамики подроста и подлеска ельника после гибели древостоя в очаге поражения короедом-типографом // Стационарные экологические исследования: опыт, цели, методология, проблемы организации : материалы Всерос. совещания. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2016. С. 68–72.
69. Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak // Ecological Engineering. 2004. Vol. 23, № 1. P. 15–27. doi: 10.1016/j.ecoleng.2004.06.010
70. Nováková M. H., Edwards-Jonášová M. Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance // Forest Ecology and Management. 2015. Vol. 344. P. 120–130. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.010
71. Zeppenfeld T., Svoboda M., DeRose R. J. [et al.]. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement // Journal of Applied Ecology. 2015. Vol. 52, № 5. P. 1402–1411.
72. Kortmann M., Müller J. C., Baier R. [et al.]. Ecology versus society: Impacts of bark beetle infestations on biodiversity and restorativeness in protected areas of Central Europe // Biological Conservation. 2021. Vol. 254. P. 108931. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108931

73. Kermavnar J., Kutnar L., Pintar A. M. Ecological factors affecting the recent *Picea abies* decline in Slovenia: the importance of bedrock type and forest naturalness // *iForest*. 2023. Vol. 16. P. 105–115 doi: 10.3832/for4168-016
74. Runyon J. B., Fettig C. J., Trilling J. A. [et al.]. Changes in understory vegetation including invasive weeds following mountain pine beetle outbreaks // *Trees, Forests and People*. 2020. Vol. 2. P. 1000381. doi: 10.1016/j.tfp.2020.100038

References

1. Maslov A.D. *Koroyed-tipograf i usykhaniye yelovyykh lesov = The bark beetle and the drying up of spruce forests*. Pushkino: Vserossiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut lesovodstva i mekhanizatsii lesnogo khozyaystva, 2010:138. (In Russ.)
2. Biedermann P.H., Müller J., Grégoire J.C. et al. Bark beetle population dynamics in the Anthropocene: challenges and solutions. *Trends in ecology & evolution*. 2019;34(10):914–924.
3. Hlásny T., König L., Krokene P. et al. Bark beetle outbreaks in Europe: state of knowledge and ways forward for management. *Current Forestry Reports*. 2021;7(3):138–165.
4. Maslov A.D., Matusovich L.S. Chronicle and main patterns of mass reproduction of the bark beetle. *Lesnoy vestnik = Forestry bulletin*. 2003;(2):47–54. (In Russ.)
5. Thonfeld F., Gessner U., Holzwarth S. et al. A First Assessment of Canopy Cover Loss in Germany's Forests after the 2018–2020 Drought Years. *Remote Sens*. 2022;14(3):562. doi: 10.3390/rs14030562
6. Korolyova N., Buechling A., Ďuračiová R. et al. The last trees standing: climate modulates tree survival factors during a prolonged bark beetle outbreak in Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2022;322:109025.
7. Kozhoridze G., Korolyova N., Jakuš R. Norway spruce susceptibility to bark beetles is associated with increased canopy surface temperature in a year prior disturbance. *Forest Ecology and Management*. 2023;547:121400.
8. Spiecker H., Kahle H.-P. Climate-driven tree growth and mortality in the Black Forest, Germany – Long-term observations. *Global Change Biology*. 2023;29(20):5908–5923. doi: 10.1111/gcb.16897
9. Pirtskhalava-Karpova N., Trubin A., Karpov A., Jakuš R. Drought initialised bark beetle outbreak in Central Europe: Meteorological factors and infestation dynamic. *Forest Ecology and Management*. 2024;554:121666.
10. Abdullah H., Skidmore A., Darvishzadeh R., Heurich M. Sentinel-2 accurately maps green-attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) compared with Landsat-8. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. 2019;5(1):87–106. doi: 10.1002/rse2.93
11. Huo L., Persson H., Lindberg E. Early detection of forest stress from European spruce bark beetle attack, and a new vegetation index: Normalized distance red & SWIR (NDRS). *Remote Sensing of Environment*. 2021;255:112240. doi: 10.1016/j.rse.2020.112240
12. Fernandez-Carrillo A., Patocka Z., Dobrovolný L. et al. Monitoring Bark Beetle Forest Damage in Central Europe. A Remote Sensing Approach Validated with Field Data. *Remote Sensing*. 2020;12:3634. doi: 10.3390/rs12213634
13. Zabihi K., Surovy P., Trubin A. et al. A review of major factors influencing the accuracy of mapping green-attack stage of bark beetle infestations using satellite imagery: Prospects to avoid data redundancy. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*. 2021;24:100638. doi: 10.1016/j.rsase.2021.100638
14. Dalponte M., Yady S.C., Lorenzo F., Damiano G. Mapping a European Spruce Bark Beetle Outbreak Using Sentinel-2 Remote Sensing Data. *Remote Sensing*. 2022;14:3135. doi: 10.3390/rs14133135
15. Kautz M., Feurer J., Adler P. Early detection of bark beetle (*Ips typographus*) infestations by remote sensing – A critical review of recent research. *Forest Ecology and Management*. 2024;556:121595. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121595
16. Krylov A.M., Sobolev A.A., Vladimirova N.A. Identification of bark beetle outbreaks in the Moscow region using Landsat images. *Lesnoy vestnik = Forestry bulletin*. 2011;(4):54–60. (In Russ.)
17. Migas-Mazur R., Kycko M., Zwijacz-Kozica T., Zagajewski B. Assessment of Sentinel-2 Images, Support Vector Machines and Change Detection Algorithms for Bark Beetle Outbreaks Mapping in the Tatra Mountains. *Remote Sensing*. 2021;13:3314. doi: 10.3390/rs13163314
18. Arthur G., Jonathan L., Juliette C. et al. Spatial and remote sensing monitoring shows the end of the bark beetle outbreak on Belgian and north-eastern France Norway spruce (*Picea abies*) stands. *Environ Monit Assess*. 2024;196(3):226. doi: 10.1007/s10661-024-12372-0
19. Senf C., Seidl R. Post-disturbance canopy recovery and the resilience of Europe's forests. *Global Ecology and Biogeography*. 2022;31(1):25–36.
20. Klouček T., Komarek J., Surovy P. et al. The Use of UAV Mounted Sensors for Precise Detection of Bark Beetle Infestation. *Remote Sensing*. 2019;11:1561. doi: 10.3390/rs11131561
21. Denisova N.B., Gusev A.Yu., Yudakov I.A. et al. Results of using pheromone traps for the bark beetle in the Alekseevsky forest park of the Losiny Ostrov National Park. *Lesnoy vestnik = Forestry bulletin*. 2013;(6):72–78. (In Russ.)
22. Pirtskhalava-Karpova N.R., Karpov A.A., Grishchenko M.Yu., Kozlovskiy E.E. A study of forest areas affected by the bark beetle (*Ips typographus*) in the Kirilsky Nature Reserve (Kunashir Island). *Lesotekhnicheskii zhurnal = Forestry Engineering Journal*. 2020;10(1):50–59. (In Russ.)
23. Pukinskaya M.Yu. Regeneration of dark coniferous species in areas of *Picea orientalis* (Pinaceae) drying in the Teberda Nature Reserve (Western Caucasus). *Botanicheskii zhurnal = Botanical journal*. 2021;106(12):1167–1179. (In Russ.)

24. Maslov A.D., Komarova I.A., Kotov A.S. The state and dynamics of the breeding grounds of the bark beetle in Central Russia in 2010 and the first half of 2011. *Lesokhoz. inform. = Forestry Information*. 2011;(1):39–46. (In Russ.)
25. Maslov A.D., Komarova I.A., Kotov A.S. The state and dynamics of the breeding grounds of the bark beetle in Central Russia in the second half of 2011, forecast for 2012. *Lesokhoz. inform. = Forestry Information*. 2012;(1): 35–41. (In Russ.)
26. Maslov A.D. Crisis of the outbreak of mass reproduction of the bark beetle *Ips typographus* L. in 2014. *Lesnoy vestnik = Forestry bulletin*. 2014;(6):128–132. (In Russ.)
27. Komarova I.A. Mass reproduction of the bark beetle in 2010–2014 and protection of spruce stands. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya = Forestry Information*. 2015;(3):22–34. (In Russ.)
28. *Geobotanicheskoye rayonirovaniye Nechernozem'ya yevropeyskoy chasti RSFSR = Geobotanical zoning of the Non-Chernozem Zone of the European part of the RSFSR*. Leningrad: BIN ANSSSR, 1989:63. (In Russ.)
29. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N. Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Grasslands in Temperate Continental Climate Zone: Analysis of 25-Year-Long Monitoring Data. *Eurasian Soil Science*. 2023;56:1232–1246. doi: 10.1134/S1064229323601130
30. *Fiziko-geograficheskoye rayonirovaniye Nechernozemnogo tsentra = Physical and geographical zoning of the Non-Chernozem Center*. Moscow: Izd-vo MGU, 1963:450. (In Russ.)
31. Lidov V.P. Geomorphological overview of the Prioksko-Terrasny section of the Moscow State Nature Reserve. Report by the Research Institute of Geography of Moscow State University. *Arkhiv Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Prioksko-Terrasny Nature Reserve Archives*. 1947;(10):81. (In Russ.)
32. Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii = Classification and diagnostics of soils in Russia*. Smolensk: Oykumena, 2004:342. (In Russ.)
33. Bobrovskiy M.V., Brynskikh M.N., Ivanov I.V. et al. *Atlas kart Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Atlas of maps of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve*. Pushchino: Biopress, 2005:63. (In Russ.)
34. Kalyayev A.I. Species succession and natural forest regeneration under protected conditions. Report manuscript 1967–1969. *Nauchnyye fondy Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika im. M.A. Zablotskogo = Scientific collections of the Prioksko-Terrasny State Nature Biosphere Reserve named after M.A. Zablotsky*. 1969;(134):316. (In Russ.)
35. Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Khanina L.G. et al. Bioecological and demographic characteristics of the territorial contours of vegetation of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve. *Suktsessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya = Succession processes in Russian nature reserves and problems of biodiversity conservation*. Saint Petersburg: Rossiyskoye botanicheskoye obshchestvo, 1999:58–105. (In Russ.)
36. Afforestation plan of the Federal State Budgetary Institution "Prioksko-Terrasny State Natural Biosphere Reserve named after M.A. Zablotsky". Forest management 2015. Scale 1:25000. *Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Collections of the Prioksko-Terrasny State Nature Biosphere Reserve*. 2015. (In Russ.)
37. Bobrovskiy M.V., Khanina L.G. Characteristics of successional processes in forest vegetation of the Prioksko-Terrasny State Nature Reserve based on forest management materials. *Ekosistemy Prioksko-Terrasnogo biosfernogo zapovednika: sb. nauch. tr. = Ecosystems of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve: collection of articles*. Pushchino, 2005:49–64. (In Russ.)
38. Khanina L.G., Bobrovskiy M.V. Forecast of changes in vegetation cover in the Prioksko-Terrasny Nature Reserve based on forest inventory data. *Vostochno-Yevropeyskiye lesa (istoriya v golotsene i sovremennost') = Eastern European forests (history in the Holocene and the present)*. Moscow: Nauka, 2004;2(ch. 6.4):131–137.
39. *Letopis' prirody Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika za 2010 g. Kniga 63. Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Chronicle of the nature of the Prioksko-Terrasny State Nature Biosphere Reserve for 2010. Book 63. Collections of the Prioksko-Terrasny Reserve*. 2011;(552):159. (In Russ.)
40. *Letopis' prirody Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika za 2013 g. Kniga 66. Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Chronicle of the nature of the Prioksko-Terrasny State Nature Biosphere Reserve for 2013. Book 66. Collections of the Prioksko-Terrasny Reserve*. 2014;(673):45–46. (In Russ.)
41. Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R. et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 2013;342(6160):850–853. doi: 10.1126/science.1244693
42. *Plan tipov lesa Prioksko-Terrasnogo uchastka Moskovskogo gosudarstvennogo zapovednika 1946–1947. Masshtab 1:25000. Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Forest type plan of the Prioksko-Terrasny section of the Moscow State Nature Reserve, 1946–1947. Scale 1:25000. Collections of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve*. 1947. (In Russ.)
43. *Geobotanicheskaya karta Prioksko-Terrasnogo zapovednika (Okskaya kompleksnaya ekspeditsiya, NII Geografii). Masshtab 1:10000. Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Geobotanical map of the Prioksko-Terrasny Reserve (Okskaya complex expedition, Research Institute of Geography). Scale 1:10000. Collections of the Prioksko-Terrasny Reserve*. 1949;(114). (In Russ.)
44. *Plan lesonasazhdeniy Prioksko-Terrasnogo zapovednika. Lesoustroystvo 1981 g. Masshtab 1:25000. Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Forest plan of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve. Forest management of 1981. Scale 1:25000. Collections of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve*. 1981. (In Russ.)

45. *Plan lesonasazhdeniy Prioksko-Terrasnogo zapovednika. Lesoustroystvo 1999 g. Masshtab 1:25000. Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Forest plan of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve. Forest management of 1999. Scale 1:25000. Collections of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve. 1999. (In Russ.)*
46. Cherepanov S.K. *Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) = Vascular plants of Russia and adjacent countries (within the former USSR). Saint Petersburg: Mir i sem'ya, 1995:992. (In Russ.)*
47. Shovkun M., Ivanova N., Khanina L. et al. Current vegetation data from the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. *Biodiversity Data Journal*. 2021;9:e71266. doi: 10.3897/BDJ.9.e71266
48. Shovkun M. *Relevés of Main Vegetation Types of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve (2019–2020). Version 1.11. Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Sampling event dataset*. 2021. doi: 10.15468/y2yuq8
49. Shovkun M. *Relevés of Main Vegetation Types of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve (2021–2022). Version 1.7. Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Sampling event dataset*. 2021. doi: 10.15468/ewgfbt
50. Shovkun M. *Relevés of Main Vegetation Types of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Version 1.1. Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. Sampling event dataset*. 2023. doi: 10.15468/yzkmze
51. R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2025. Available at: <http://www.R-project.org/>
52. McCune B., Mefford M.J. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 7.10*. Gleneden Beach: MjM Software, 2018.
53. Landolt E., Bäumler B., Erhardt A. et al. *Flora indicativa: Ecological Indicator Values and Biological Attributes of the Flora of Switzerland and the Alps*. Haupt-Verlag, Bern, 2010.
54. Khanina L.G., Grokhilina T.I., Glukhova E.M. New features of the Ecoscale program for processing geobotanical descriptions on ecological scales. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika: dokl. V Mezhdunar. konf. = Mathematical biology and bioinformatics: proceedings of the V International conference*. Moscow: Maks Press, 2014:192–193. (In Russ.)
55. Smirnova O.V., Khanina L.G., Smirnov V.E. Ecological and cenotic groups in the vegetation cover of the forest belt of Eastern Europe. *Vostochno-Yevropeyskiye lesa (istoriya v golotsene i sovremennost') = Eastern European forests (history in the Holocene and the present)*. Moscow: Nauka, 2004;1(ch. 3.2):165–175. (In Russ.)
56. Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovskiy M.V. *Rasshirennaya sistema ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov sosudistyykh rasteniy dlya boreal'noy, gemiboreal'noy i umerennoy lesnykh zon Yevropeyskoy Rossii = An expanded system of eco-cenotic groups of vascular plant species for the boreal, hemiboreal and temperate forest zones of European Russia*. 2008. (In Russ.). Available at: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>
57. Anderson M.J. *Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA)*. Wiley statsref: statistics reference online. 2014:1–15.
58. Oksanen J., Simpson G., Blanchet F. *Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-8*. 2024. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
59. Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*. 2014;84(1):45–67.
60. Hsieh T.C., Ma K., Chao A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in ecology and evolution*. 2016;7(12):1451–1456.
61. Khanina L.G., Smirnov V.E., Bobrovskiy M.V. Evaluation of species richness of plant communities of the Kaluga Zaseki Nature Reserve based on Shannon and Simpson indices and Hill numbers. *Lesovedeniye = Forest Science*. 2016;(1):65–73. (In Russ.)
62. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*. 1997;67(3):345–366.
63. Report on the geobotanical survey of the Prioksko-Terrasny State Biosphere Reserve as part of forest survey work in 2015. *Fondy Prioksko-Terrasnogo zapovednika = Collections of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve*. (In Russ.)
64. Khanina L.G., Bobrovskiy M.V., Zhmaylov I.V. Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019;4(3). doi: 10.21685/2500-0578-2019-3-1
65. Khanina L.G., Smirnov V.E., Romanov M.S., Bobrovskiy M.V. Effect of spring grass fires on vegetation patterns and soil quality in abandoned agricultural lands at local and landscape scales in Central European Russia. *Ecological Processes*. 2018;7:38. doi: 10.1186/s13717-018-0150-8
66. Siegert C., Clay N., Pace K. et al. Bark beetle-driven community and biogeochemical impacts in forest ecosystems: a review. *Annals of the Entomological Society of America*. 2024;117(3):163–183.
67. Kaňa J., Tahovská K., Kopáček J. Response of soil chemistry to forest dieback after bark beetle infestation. *Biogeochemistry*. 2013;113:369–383. doi: 10.1007/s10533-012-9765-5
68. Kaplevskiy A.A., Ulanova N.G. Monitoring the structure and dynamics of young growth and undergrowth of spruce forests after the death of the stand in the area of infestation by the bark beetle. *Statsionarnyye ekologicheskiye issledovaniya: opyt, tseli, metodologiya, problemy organizatsii: materialy Vseros. soveshchaniya. Tsentral'no-Lesnoy gosudarstvennyy prirodnyy biosfernyy zapovednik = Stationary ecological research: experience, goals, methodology, organizational problems: Proceedings of the All-Russian meeting. Central Forest State Natural Biosphere Reserve*. Moscow: Tovarishestvo nauch. izd. KMK, 2016:68–72. (In Russ.)

69. Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*. 2004;23(1):15–27. doi: 10.1016/j.ecoleng.2004.06.010
70. Nováková M.H., Edwards-Jonášová M. Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*. 2015;344:120–130. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.010
71. Zeppenfeld T., Svoboda M., DeRose R.J. et al. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology*. 2015;52(5):1402–1411.
72. Kortmann M., Müller J.C., Baier R. et al. Ecology versus society: Impacts of bark beetle infestations on biodiversity and restorativeness in protected areas of Central Europe. *Biological Conservation*. 2021;254:108931. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108931
73. Kermavnar J., Kutnar L., Pintar A.M. Ecological factors affecting the recent *Picea abies* decline in Slovenia: the importance of bedrock type and forest naturalness. *iForest*. 2023;16:105–115 doi: 10.3832/for4168-016
74. Runyon J.B., Fettig C.J., Trilling J.A. et al. Changes in understory vegetation including invasive weeds following mountain pine beetle outbreaks. *Trees, Forests and People*. 2020;2:1000381. doi: 10.1016/j.tfp.2020.100038