

ПИРОФИТНОСТЬ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА С ПОЗИЦИЙ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ

© 2004 г. П. А. Цветков

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 12.05.2003 г.

Рассматривается пирофитность лиственницы Гмелина (даурской) (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в северной тайге Средней Сибири. Установлено, что при низкой огнестойкости особей и пожароустойчивости насаждений вид отличается высокой пирофитностью, благодаря чему удерживает свой ареал. Показано, что на ранних стадиях послепожарных сукцессий лиственница проявляет свойства пирогенного эксплерента, при этом реализуется *r*-отбор. Когда период лесовосстановления в основном заканчивается, эксплерентное состояние сменяется на пациентное со свойствами, характерными для *K*-отбора.

Ключевые слова: леса криолитозоны, лиственница, пирофитность, жизненные стратегии.

Северные леса Средней Сибири представлены в основном лиственничниками. Они произрастают в зоне распространения многолетней мерзлоты и выполняют средообразующие и защитные функции, поддерживают и сохраняют хрупкое природное равновесие в экстремальных условиях высоких широт. Известно, что северные леса под влиянием внешних стрессовых воздействий на длительное время могут деградировать, теряя свою стабильность, утрачивая экологический потенциал. Одним из факторов, оказывающим глубокое и всестороннее влияние на леса Севера в течение всей истории их существования, являются пожары. Практически нет участка леса, который в тот или иной период времени не испытал бы пирогенного воздействия. Это дает основание утверждать, что размещение, формирование и развитие лесных экосистем протекают под длительным, прямым и косвенным влиянием периодически повторяющихся пожаров.

Лесные пожары - естественный, неотъемлемый, циклический (непериодический) фактор в жизни лесных экосистем (Санников, 1992). Они имеют приоритетное значение как в эволюционном, так и в лесообразовательном процессе, обуславливая его циклический характер. В связи с этим их можно отнести к числу экзогенных эволюционно-экологических факторов, играющих определяющую роль в жизни лесных сообществ на севере Средней Сибири.

Северные леса представлены в основном лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). Несмотря на высокую чувствительность к внешним воздействиям, лиственничники удерживают свой ареал, который практически совпадает с об-

ластью криолитозоны. Поэтому главной задачей нашей работы было установление причин сохранения видом своих позиций в условиях многолетней мерзлоты при воздействии периодически повторяющихся пожаров. Мы сосредоточили свое внимание на одном, но чрезвычайно важном аспекте вопроса - пирофитности лиственницы Гмелина как главного лесообразователя северотаежных экосистем.

Вслед за М.А. Шешуковым и В.В. Пешковым (1984) устойчивость вида к воздействию лесных пожаров на разных уровнях его представленности мы будем характеризовать следующими терминами: на уровне отдельного дерева - "огнестойкость", насаждения - "пожароустойчивость" и на уровне лесной формации - "пирофитность". Принятые термины мы объединяем родовым понятием "пирогенные свойства" (от греческого *pyr* - огонь, *genos* - род, происхождение), т.е. свойства, возникшие (произошедшие) под влиянием огня.

Понятие "пирофитность" было предложено С.Н. Санниковым (1973), под которым он понимает высокую степень огнестойкости и адаптации вида к условиям гари. Данное свойство подразумевает необходимость превентивной огневой подготовки субстрата для нормального естественного возобновления. Таким образом, пирофитность характеризует способность вида заселять гари благодаря хорошей адаптации к новым условиям экотопа.

Высокую пирофитность лиственницы отмечают многие отечественные исследователи. Так, В.Г. Тарабукиной и Д.Д. Саввиновым (1990) в Якутии, Ю.Н. Краснощековым (1994) и Монго-



Обобщенная схема пиропитности.

лии, С.Г. Прокушкиным с соавт. (2000) в Эвенкии установлено, что в первые годы после пожара понижается кислотность почв, увеличивается содержание валового азота и обменных катионов, что способствует формированию благоприятного для лесовозобновления субстрата, на котором лиственница активно поселяется.

Зарубежные ученые также указывают на улучшение эдафических условий на горях. Например, Д. Скоттером (Scotter, 1971) в Северной Канаде выявлено, что после пожара на поверхностных слоях почвы повышается содержание обменного кальция, калия и фосфора, снижается кислотность. "Вспышки" естественного возобновления после пожаров в североамериканских бореальных лесах отмечал С. Пайет (Payette, 1992), на горях в северной Швеции - О. Энгельмарк (Engelmark, 1993), в североевропейских лесах - П. Ангельстам (Angelstam, 1998). Авторы объясняют это явление формированием на горях благоприятных условий для появления подроста и способностью видов активно осваивать пирогенные экотопы, т.е. их пиропитностью.

В общем случае пиропитность обусловлена послепожарной трансформацией экотопа, а также адаптивными признаками самого вида (Санников, 1973, 1992). Опираясь на эти представления, мы составили обобщенную схему (см. рисунок) и исследовали пиропитность лиственницы Гмелина в северной тайге Средней Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Котуйской, Путоранской и Эвенкийской лесорастительных провинциях (Кутафьев, 1970), леса которых относятся к северной подзоне тайги и представляют собою монодоминантные древостои из лиственницы Гмелина, иногда с примесью березы повислой (*Betula pendula* Pall.). На западе встречаются лиственница сибирская (*L. sibirica* Ledeb) и Чекановского (*L. czekanowskii* Szafer). Лиственничники редкостойные, полнотой 0.2-0.4, разновозрастные (100-300 лет), низкопродуктивные - Va-V6 классов бонитета. Средняя высота - 6-12 м, средний диаметр - 5-13 см. Запасы древесины составляют 10-50 м³/га, уменьшаясь в направлении с юга на север. Лесотипологическое разнообразие невелико. Преобладают кустарничково-лишайниковые, травяно-мохово-лишайниковые, кустарничково-зеленомошные, кустарничково-зеленомошно-лишайниковые, кустарничково-разнотравные, сфагновые и травяно-зеленомошные типы леса. Доля остальных незначительна.

Объектами служили гари различной давности, а также не тронутые огнем древостои. Методика полевых исследований заключалась в закладке пробных площадей при стационарных исследованиях и в ходе лодочных маршрутов по рекам Мойеро, Эмбенчимэ и Кочечум. Изучение процессов естественного возобновления осуществляли по методике А.В. Побединского (1966), закла-

дывая по 25 учетных площадок на каждой пробе размером 2 × 2 м, равномерно размещая их на пяти параллельных линиях.

Жизненное состояние ценопопуляций подростка определяли по методике В.А. Алексева (1989). Количественные значения показателей жизненного состояния ценопопуляций находили по формуле

$$C = \frac{100n_1 + 70n_2 + 30n_3}{N},$$

где C - показатель жизненного состояния подростка в момент наблюдения; n_1 , n_2 , n_3 - число здоровых, ослабленных и усыхающих особей подростка на 1 га соответственно; N - общее количество подростка, включая сухой. При $C = 100-80\%$ ценопопуляции считали здоровыми, при $79-50\%$ - ослабленными, при $49-20\%$ - сильно ослабленными и при 19% и ниже - полностью разрушенными.

Возобновительную роль пожаров оценивали по отношению количества подростка на гари к количеству подростка под пологом древостоя: $V = N_1/N_2$, где V - возобновительная роль пожара; N_1 - количество подростка на гари; N_2 - количество подростка под пологом древостоя (контроль).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании пирозитности как одного из пирогенных свойств вида, первостепенное значение имеет познание начальных этапов лесовосстановления под пологом древостоев и на гаях. Это способствует пониманию и оценке экологического потенциала лесных экосистем высоких широт, особенностей адаптации их к экстремальным условиям криолитозоны.

Подрост лиственницы Гмелина на гаях появляется в северной тайге обычно через год-два после пожара. Одновременно восстанавливается живой напочвенный покров из маршанции (*Marchantia polymorpha* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), шикши (*Empetrum nigrum* L.), арктоуса (*Arctous erythrocarpa* Smoll), иван-чая (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) и др.

Следуя обобщенной схеме пирозитности (см. рисунок), можно отметить, что пирогенное воздействие на экотоп проявляется в нарушении целостности мохово-лишайникового покрова, огневой минерализации и мелиорации почвы, что обеспечивает доступ семян к субстрату и их прорастание. Кроме того, пожар трансформирует гидротермический режим почв, понижая на некоторое время верхний уровень многолетней мерзлоты. По нашим данным, глубина оттаивающего слоя почвы на гаях в 1.5-3.5 раза больше, чем в контроле. Это различие сохраняется 3-5 лет и характеризуется большой вариабельностью.

Коренным образом изменяя эдафические условия, лесные пожары трансформируют почвенно-микробиологические и биохимические процессы. Установлено (Прокушкин и др., 2000), что на гаях возрастают численность и качественное разнообразие почвенных микроорганизмов, усиливается биохимическая функция микробных комплексов. Это выражается в активности гидролитических и окислительных процессов, что способствует улучшению почвенно-трофических условий. Повышенная активность микрофлоры обеспечивает необходимый уровень минерализации органического вещества и почвенного питания. В первые годы после пожара снижается кислотность почв за счет поступления с осадками водорастворимых продуктов пиролиза, в результате чего формируются благоприятные условия, способствующие лесовосстановительному процессу.

Под пологом северных лиственничников в условиях длительного светового дня, изреженности древесного полога и ажурности крон, нет дефицита света (Софронов, Волокитина, 1998), что практически исключает световую конкуренцию в таких фитоценозах. Частичная или полная гибель при пожаре подростка, подлеска и живого напочвенного покрова снижает корневую конкуренцию, которая в северных лесах чрезвычайно высока (Поздняков, 1975; Софронов, 1991), что благоприятно сказывается на росте и развитии всходов и самосева послепожарных генераций. По нашим фрагментарным наблюдениям, а также литературным данным (Ahlgren and Ahlgren, 1960; цит. по Санникову, 1973) известно, что снижение численности мышевидных грызунов на гаях способствует сохранности естественного возобновления лиственницы. В результате формируются благоприятные условия для поселения и выживания нового поколения леса. Однако наблюдается это лишь после слабых и средних по силе низовых пожаров и только в первые 7-10 лет. Высокоинтенсивные пожары обычно влекут за собою отрицательные последствия.

Основными адаптивными признаками лиственницы Гмелина к послепожарному экотопу являются нетребовательность к богатству почвы, светолюбие и исключительная морозоустойчивость. Эти биологические свойства вида, способствующие заселению гаярей и удержанию занятых позиций, одновременно считаются и пионерными признаками (Санников, 1973). Пластичность лиственницы характеризует ее способность формировать поверхностную корневую систему, использовать хорошо прогреваемые микроповышения (положительный термотропизм), образовывать придаточные корни, быстро увеличивать число ростовых корней (Абаимов и др., 1997).

Чрезвычайно важным биологическим свойством лиственницы Гмелина мы считаем особен-

Характеристика естественного возобновления в лиственничнике кустарничково-мохово-лишайниковом

№ пробы	Давность пожара, лет	Количество подроста, тыс. экз/га	Распределение по состоянию, тыс. экз/га				Индекс состояния ценопопуляции, %	Категория жизненного состояния ценопопуляции	Коэффициент эффективности пожара
			здоровые	ослабленные	усыхающие	сухие			
Котуйская провинция (бассейн р. Мойеро)									
1	50	3.4	2.60	0.80	0	0	93	Здоровая	4.3
1*	220	0.8	0.20	0.15	0.25	0.20	48	Сильно ослабленная	
2	40	8.3	4.15	3.39	1.00	0.3	82	Здоровая	4.6
2*	170	1.8	0.50	0.72	0.38	0.2	62	Ослабленная	
3	25	24.5	21.24	3.26	0	0	96	Здоровая	15.3
3*	250	1.6	0.22	0.41	0.80	0.17	47	Сильно ослабленная	
Путранская провинция (бассейн р. Эмбенчимэ)									
4	20	28.7	11.48	17.22	0	0	82	Здоровая	26.1
4*	200	1.1	0.61	0.19	0.20	0.10	68	Ослабленная	
5	15	10.0	7.00	2.50	2.50	0	85	Здоровая	9.1
5*	150	1.1	0.50	0.18	0.22	0.20	63	Ослабленная	
6	20	24.5	16.17	4.17	4.17	0	83	Здоровая	11.1
6*	200	2.2	0.31	0.88	0.70	0.31	52	Ослабленная	
7	45	31.3	16.59	14.71	0	0	86	Здоровая	52.2
7*	170	0.6	0.16	0.14	0.19	0.11	53	Ослабленная	
Эвенкийская провинция (бассейн р. Кочечум)									
1	4	61.6	55.2	4.8	0	1.6	96	Здоровая	61.6
1*	180	1.0	0.3	0.3	0.4	0	63	Ослабленная	
2	4	38.9	35.5	3.4	0	0	97	Здоровая	32.4
2*	200	1.2	0.4	0.3	0.4	0.1	61	Ослабленная	
3	4	17.0	12.5	4.2	0.3	0	91	Здоровая	17
3*	190	1.0	0.3	0.3	0.3	0.1	60	Ослабленная	
4	4	58.8	28.8	24.8	5.6	0.8	81	Здоровая	
4*	200							Единично	

Примечание. 1, 2, ... - гари; 1*, 2*, ... - контроль.

ность семеношения. Известно (Поздняков, 1975), что семена из шишек у нее высыпаются на протяжении 3-4 лет, поэтому некоторый запас жизнеспособных семян для обсеменения площади в случае пожара в шишках всегда имеется. При этом совпадение времени пожара с семенным годом не имеет решающего значения. Данное свойство в сочетании с относительно хорошей всхожестью семян, порядка 40% (Еркалов, 1999), летательной способностью (до 60-80 м), сохранностью семян в шишках погибших от огня крон (Абаимов, Матвеев, 1999), а также состоянием послепожарного эдафотопы обуславливает вполне удовлетворительное естественное возобновление лиственницы на гарях (см. таблицу).

Одной из первичных адаптаций вида к экстремальным условиям среды является почвенный запас семян. Сведений о нем для лесных экосистем Эвенкии практически нет, за исключением работы В.Д. Перевозниковой (1997). По ее данным число семян в почве колеблется в довольно широких пределах, жизнеспособность их варьирует от 2 до 26%. Максимальный запас всхожих семян был зафиксирован на гарях при жизнеспособности до 31%.

Важной адаптивной реакцией, как отмечает Т.А. Комарова (1984), является длительный покой жизнеспособных семян, когда они лишены благоприятных условий для прорастания. Одним из сигналов для прорастания покоящихся семян служат лесные пожары. Семена лиственницы Гмелина имеют ярко выраженный семенной покой (Карпель, Медведева, 1977).

Количество и жизненное состояние подростка служат индикаторами экологических и фитоценологических условий экотопа. Так, количество подростка на гарях в лиственничниках кустарничково-мохово-лишайниковых в Котуйской лесостепи провинции колеблется в пределах 3.4-24.5, в Путоранской - от 10 до 31.1 и в Эвенкийской - 17-61.6 тыс. экз/га (см. таблицу). Источниками обсеменения при этом были сохранившиеся после пожара отдельные деревья и небольшие куртины, а также, по-видимому, и почвенный запас семян.

Под пологом древостоев (контроль) количество подростка на порядок и более ниже. Эти данные говорят об определенной возобновительной эффективности пожаров. Количественную ее оценку дают рассчитанные коэффициенты, которые варьируют от 4.3-4.6 в Котуйской провинции на "старых" (40-50 лет) гарях до 61.6 в Эвенкийской, на "свежей" (4 года) гари. Встречаемость подростка на "свежих" гарях составила 87-100%, что характеризует его размещение по площади как равномерное и свидетельствует о том, что на площадях, пройденных пожарами, формируются условия, благоприятные для возобновления лиственницы

Гмелина, и она активно их заселяет. При этом наблюдается приуроченность наиболее оптимальных гидротермических и трофических местообитаний к микропонижениям глубиной 25-40 см (Прокушкин и др., 2000).

Довольно быстрый рост лиственницы в высоту в молодом возрасте - годовой прирост у 40-летних деревьев составляет 25-35 см (Цветков, 1996) - способствует выходу кроны дерева из зоны влияния низового пожара, что в определенной степени повышает ее устойчивость к тепловому воздействию.

Послепожарные лиственничники характеризуются значительно более высоким уровнем жизненного состояния, чем под пологом древостоев. Рассчитанные по приведенной выше формуле значения соответствующих индексов варьировали в пределах 81-97 %, что оценивает послепожарные ценопопуляции как "здоровые". В контроле индексы намного ниже - 47-68 %, что характеризует молодые поколения как "сильно ослабленные" и "ослабленные" (см. таблицу). Следовательно, условия послепожарного экотопа достаточно хорошо соответствуют биологическим свойствам лиственницы Гмелина.

Ранее (Цветков, 2001) было установлено, что в подзоне северной тайги деревья лиственницы Гмелина отличаются низкой огнестойкостью, а древостои - низкой пожароустойчивостью, и это является характерной региональной особенностью вида. Тем не менее лиственница Гмелина сохраняет ареал, что обусловлено ее высокой пирофитностью, причем пирофитность проявляется не в результате прямого воздействия пожара на древостой, а через изменение экотопа. Таким образом, огонь можно считать одним из определяющих компонентов филоценогенеза северных лесов. Уничтожая конкретные деревья и древостои, лесные пожары способствуют сохранению лиственничной формации в целом. Поэтому из всей совокупности пирогенных свойств ключевую роль в сохранении лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири играет ее высокая пирофитность.

С позиций жизненных стратегий пирофитность можно рассматривать как проявление ценобиотических типов растений (Раменский, 1938). В процессе эволюционной адаптации вид выработал определенные приспособительные реакции к факторам среды, которые реализуются на различных стадиях роста и развития популяций. Жизненная стратегия зависит, с одной стороны, от его биологических особенностей, а с другой - от условий обитания.

Лиственница Гмелина, активно заселяя площади гарей, на ранних стадиях послепожарных сукцессий проявляет свойства пирогенного эксплорента. Отличаясь довольно высокой семенной продуктивностью, она способна формировать по-

пуляции с высокой плотностью (в нашем случае до 62 тыс.экз/га) и быстрым ростом в высоту (до 40 см в год). При этом реализуется стратегия с r -отбором, который направлен на повышение скорости роста численности популяции на начальном этапе ее развития. Со временем, когда период лесовосстановления в основном заканчивается (через 7-10 и до 15 лет), у лиственницы Гмелина в экстремальных условиях криолитозоны происходит смена эксплерентного состояния на пациентное. Она оптимально использует ограниченные ресурсы минерального питания в маломощном оттаивающем слое почвы. В этих условиях лиственница проявляет свойства экотопического пациента, точнее - экотопического пирогенного криопациента. При этом реализуются свойства жизненной стратегии, характерные для K -отбора, со способностью вида к высокой выживаемости в экстремальных условиях произрастания.

ВЫВОДЫ

1. Лесные пожары следует считать неизбежным, нормальным эколого-эволюционным фактором формирования лесов и учитывать их долговременную роль. Полное исключение пожаров из жизни леса в настоящее время невозможно и, видимо, экологически нецелесообразно. Например, в северной тайге Средней Сибири влияние слабых и средних по силе низовых пожаров как на биоценоз, так и на эдафотоп нередко служит необходимым условием для обеспечения естественного возобновления лиственницы.

2. Лиственница Гмелина отличается высокой пирофитностью, которая обусловлена адаптацией вида к пирогенному фактору на уровне лесорастительной формации. Это свойство выражается в послепожарном происхождении лиственничников и "вспышках" естественного возобновления на горях. Жизненное состояние пирогенных генераций характеризуется как более высокое по сравнению с возобновлением под пологом древостоев без воздействия пожаров. Таким образом, из всей совокупности пирогенных свойств лиственницы Гмелина ключевую роль в сохранении ее как биологического вида на севере Средней Сибири играет пирофитность.

3. Представление о пирофитности лиственницы Гмелина может быть интерпретировано с позиций эколого-ценотических стратегий. Так, на ранних стадиях послепожарных сукцессий она является пирогенным эксплерентом с реализацией стратегии, свойственной r -отбору. По мере завершения периода лесовосстановления в экстремальных условиях криолитозоны с близким залеганием многолетней мерзлоты, лиственница приобретает свойства пирогенного криопациента. При этом проявляется стратегия, характеризующаяся K -отбором.

4. Экологическое значение пожаров может существенно отличаться (и обычно отличается) от их хозяйственно-экономической оценки. Оптимальное решение вопроса заключается, по-видимому, в компромиссе, представляющем собою возможно полный учет позитивной экологической роли огня и хозяйственных интересов человека. Такой подход является составным элементом концепции пожароуправления, которая в настоящее время приходит на смену концепции тотальной борьбы с лесными пожарами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А.П., Матвеев П.М.* Мерзлотное лесоведение. Красноярск, 1999. 249 с.
- Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каверзина Л.Н.* Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997. № 5. С. 13-23.
- Алексеев В.А.* Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51-57.
- Еркалов А.В.* Посевные качества семян и реакция проростков лиственницы сибирской и Гмелина на гидротермические условия // Исследование компонентов лесных экосистем Сибири. Красноярск, 1999. С. 36-38.
- Карпель Б.А., Медведева Н.С.* Плодоношение лиственницы даурской в Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 120 с.
- Комарова Т.А.* К вопросу о закономерностях вторичных сукцессий в лесах южного Сихотэ-Алиня // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 20-35.
- Краснощекоев Ю.Н.* Влияние пожаров на свойства горных дерново-таежных почв лиственничников Монголии // Почвоведение. 1994. № 9. С. 102-109.
- Кутафьев В.П.* Лесорастительное районирование Средней Сибири // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. С. 165-179.
- Перевозникова В.Д.* Почвенный запас семян растительных сообществ Эвенкии // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 82-88.
- Побединский А.В.* Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 63 с.
- Поздняков Л.К.* Даурская лиственница. М.: Наука, 1975.-312 с.
- Прокушкин С.Г., Сорокин Н.Д., Цветков П.А.* Экологические последствия пожаров в лиственничниках северной тайги Красноярского края // Лесоведение. 2000. № 4. С. 9-15.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: ОГИЗ, 1938. 620 с.
- Санников С.Н.* Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск, 1973. С. 236-277.
- Санников С.Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Софронов М.А. Лесообразовательный процесс в лесах на холодных почвах и его связь с пожарами // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера. Архангельск, 1991. С. 169-171.

Софронов М.А., Волокитина А.В. Об экологических особенностях зоны северных редколесий в Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 1998. Т. V. № 3-4. С. 245-250.

Тарабукина В.Г., Саввинов Д.Д. Влияние пожаров на мерзлотные почвы. Новосибирск: Наука, 1990. 120 с.

Цветков П.А. Лесовозобновительная роль пожаров в северотаежных лиственничниках Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 1996. Т. III. № 1. С.- 61-66.

Цветков П.А. О пиррофитных свойствах лиственницы Гмелина в подзоне северной тайги Средней Сибири // Вестн. СибГТУ. 2001. № 2. С. 10-15.

Шешуков М.А., Пешков В.В. О соотношении понятий "огнестойкость", "пожароустойчивость" и "пиррофитность" // Лесоведение. 1984. № 5. С. 60-63.

Angelstam P.K. Maintaining and Restoring Biodiversity in European Boreal Forests by Developing Natural Disturbance Regimes // J. Veg. Sci. 1998. V. 9. № 4. P. 593-602.

Engelmark O. Early Post-fire Tree Regeneration in a Picea Vaccinium Forest in Northern Sweden // J. Veg. Sci. 1993. V. 4. P. 791-794.

Payette S. Fire as Controlling Process in North American Boreal Forest // Shugart H., Leemans R., Bonan G. Eds. A system analysis of the global boreal forest. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1992. P. 144-169.

Scotter G.W. Fire, vegetation, soil and barren-ground relations in northern Canada // Proc. Symp. "Fire in the Northern Environment". Portland, Oregon, 1971. P. 209-230.