

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД

На правах рукописи

Кочубей Алёна Анатольевна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ ПОЖАРОВ НА
ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) НА ВЕРХОВЫХ
БОЛОТАХ И СУХОДОЛАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

06.03.02 – лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Ирина Владимировна Петрова

Екатеринбург – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Состояние проблемы	
1.1. Предпосылки и общее состояние изучения проблемы.....	13
1.2. Общая изученность структуры и возобновления на верховых болотах и суходолах.....	15
1.3. Экологические исследования по проблеме.....	18
1.4. Влияние факторов конкуренции древостоя на пирогенное возобновление сосны.....	26
Глава 2. Природные условия регионов изучения	
2.1. Географическая ординация и лесотипологическая классификация объектов изучения.....	29
2.2. Климат.....	31
2.3. Метеоусловия погоды и лесные пожары.....	35
2.4. Геоморфология и рельеф.....	39
2.5. Типы и почвы сосновых лесов.....	40
2.6. Описание ключевых пробных площадей (КПП).....	43
Глава 3. Классификация биотопов, принципы и методы исследований	
3.1. Методические принципы.....	49
3.2. Классификация и географическая ординация типов местообитаний.....	50
3.3. Система пробных площадей.....	52
3.4. Методы полевых исследований.....	54
3.5. Статистическая обработка результатов.....	62
Глава 4. Влияние пожаров и конкуренции древостоя на возобновление сосны в суходольных сосняках бруснично-чернично-зеленомошных	
4.1. Структура и семеношение древостоев.....	64
4.2. Факторы напочвенной среды самосева сосны.....	68

4.3. Послепожарное возобновление сосны.....	71
4.4. Особенности послепожарного возобновления в средней тайге...	78
Глава 5. Структура, семеношение древостоев и факторы среды для естественного возобновления сосны на верховых болотах	
5.1. Пирогенные изменения структуры древостоев.....	84
5.2. Послепожарное семеношение древостоев.....	87
5.3. Пирогенная трансформация факторов субстрата для самосева сосны.....	91
5.4 Фитоценоотические конкурентные факторы субстрата.....	95
5.5. Оценка градиентов возобновления сосны в послепожарных и негорелых сосняках на верховых болотах.....	103
Глава 6. Влияние пожаров и конкуренции древостоя на естественное возобновление сосны в сосняках на верховых болотах	
6.1. Сравнительная оценка численности пирогенного подроста.....	105
6.2. Пирогенный цикл динамики численности подроста.....	112
6.3. Рост подроста.....	113
6.4. Жизнеспособность подроста.....	116
6.5. Вековая динамика пирогенного возобновления сосны.....	118
6.6. Особенности пирогенного возобновления сосны на верховых болотах подзоны средней тайги.....	121
6.7. Статистическая оценка градиентов структуры древостоев, среды и возобновления сосны в послепожарных и негорелых сосняках на суходолах и верховых болотах.....	125
Глава 7. Экспериментальный метод изучения влияния влажности субстрата на прорастание семян сосны.....	129
Заключение.....	139
Список литературы.....	142
Приложение	170

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы.

Одним из глобальных экологических факторов, оказывающих мощное и разностороннее прямое или косвенное влияние на структуру, функции и динамику лесных экосистем, являются стихийные и антропогенные пожары. По данным космического мониторинга, ежегодная площадь пожаров в России достигает нескольких миллионов гектар [Shvidenko, Goldammer, 2001; Goldammer, 2010]. В связи с этим главной проблемой лесного хозяйства становится скорейшее восстановление сосны на горях.

Пожары, повторяющиеся несколько раз на протяжении жизни одного поколения сосны, вызывают резкую трансформацию всех компонентов лесной экосистемы – древостоя и нижних ярусов фитоценоза, органометного напочвенного субстрата, микроклимата, зоо-, микоценоза и др. При этом, в первые годы после пожара в преобладающих суходольных типах леса (сосняках-зеленомошниках) главнейшие факторы среды становятся благоприятными для появления, выживания и роста самосева сосны, вызывая вспышки его численности. Менее благоприятные условия среды складываются в типах леса с избыточно влажными почвами.

Постановка разностороннего количественного экологического изучения процессов естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на горях определяется необходимостью оценки и прогноза широкомасштабных экологических последствий такого глобального катастрофического фактора как лесные пожары, а также научного обоснования системы мер по лесовосстановлению на горях.

Свыше половины территории Западно-Сибирской равнины занимают самые обширные на Земле массивы болот и болотных лесов. В них сосредоточены колоссальные, но еще слабо используемые биоресурсы органического вещества (торфа), пресной воды (соизмеримые с запасами оз. Байкал), растительности и фауны. Они играют и значительную буферную роль в сохранении регионального

и глобального экологического баланса биосферы [Вомперский, 1994; Земцов, Инишева, 2000].

На верховых олиготрофных болотах, широко распространенных в подзонах средней, южной тайги и предлесостепи Западной Сибири, абсолютно доминирующим лесообразующим видом является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Весь комплекс почвенной среды сосняков (избыточно влажной, анаэробной, олиготрофной, холодной, кислой и токсичной) на верховых болотах намного менее благоприятен для выживания, роста, семеношения и естественного возобновления сосны, по сравнению со смежными суходольными [Пьявченко, 1953; Вомперский, 1968; Смоляницкий, 1977; Веретенников, 1985; Ефремова, 1992; Санников и др., 2010].

К настоящему времени эколого-географические факторы и закономерности ключевого в лесах процесса естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной, определяющего их исходную структуру и всю последующую динамику, уже довольно разносторонне изучены в суходольных лесах России [Шиманюк, 1955; Побединский, 1965; Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992; Ильичев и др., 2009; и др.]. В тоже время экологические особенности возобновления сосны в менее продуктивных и коммерчески ценных сосняках Vб бонитета на верховых болотах Западной Сибири, почти не изучены. Между тем, именно они во многом определяют формирование, структуру, продуктивность, стабильность и тенденции динамики этих пока еще почти не нарушенных человеком естественных экосистем на фоне колебаний климата и частоты пожаров, гидрологических факторов и техногенных нарушений среды, особенно в ходе нефтегазодобычи [Чижов, 2003, 2011]. Актуальность изучения специфики естественного восстановления болотных сосняков определяется не только проблемами экологии болотных лесов, но и необходимостью обоснования системы мер по их мониторингу, оптимальному использованию и охране.

Степень разработанности проблемы. В настоящее время даже самые общие лесоводственные особенности структуры и возобновления естественных сосновых лесов на верховых болотах Западной Сибири и Русской равнины, а тем

более по сравнению со смежными суходольными сосняками, почти не изучены. Исключение представляют лишь результаты широкого изучения влияния лесосушения (гидролесомелиорации) на факторы почвенно-гидрологической среды и продуктивность древостоев в различных регионах лесной зоны (см. главу 1). Еще менее исследованы эколого-географические факторы и процессы изменения их структуры, вегетативной и семенной продуктивности, а также динамики численности, роста и жизнеспособности подроста под влиянием пожаров, учащающихся в связи с потеплением климата. Между тем, их познание – совершенно необходимая основа для разработки адекватной системы мер по воспроизводству, повышению стабильности и продуктивности лесных экосистем.

Цель диссертации – сравнительное изучение особенностей семеношения древостоев и естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной в зависимости от послепожарных изменений основных параметров структуры древостоев, факторов почвенной среды, корневой и световой конкуренции древостоя-эдификатора на гарях различной давности и в давно не горелых сосновых лесах на верховых болотах и смежных суходолах в подзонах предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

В соответствии с целью поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить основные связи параметров семеношения древостоя и подроста сосны (численность, возрастная структура, рост и жизнеспособность) с изменениями абсолютной полноты, корневой, «световой» и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора на гарях под пологом сосняков бруснично-чернично-зеленомошных на суходолах подзоны предлесостепи (Припышминские боры).

2. Изучить связи параметров семеношения древостоя и динамики численности, текущего роста и жизнеспособности подроста сосны с давностью пожара, а также с абсолютной полнотой, корневой, «световой» и интегральной конкуренцией древостоя после низовых пожаров в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых на смежных верховых болотах.

3. По собственным экспериментальным и литературным данным оценить различия в главнейших факторах напочвенной среды для самосева сосны (степень и/или площадь выгорания, объемная масса, влажность и химические особенности субстрата, соотношения в ходе роста мхов и всходов сосны) в давно (свыше 50 лет) не горелых и недавно (в последние 10 лет) пройденных пожаром сосняках на верховых болотах.

4. Выявить и оценить основные эколого-географические особенности семеношения и естественного возобновления сосны и его зависимость от пожаров и комплекса факторов конкуренции древостоя в климатически замещающих типах леса на верховых болотах в подзоне средней тайги.

5. Разработать экспериментальный полевой метод сравнительного количественного изучения и оценки динамики влажности разных типов лесного напочвенного субстрата и его влияния на прорастание семян сосны.

Степень достоверности и апробация результатов. Сформулированные в диссертационной работе научные тезисы и заключение обоснованы соответствующими ее цели и задачам методическими подходами и апробированными общепринятыми и оригинальными методами, а также достаточными репрезентативностью, объемом и разносторонностью анализа фактических данных, полученных в ходе натурных исследований на пробных площадях в природных лесах и спланированных лабораторных и полевых экспериментов. Достоверность результатов исследований обеспечена применением математико-статистических методов их сравнительной оценки и математической формализации (на основе корреляционно-регрессионного анализа) с применением общепринятых компьютерных программ.

Положения, выносимые на защиту:

1. В первые 4–5 лет после низовых пожаров в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых на верховых болотах подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири, как и в смежных суходольных типах леса, происходит резкая вспышка, а позднее быстрое падение численности, роста и жизненности подроста сосны обыкновенной, что подтверждает теорию ее пиропитности.

2. Ключевым экологическим фактором, создающим благоприятный субстрат для появления, выживания и роста подростка сосны на верховых болотах, является выгорание верхнего слоя сомкнутого сфагнового покрова, который вследствие более быстрого роста конкурентно исключает всходы на начальных этапах их онтогенеза.

3. В вековой динамике численность жизненного подростка сосны на верховых болотах гиперболически падает по мере увеличения давности пожара (с 4–9 до 170 лет), что подтверждает гипотезу о смене лесообразовательного процесса болотообразовательным при длительном отсутствии пожаров.

4. Изменения численности, роста и жизнеспособности подростка сосны под пологом пирогенных сосняков на верховых болотах, как и смежных суходольных, тесно и достоверно связаны с индексами корневой конкуренции, в меньшей мере со «световой» конкуренцией и абсолютной полнотой, но теснее всего – с индексом интегральной конкуренции древостоя-эдификатора.

Научная новизна. Впервые на количественном уровне изучены экологические особенности влияния низовых пожаров на структуру и семеношение древостоев, лимитирующие факторы напочвенной среды самосева и динамику естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной в сосновых лесах на верховых болотах подзоны предлесостепи Западной Сибири, по сравнению с давно негорелыми и со смежными сосняками на суходолах. Выявлены послепожарное уменьшение (в 2–3 раза) абсолютной и относительной полноты и изменения семеношения, корневой и световой конкуренции древостоев. Показана решающая роль благоприятных для первых 2–3 генераций всходов сосны физико-химических и фитоценологических свойств «пироторфяного» субстрата, особенно устранения конкуренции сфагновых мхов.

Как и в смежных суходольных сосняках-зеленомошниках, установлена закономерная резкая пирогенная вспышка естественного возобновления сосны – увеличение общей численности (в 9–17 раз) и жизнеспособности подростка в первые 4–5 лет в сфагновых сосняках на верховых болотах, что вполне подтверждает теорию «пирофитности» вида *Pinus sylvestris*. На основе

микроэкосистемного подхода выявлены и математически описаны достоверные связи общей численности подроста сосны с площадью огневой минерализации субстрата, а численности жизнеспособного подроста – с индексами корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора, и в меньшей мере с абсолютной полнотой древостоя.

Впервые установлены и математически формализованы достоверные связи численности, текущего прироста терминальных побегов и жизнеспособности пирогенного подроста сосны в сосняках на верховых болотах с корневой конкуренцией древостоя, менее тесные с его световой конкуренцией и наиболее тесные – с индексом интегральной конкуренции.

Охарактеризованы статистически достоверные различия (градиенты) между допожарными и послепожарными параметрами структуры, семеношения, конкуренции древостоев, факторов почвенной среды, а также численности, роста и жизненности подроста сосны в смежных сосняках на гарях суходолов и на верховых болотах.

Прослежен вековой тренд численности и жизненности возобновления ценопопуляций сосны в зависимости от давности пожаров и выявлено его уменьшение вплоть до почти полного прекращения возобновления сосны на гарях с давностью более 50 лет.

Выявлены достоверно меньшие средние параметры семеношения, численности и жизнеспособности подроста сосны в пройденных пожаром зонально замещающих сосняках на верховых болотах подзоны средней тайги Западной Сибири. Установлены аналогичные по тесноте связи этих параметров с индексами конкуренции древостоя.

Экспериментально обоснован и апробирован полевой метод сравнительного количественного изучения влияния динамики влажности ненарушенного и обожженного покрова зеленых мхов на суходоле и сфагновых мхов на верховом болоте и ее влияние на прорастание семян сосны.

Теоретическая и практическая значимость работы. Выявленные в диссертации на количественном уровне экологические закономерности влияния

низовых пожаров на структуру и семеношение древостоев, лимитирующие факторы напочвенной среды и динамику естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной в сосновых лесах на верховых болотах и смежных суходолах подзоны предлесостепи и средней тайги Западной Сибири, а также новый метод изучения влияния влажности напочвенных субстратов на прорастание семян сосны представляют собой конструктивный вклад в разработку методов и теоретических основ «лесоболотного» направления лесоведения и лесной ценопопуляционной экологии. Результаты исследований могут быть использованы в лекциях по этим дисциплинам в лесных вузах и университетах.

Формализованные количественные связи семеношения древостоев, численности, роста и жизнеспособности подроста сосны с абсолютной полнотой и индексами световой конкуренции древостоя могут использоваться как математические модели для регулирования этих параметров в лесоводстве и парковом хозяйстве.

Степень разработанности темы исследования: на данном этапе диссертация является законченным научным исследованием.

Исследования проводились в 2012–2016 гг. в рамках и **при финансовой поддержке** программы Президиума РАН (проект № 12-П-4-10-60) и Комплексной программы Президиума РАН (проект № 15-12-4-13).

Апробация работы. Результаты исследования представлены, обсуждены и опубликованы на следующих научных конференциях: Международная школа-конференция молодых ученых «Лесная наука, молодежь, будущее» (г. Гомель, Беларусь, 26–30 июня 2017 г.); III (XI) Международная Ботаническая Конференция молодых ученых (г. Санкт-Петербург, 4–9 октября 2015 г.); XV Международная конференция молодых ученых «Леса Евразии – Большой Алтай» (г. Барнаул, 13–20 сентября 2015 г.); Всероссийская молодежная научно-практическая конференция «Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач» (г. Екатеринбург, 7–10 октября 2014 г.); VII Всероссийский конгресс молодых биологов «Симбиоз – Россия 2014» (г. Екатеринбург, 6–11

октября 2014 г.); III (V) Всероссийская молодежная конференция с участием иностранных ученых «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (г. Новосибирск, 10–14 ноября 2014 г.); Международная научно-практическая конференция молодых ученых «Проблемы и перспективы исследований растительного мира» (г. Ялта, 13–16 мая 2014 г.); VI Всероссийский с международным участием Конгресс молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013» (г. Иркутск, 19–23 августа 2013 г.); II Всероссийская (XVII) молодежная научная конференция (с элементами научной школы) «Молодежь и наука на севере» (г. Сыктывкар, 22–26 апреля 2013 г.); 17-я международная Пущинская школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (г. Пущино, 21–26 апреля 2013 г.); Межрегиональная научно-практическая конференция «Исследование природы лесных растительных сообществ на заповедных территориях Урала» (г. Екатеринбург, 14–15 ноября 2012 г.); IX Всероссийская (с международным участием) научно-практическая конференция «Тобольск научный–2012» (г. Тобольск, 9–10 ноября 2012 г.).

Публикации. Основные результаты диссертации изложены в 19 печатных работах, включая 4 статьи в журналах из списка ВАК РФ.

Личный вклад автора состоит в анализе состояния проблемы, определении основных задач исследований, выборе системы адекватных методов и объектов. Во время полевых работ автором собрано 90% материала, положенного в основу диссертационных исследований, кроме того камеральная и статистическая обработка данных, анализ и интерпретация результатов осуществлены автором или при его участии.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю – доктору биологических наук Ирине Владимировне Петровой, а также научным консультантам – доктору биологических наук Станиславу Николаевичу Санникову и кандидату биологических наук Нелли Серафимовне Санниковой – за научно-методическое руководство и конструктивную помощь в литературном редактировании и публикации работ. Сотрудникам лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического

сада УрО РАН: кандидату биологических наук Н.С. Санниковой – в выборе объектов исследований; кандидату биологических наук О.Е. Черепановой, кандидату биологических наук Ю.Д. Мищихиной, кандидату биологических наук Г.В. Андрееву, старшему инженеру И.В. Боровковой – за помощь в проведении полевых работ.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, заключения, приложения и списка использованной литературы, включающего 286 работ, в том числе 40 на иностранном языке. Текст изложен на 172 страницах, иллюстрирован 15 таблицами и 45 рисунками.

ГЛАВА 1. ОБЗОР СОСТОЯНИЯ ПРОБЛЕМЫ

1.1. Предпосылки и общее состояние изучения проблемы. К настоящему времени эколого-географические факторы и закономерности процесса естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной, определяющего их исходную структуру и всю последующую динамику, уже довольно широко и разносторонне исследованы в суходольных лесах России, стран Центральной Европы и Скандинавии [Шиманюк, 1955; Lehto, 1956; Vanselow, 1957; Olberg, 1957; Молчанов, Преображенский, 1957; Санников, 1960, 1973, 1992; Побединский, 1965; Луганский, 1974; Цветков, 1975, 2008; Санников, Санникова, 1985; Ильичев и др., 2003, 2009; Санников и др., 2004; Калачев, Залесов, 2016], в том числе на сплошных гарях и гарях под пологом леса в Западной и Средней Сибири [Санников, 1992; Залесов, 1995; Подшивалов, 2000; Ильичев и др., 2003; Буряк и др., 2014, 2015а, б; Буряк, 2015]. В то же время экологические особенности возобновления сосны в менее продуктивных и коммерчески ценных сосняках Vб бонитета на верховых болотах, не вовлекаемых в лесозаготовки, почти не изучены. Между тем, именно они во многом определяют формирование, структуру, продуктивность, стабильность и тенденции динамики этих пока еще почти не нарушенных человеком естественных экосистем на фоне быстрого потепления климата, повышения частоты пожаров и техногенных нарушений среды.

В последние три десятилетия в связи с катастрофически быстрым темпом потепления глобального климата, в частности в Субарктике, на Урале, в Западной и Средней Сибири [Хантемиров, 2009; Мазепа, Шиятов, 2010; Иванов, Иванова, 2010; Моисеев, 2011; Цветков, Буряк, 2014] здесь в 2–3 раза повысилась подверженность («горимость») лесов, в том числе заболоченных. Так, например, в Тугулымском лесничестве, где проводились наши исследования, в последние 50 лет, по данным пожарной статистики (глава 2, рисунок 2.3), число и площадь пожаров возросли в несколько раз. При этом, судя по возрастной структуре пирогенных поколений подроста (см. главы 5 и 6), межпожарный цикл в сосняках

на верховых болотах в подзоне предлесостепи (Припышминские боры) сократился со 120–170 до 60–80 лет (см. главу 2), а в средней тайге – до 100–150 лет.

По исследованиям А.И. Захарова [1983], С.Н. Санникова, А.И. Захарова и И.Г. Хомякова [1979] и С.В. Залесова с учениками [Абрамов, Залесов, 2007; Ольховка и др., 2007], горимость лесов Западной Сибири возрастает в тесной связи с коэффициентом «пожарной засушливости» климата от северной тайги до южно-лесостепных островных боров Курганской и Тюменской областей. Катастрофические верховые пожары в мае 2004 г. в северной лесостепи этой области, развивавшиеся на фоне суховея из Центральной Азии, уничтожили свыше 50000 га, а в Тугулымском лесничестве – 16000 га древостоев сосны. При этом в Тугулымской даче Национального природного парка «Припышминские боры» многие пожары с суходолов распространились и на смежные верховые болота (например, на северной окраине обширного Бахметского болота).

Актуальность изучения экологических особенностей обширных сосновых лесов на верховых болотах Западной Сибири и других регионов России определяется не только ключевыми проблемами их естественного возобновления и сохранения, но и выживания, воспроизводства и устойчивости всех других незаменимых компонентов их флоры, фауны и биоценозов в целом, гидрологических ресурсов и торфа, а также необходимостью экологического обоснования системы мер по их мониторингу и оптимальному использованию.

В средней тайге Западной Сибири значительное количество пожаров, в том числе в сосняках на верховых болотах, возникает на местах эксплуатации буровых нефтескважин и временных складов нефтепродукции, а также аварийных разливов нефти [Чижов, 2011]. Изучение влияния этих пожаров на структуру и возобновление сосны и разработка мер по их ликвидации – также одна из актуальных проблем лесоводства и охраны болотных экосистем.

Кратко рассмотрим состояние основных проблем сравнительного изучения влияния интенсивных низовых пожаров на структуру, семеношение и

естественное возобновление сосновых лесов на верховых (олиготрофных) болотах и смежных суходолах Западной Сибири и других регионов лесной зоны.

1.2. Общая изученность структуры и возобновления на верховых болотах и суходолах. В связи со сравнительно невысокой промышленной и коммерческой ценностью даже «чистых» (10 С), но на порядок менее продуктивных, чем на суходолах, древостоев сосны Vб бонитета они в СССР и России почти не были затронуты рубками главного пользования. Частичное «побочное» лесопользование в них сводилось лишь к сбору ягод (клюква, брусника, морошка). Кроме того, они повсюду использовались как уголья охотничьего хозяйства, а на европейской территории Белоруссии, Прибалтики и Северо-Запада Русской равнины довольно широко проводились осушение и локальная промышленная разработка торфяников на топливо для местных ТЭЦ и агротехнические удобрения, а также сфагновых мхов для местных строительных нужд.

По образному выражению Г.Ф. Морозова [1970], «лесоводство – дитя нужды», поэтому продуктивные и технически ценные суходольные сосновые леса в первую очередь изучались, устраивались и вовлекались в интенсивную эксплуатацию. В то же время разработка научных основ и лесоводственных мер по организации рубок и естественного возобновления лесов на болотах, особенно верховых, слабо стимулировались и почти не проводились. Единственным направлением изучения, которое активно развивалось в Институтах Северо-Запада РФ (ЛенНИИЛХ, Карельский Институт леса [Елпатьевский, 1957; Елпатьевский и др., 1965, 1970, 1978; Пятецкий, 1965, 1971, 1974; Константинов, 1982, 1979; Prieditis, 1999; Дружинин, 2006 и др.], БелНИИЛХ [Пидопличко, 1961; Конойко, 1974; Ипатьев и др., 1984], а также в Прибалтике [Буш, 1962, 1970; Мазинг, 1960; Valk, 1974; Боч, Мазинг, 1979], и на Урале [Луганский, Нагимов, 1994; Чиндяев, 1995, 1996; Чиндяев и др., 2008; Луганский и др., 2010; и др.] было изучение влияния осушительной мелиорации на гидрологический режим,

структуру и продуктивность заболоченных лесов, в том числе сосняков на верховых болотах.

В этом плане были достигнуты значительные результаты. На многих экспериментальных объектах гидромелиорации в различных зональных типах сосняков на верховых и переходных болотах Русской равнины было показано, что под влиянием оптимизации гидрологического режима (дренажа, аэрации) и разложения торфяного субстрата происходит резкое увеличение текущего прироста и общей продукции стволовой древесины и других фракции древесной и недревесной продукции болотных древостоев [Елпатьевский, 1957; Вомперский, 1968; Елпатьевский и др., 1970; Демаков, Сафин, 2009; Демаков и др., 2012]. Во многих случаях бонитет их повышался на два класса – с Vб на IV, а иногда (в случае применения химических удобрений [Тамм, 1962; Вомперский, 1968], даже на три класса (до III). Близкая лесоводственная эффективность осушения и улучшение естественного возобновления сосны, особенно на узких сплошных вырубках, выявлена и в Среднем Зауралье [Иматова, 1997; Чиндяев и др., 2008].

Влияние циклических пожаров, повторяющихся с интервалом 15–35 лет, в заболоченных багульниково-сфагновых сосняках северной тайги Зауралья на торфяно-минеральных почвах Лозьвинско-Пелымского водораздела средней тайги (по окраинам верховых болот) на возрастную структуру древостоя и подроста сосны изучал лишь Г.Е. Комин [1967а]. На основе оригинальной методики точного определения возраста деревьев (на уровне гипокотилия всходов) им установлена ступенчатая циклично- разновозрастная структура древостоев сосны. Показаны ее тесная связь с неоднократными пожарами и пирогенные вспышки численности подроста сосны. Так, например, после сильного низового пожара 1939 г. количество подроста первых 5–10 послепожарных лет составляло 15.7 тыс. экз./га, а более поздние всходы были в несколько раз реже и почти не выживали дольше 5 лет. Примерно такой же была участь и всходов сосны на сфагновом покрове «девственных» сосняков, не затронутых пожарами в течение последних 176–206 лет.

По причинам, изложенным выше, процессы семеношения древостоев и естественного возобновления сосны на верховых болотах, особенно на гарях, изучены крайне недостаточно. Некоторые данные о средних годовых урожаях семян сосны в зонально замещающих сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых средней тайги и предлесостепи Западной Сибири приведены лишь С.Н. Санниковым, Н.С. Санниковой [1985] и С.Н. Санниковым [1992]. В давно (120–170 лет) не горевших сосняках 120–170-летнего возраста полнотой 0.5–0.8 кустарничково-сфагновых (багульниково-кассандрово-сфагновых) массива Припышминских боров среднегодовое семеношение не превышает 89–98 тыс. полных семян на 1 га. Примерно такой же урожай семян (80 тыс. семян/га/год) найден в 90-летнем древостое сосны полнотой 0.67 на гари 19-летней давности, но на 14-й год после пожара в 150-летнем сосняке полнотой 0.6 отмечено повышение семеношения до 135 тыс. семян/га/год.

Для других регионов подобные оценки семенной репродукции популяций сосны на верховых болотах нам неизвестны. Правда, в некоторых предшествующих исследованиях было выявлено положительное влияние гидромелиорации, а особенно механической обработки (обнажения на отвалах канав и каналов осушительной сети) и повышения степени разложения торфа на повышение всхожести семян сосны и общей возобновляемости сосняков на верховых болотах [Коллист, 1953; Сибирева, 1955; Пьявченко, 1963; Елпатьевский и др., 1970].

С другой стороны, И.С. Мелеховым [1948] неоднократно подчеркнуты, а А.Л. Кощеевым [1955] разносторонне изучены факторы и процессы «временного избыточного увлажнения» верхних горизонтов почвы и заболачивания сплошных вырубок вследствие резкого послепожарного уменьшения транспирации древесной растительности.

Успешность естественного возобновления сосны (по обилию ее подроста) на узко-лесосечных рубках вдоль различных энергетических и транспортных трасс на качественном уровне визуальной численной лесоводственной оценки обилия подроста (в лучшем случае его жизнеспособности и высоты) отмечена в

работах многих авторов, например, В.Н. Седых [2010]. В некоторой мере она отражена и в таблицах хода роста данными о средней густоте молодняков сосны [Тетенькин, 1969; Фалалеев, 1975; Shvidenko et al., 1996; Усольцев, 2002]. Установлено, что на полосах сплошных вырубок в сосняках багульниково-голубично-долгомошных шириной до 60 м под трассы нефтепроводов в северной тайге Западной Сибири (Тарко-Сале) насчитывается до 10 тыс. экз./га подрост сосны с единичной примесью кедра [Санников и др., 2004]. Однако разносторонние экологические исследования влияния пожаров на структуру и семеношение древостоев сосны, факторы почвенной среды (торфяного субстрата, сфагновых мхов и травяно-кустарничкового покрова), а также динамику численности, роста и жизнеспособности ее подрост почти не проводились.

Обобщая результаты подобных, в основном, визуальных наблюдений и обследований, Н.И. Пьявченко [1963] заключил, что на сплошных вырубках и гарях, где снимается конкуренция древостоя и нарушается сфагновый покров, создаются более благоприятные условия для лесовозобновления и формируются одновозрастные древостои. В то же время в прогалинах древостоя возникают разновозрастные угнетенные поколения. На Среднем Урале это показано в многолетних опытах А.С. Чиндяева [1995, 1996, 2008].

Стационарные экологические исследования естественного возобновления сосны в сосняках-зеленомошниках и на смежных верховых болотах в Припышминских борах начаты на основе «микроэкосистемного» подхода в 70-е гг. прошлого века на Талицком стационаре Института экологии растений и животных и Института леса УНЦ АН СССР [Санникова, 1984, 1992; Санников, Санникова, 1985]. Результаты их будут рассмотрены ниже.

1.3. Экологические исследования по проблеме. Резкие различия почвенно-гидрологической, микроклиматической и всей биотической среды на суходолах и смежных верховых болотах почти очевидны, но на количественном экологическом уровне изучены крайне недостаточно [Санников и др., 2010]. Во

многим это обусловлено традиционным сосредоточением исследований в пределах отдельных типов леса, в то время как задача сравнительного изучения среды смежных суходольных и болотных биогеоценозов в комплексных лесоболотных ландшафтных урочищах обычно не ставилась. Разносторонние исследования изменений главнейших гидрологических, почвенных и фитоценологических факторов среды под влиянием той или иной степени осушения лесов, в меньшей мере в ненарушенных лесах проведены на верховых и переходных болотах Русской равнины, в том числе в Беларуси, Прибалтике, Карелии [Конойко, Пидопличко, 1961; Вомперский, 1964, 1968; Константинов, 1966; Богдановская-Гиенэф, 1969; Елпатьевский и др., 1970, 1978; Лисс, Березина, 1981; Волкова, 2000; Кузнецов, 2006; Ипатьев, 2007; Демаков и др., 2012], а также на Среднем Урале [Залесов, 1998; Чиндяев и др., 2008] и в Западной Сибири [Пьявченко, Сибирева, 1962; Пьявченко, 1963; Глебов, 1969, 1991; Глебов, Александрова, 1973]. Разносторонние характеристики специфики гидрологического и химического режима (сезонной динамики уровня грунтовых вод и содержания в торфяном субстрате азота и зольных элементов) проведены в многообразных типах сосняков на верховых болотах южной тайги Русской равнины в Республике Мари-Эл [Демаков и др., 2012]. На основании этих исследований авторы считают необходимой разработку их экологической классификации.

В итоге обширного опыта гидромелиорации (осушения) заболоченных лесов, в основном на мезотрофных болотах и в меньшей степени на верховых установлено значительное улучшение гидротермического и аэрационного режимов и физико-химических свойств почвенно-торфяного субстрата, повышение продуктивности древостоев сосны на 1–2 класса бонитета [Елпатьевский, 1957; Пятецкий, 1965; Вомперский, 1968; Елпатьевский и др., 1970, 1978; Писаренко, 1977; Константинов, 1979, 1982; Дружинин, 2006], а также более или менее резкие смены видового состава нижнего яруса и типа фитоценозов [Буш, 1962; Пьявченко, Сибирева, 1962; Боч, Мазинг, 1979; Елина и

др., 1984; Ефремов и др., 2009; Brumelis et al., 2005, 2009; Залесов, Тукачева, 2016].

Широкие геоботанические исследования видового состава растительности в различных типах не нарушенных заболоченных лесов, в том числе на верховых болотах Западной Сибири, прослужили основой для их фитоценологической классификации (Пьявченко, 1967; Кац, 1971; Шумилова, 1962; Walter, 1968; Глебов, 1969; Глебов, Александрова, 1973; Храмов, Валуцкий, 1977; Боч, Мазинг, 1979; Лисс, Березина, 1981; Елина и др., 1984).

Градиенты некоторых главнейших факторов микроклиматической и почвенной среды между типичными сосняками багульниково-кассандрово-сфагновыми (типа «западно-сибирский рям») и смежными бруснично-чернично-зеленомошными на песчаных почвах суходолов в Припышминских борах выявлены в лаборатории популяционной биологии растений Ботанического сада УрО РАН [Санников и др., 2010; Черепанова, 2013]. Показано, что по гидротермическим режимам микроклимата (динамике температуры и относительной влажности воздуха на высоте 2 м) сосняки на суходолах и болоте различаются слабо [Петрова, Санников, 1996]. Однако температура верхнего корнеобитаемого слоя торфа на болоте в начале лета (июнь) на 8–15 °С ниже, его объемная влажность в 2–3 раза больше, а содержание кислорода на 40% ниже, чем на суходоле. При этом содержание органического вещества и рН в торфе верховых болот в несколько раз выше, а P_2O_5 , в 40 раз, K_2O в 4 раза, $Ca + Mg$ в 6 раз ниже, чем на суходоле. Авторы делают вывод о том, что в целом по комплексу факторов эдафической среды для роста экотопы сосняков-зеленомошников и сосняков на смежных верховых болотах диаметрально противоположны. Контрастные градиенты почвенной термической среды ранее были выявлены также между суходольным сосняком-зеленомошником и сосняком багульниково-кассандрово-сфагновым на верховом болоте подзоны средней тайги Западной Сибири [Черепанова, 2013]. Средняя температура торфяного субстрата в кочках сосняка на верховом болоте (на глубине 10–15 см) в июле 2012 года была на 1–2.0 °С ниже, чем на той же глубине в смежном сосняке на болоте.

Помимо градиентов микроклиматической и почвенной среды были установлены и генетические различия между болотами и суходолами, на основе которых сформулирована теория о генетической дивергенции этих лесов [Петрова, Санников, 1996].

Влияние интенсивных пожаров, минерализующих более или менее значительный верхний слой сфагнового покрова на физико-химические свойства образовавшегося пирогенного субстрата изучено недостаточно. Детальное исследование пирогенной трансформации физических свойств – объемной массы, порозности и влагоемкости, – а также химических параметров его обожженного «пироторфяного» слоя на верховых и переходных болотах южной тайги Западной Сибири (Томский стационар Института леса СО РАН) проведено лишь Т.Т. Ефремовой и С.П. Ефремовым [Ефремова, 1990, 1992; Yefremova, Yefremov, 1996]. Установлено, что под влиянием температуры около 230–320 °С рыхлый перегоревший слой мхов образует компактные прослойки и гранулы специфичного весьма пластичного (битуминизированного) «пироторфяного» субстрата, характеризующегося в 2–4 раза большей, чем у сфагновых мхов, объемной массой, степенью гумусированности и зольности. Соответственно в 4 раза повышается и содержание в нем общего азота и втрое – P_2O_5 . Авторы заключают, что пожары, вызывая аккумуляцию биогенных элементов экосистемы в гаревом субстрате, даже на олиготрофных верховых болотах, способствуют улучшению продуктивности нового поколения леса.

Фундаментальные эколого-физиологические исследования влияния избытка почвенной влаги на угнетение процессов роста деревьев, в частности сосны обыкновенной, на юге лесной зоны Русской равнины были выполнены А.В. Веретенниковым [1968, 1985]. Разностороннее изучение тесно взаимосвязанных процессов метаболизма в корнях и надземных органах деревьев показало, что дефицит кислорода в воде заболоченных сосняков, почти втрое возрастающий к концу лета, – главнейший фактор, резко ингибирующий все физиологические процессы и, как следствие, рост деревьев.

Систематизированное и разностороннее биогеоценолого-экологическое изучение влияния главнейших факторов среды в сосняках на болотах Русской равнины, подвергшихся осушительной мелиорации, проведено С.Э. Вомперским [1964, 1968; и др.]. На основе изучения латерального распределения корней деревьев сосны в связи с элементами нанорельефа им впервые выявлен и показан факт, важнейший для экологического анализа их корневой конкуренции по отношению к подросту, а именно, концентрация сосущих корней деревьев в кочках. Вероятно, в этом одна из причин исключительно сильной корневой конкуренции древостоя сосны по отношению к ее подросту (также сосредоточенному на кочках), установленной на верховом болоте, по сравнению со всеми другими типами леса [Санникова, 1992].

К сожалению, по экономическим причинам, рассмотренным выше, крайне недостаточное внимание в течение всего предшествующего периода исследований сосняков на верховых болотах было уделено изучению экологических факторов и процессов, происходящих в их структуре, возобновлении и восстановительно-возрастной динамике под влиянием таких глобальных факторов, как колебания климата, пожары и сплошные рубки. Специальные количественные исследования в этом направлении – численности, роста и жизненности подроста в зависимости от структуры и семеношения материнского древостоя сосны, состояния субстрата и других лимитирующих экологических факторов – почти не проводились. Некоторое исключение представляют лишь работы А.Л. Кошечева [1955, 1962], З.А. Сибиревой [1955], В.Г. Рубцова [1959] и Л.Н. Згуровской [1962], посвященные изучению влияния факторов заболачивания и корневой конкуренции древостоя и сфагновых мхов на подрост сосны на сплошных вырубках на болоте на юге лесной зоны Русской равнины.

А.Л. Кошечевым [1955, 1962] на основании исследований в сосняках кустарничково-сфагновых Северо-Запада Русской равнины показана решающая экологическая роль восстановления лесной растительности и транспирации древостоев в прекращении временного избыточного увлажнения почвы на

сплошных вырубках. Впервые на качественном уровне отмечена важная экологическая роль фактора корневой конкуренции деревьев сосны на рост ее подроста под пологом болотных сосняков. Показано, что длина латеральных корней деревьев сосны высотой около 10 м достигает 12 м, а общая площадь их корневых систем в 43 раза больше площади биогеоценоза. Этим обусловлена их сильная корневая конкуренция, позднее количественно формализованная и показанная Н.С. Санниковой [1992]. Аналогичные данные, свидетельствующие о высокой корненасыщенности и вероятной корневой конкуренции древостоя сосны в верхнем 30-сантиметровом слое торфа в сосняках на верховых болотах приведены по южной тайге Томской области.

После длительных летних засух при значительном высыхании сфагнового покрова, листвы кассандры и багульника, содержащей многих эфирных масел, в сосняках верховых болот могут возникать интенсивные низовые, реже верховые и даже «повальные» вследствие перегорания поверхностных корней. При этом в труднодоступных заболоченных регионах Западной Сибири, например, в левобережье бассейна р. Конды, где проведены наши исследования («Арантур» (ПП «Кондинские озера») и «Урай» (окрестности г. Урай)), некоторая доля стихийных пожаров от молний возникает даже на сфагновых болотах. Однако большая часть «грозовых» пожаров (до 37% от общего числа, включая антропогенные), возникает на суходолах, откуда они в особо засушливые сезоны распространяется и на болотные леса. В недоступных летом человеку естественных сосняках лишайниковых на многочисленных островах среди непроходимых болот в левобережье бассейна р. Конды пожары от молний, по данным С.Н. Санникова с коллегами [2010, 2012], возникают в среднем через 63 года. В том же типе леса в населенной местности на правобережье р. Конды они повторяются через 22 года, т.е. почти втрое чаще. Близкие «межпожарные интервалы» для заболоченных багульниково-сфагновых сосняков V бонитета Лозьвинско-Пелымского междуречья приводит и Г.Е. Комин [1967а, б].

В общем же, сосновые леса на верховых болотах, хотя и намного реже, чем суходольные, но все же аperiodически циклично подвержены пожарам. В

условиях континентального климата Западной Сибири, судя по возрастной структуре пирогенных сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых Vб бонитета на выпуклых олиготрофных болотах («рямах») подзоны средней тайги Западной Сибири (например, вдоль железной дороги Пелым–Советский, а также на наших пробных площадях - Урай, Арантур), пожары повторяются с интервалом от 100 до 250 лет. В субатлантическом климате Фенноскандии, по исследованиям К. Толонена [Tolonen, 1967, 1983], и даже в более засушливом климате юга Русской равнины [Пьявченко, 1963] «пожарный оборот» примерно в два раза реже (в среднем – через 250–500 и 430 лет соответственно).

Некоторые литературные сведения об их влиянии на экосистемы болот, преимущественно на пирогенные сукцессии нижнего яруса их фитоценозов имеются лишь по регионам Прибалтики [Мазинг, 1960; Мазинг, Валк, 1968; Боч, Мазинг, 1979; Brumelis et al., 2009], Финляндии, Швеции [Agren et al., 1983; Nilsson et al., 1996; Olson et al., 2001; Ruuhijärvi, Lindholm, 2006] и Беларуси [Чумаков, Безручко, 2010; Чумаков, 2013]. В частности, Л.С. Чумаковым [2013] показана почти полная пирогенная смена проективного покрытия сфагновых мхов (92%) на политриховые (*Polytrichum strictum*, 60–80%) и быстрое восстановление сфагновых мхов (66%) на 16-й год в сосняке багульниково-сфагновом (Могилевская область). При этом происходит сильная вспышка численности подроста сосны (23 тыс. экз./га), которая в 3.6 раза больше, чем на негорелом контрольном участке (4.8 тыс. экз./га).

В общем, лишь в редких работах содержатся фрагментарные количественные данные о воздействии пожаров на структуру, семеношение и естественное возобновление ценопопуляций сосны. Некоторые основные параметры структуры и семеношения древостоев, толщины недогоревшего слоя подстилки и возобновления сосны в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых на верховых болотах («рямах» Vб бонитета в подзоне предлесостепи западной части Западной Сибири (Притоболья) приведены С.Н. Санниковым [1992]. Так, под пологом 110–150-летних древостоев полнотой 0.28–0.60, пройденных устойчивым низовым пожаром (толщина недогоревшей подстилки –

1.6 см) 14–22-летней давности с семеношением 98–135 тыс. семян/га/год численность жизненного подроста сосны составляет 14–28 тыс. экз./га. Эта плотность самосева в 7–14 раз больше, чем в том же типе леса на негорелых участках (2 тыс. экз./га). Аналогичное резкое увеличение естественной возобновляемости ценопопуляций сосны (13.0 тыс. экз./га жизнеспособного подроста) найдено и на 18-й год после пожара в зонально замещающем типе леса средней тайги на верховом болоте в 160-летнем сосняке полнотой 0.45 (с семеношением 70 тыс. семян/га/год). Таким образом, в обеих подзонах, как и во всех других суходольных типах леса [Санников, Санникова, 1985] зарегистрирована пирогенная вспышка возобновления сосны. Эта закономерность послужила одной из основ эволюционной теории пирофитности-псаммофитности популяций сосны обыкновенной [Санников, 1983, 1992].

Многими авторами отмечено, что пожары обычно вызывают значительное изреживание древостоя и падение продуктивности сосны [Романов, 1956; Евдокименко, 2008]. При этом в Западной Сибири нередко образуются почти сплошные обширные «повальные» гари вследствие перегорания поверхностных корневых систем и ветровала, а от сохранившихся живых деревьев по обнажениям торфа («искорям») может идти частичное возобновление сосны. Особенно часто подвержены пожарам участки леса на местах расположения буровых установок и складов нефтепродукции, а также прилегающие к путям транспорта (авто- и железнодорожным трассам) [Чижов, 2003, 2011].

Факты численно успешного послепожарного естественного возобновления сосны на верховых болотах в различных частях ареала сосны обыкновенной в России и других странах Северной Евразии отмечены в лесах Русской равнины [Жудра, 1886], Западной Сибири [Комин, 1967а, б, 1978; Санников, Санникова, 1985]. Однако количественный анализ главнейших экологических факторов (структуры и семеношения древостоя, состояния напочвенного субстрата и параметров численности, текущего роста и жизненности, возрастной структуры подроста), обусловивших этот стимулирующий эффект пожаров на появление, рост и выживание самосева сосны на сфагновых болотах пока почти не

проводился. Лишь С.Н. Санниковым и Н.С. Санниковой [1985] выявлено, что на гари в 170-летнем сосняке кустарничково-сфагновом предлесостепных Припышминских боров большая часть подроста сосны (72%) появилась в первые годы после пожара, а с 5-го года после него возобновление прекратилось. По мнению В.Г. Рубцова [1959] и К.В. Зворыкиной [1969], это обусловлено быстрым ростом политриховых и сфагновых мхов. Высказано предположение, что поэтому, а также в связи с высокой кислотностью и токсичностью субстрата [Смоляницкий, 1977] всходы сосны отмирают. Однако на количественном факториально-экологическом уровне это не показано. В целом, в отличие от смежных суходольных сосновых лесов, экологические факторы и процессы семеношения и естественного возобновления сосны и других хвойных изучены крайне недостаточно.

Влияние циклически повторяющихся пожаров на структуру и развитие лесных экосистем хвойных видов, в том числе заболоченных, довольно широко изучалось в Канаде [Rowe, Scotter, 1973; MacLean, 1983; Wein, 1983]. Здесь установлена важная экологическая роль пожаров в динамике почвенных мерзлотных процессов [Viereck, 1983], заболачивания и разболачивания, во многом определяющих воспроизводство, смены видового состава, продуктивность, вспышки энтомоинвазий [MacLean, 1983] и стабильность лесных экосистем в лесотундре и северной тайге Северной Америки. Однако систематизированные количественные исследования влияния пожаров на структуру, семеношение и возобновление северо-американских видов сосен также крайне редки.

1.4. Влияние факторов конкуренции древостоя на пирогенное возобновление сосны. Экологические факторы и закономерности естественного возобновления сосны в суходольных лесах предлесостепи и других подзон Западной Сибири ранее уже достаточно разностороннее и детально изучены [Санникова, 1984; Санников, Санникова, 1985]. В итоге многолетних стационарных исследований в Припышминских сосняках группы *Pineta*

hylocomiosa на количественном уровне установлено и показано, что главным «пусковым фактором», вызывающим циклические вспышки возобновления сосны являются интенсивные низовые пожары, реже минерализация поверхности почвы в ходе рубок. При этом семеношение древостоев сохраняется на достаточно высоком уровне, а иногда и возрастает (до 25–30%). В первые 2–3 года после них сочетание и погодичное взаимодействие всех главнейших факторов напочвенной среды – субстрата, микроклимата, фито- и зооценотических – близки к оптимальным для прорастания семян, укоренения, роста и выживания самосева сосны. Позднее в связи с ухудшением свойств почвенного субстрата, увеличением конкуренции фитоценоза и ранее появившегося подроста волна возобновления сосны сменяется фазой его отпада и депрессии численности [Санникова, 1984].

На основе принципиально нового микроэкосистемного математико-статистического подхода структурно-функциональных связей в лесных БГЦ и экологически обоснованных индексов корневой, «световой» (за ФАР) и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора [Санникова, 1984; 1992, 2003] впервые установлены и описаны уравнениями регрессии тесные корреляционные связи численности подроста сосны с толщиной недогоревшего слоя подстилки, а его текущего прироста и жизнеспособности с параметрами корневой, в меньшей мере световой конкуренции древостоя-эдификатора. Выявлена куполообразная параболическая форма связи урожаев семян с относительной полнотой древостоя в сосняке бруснично-лишайниковом.

Начато также изучение влияния низовых пожаров и конкуренции древостоя сосны на численность, рост и жизнеспособность подроста сосны в типе леса сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый на стационаре Самохваловского верхового болота в Тугулымском лесничестве. На пробной площади под пологом 170-летнего древостоя (10С) на верховом болоте, пройденного низовым пожаром (относительная полнота – 0.65), выявлено, что прирост по объему стволиков у жизнеспособного подроста сосны теснее ($R = -0.76$), чем в смежном сосняке бруснично-черничном ($R = -0.57$) связан с индексом корневой конкуренции древостоя. При этом резкое угнетение (понижение прироста подроста по высоте

до 2 см/год) на верховом болоте наблюдается при индексе корневой конкуренции древостоя сосны на порядок меньшем, чем на суходоле [Санников, Санникова, 1985]. Таким образом, на количественном уровне подтверждена гипотеза А.Л. Кошечева [1962] о сильной корневой конкуренции древостоя сосны по отношению к ее подросту на олиготрофных болотах.

Задачей дальнейшего изучения влияния хорологических изменений структуры и конкуренции древостоев сосны, обычно неравномерно (мозаично) разреженных низовыми пожарами, является выявление и математическая формализация (моделирование) аналогичных связей численности, роста и жизненности подроста сосны с семеношением, факторами почвенной среды и конкуренции древостоя в зависимости от различной давности пожаров и интенсивности нарушения ими структуры и функций древостоев в различных подзонах.

В итоге стационарных сравнительных исследований в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом на Самохваловском верховом болоте и смежных сосняках-зеленомошниках Припышминских боров предлесостепи, а также подзоны средней тайги (Арантур) установлены почти полная фенологическая репродуктивная изоляция и генетическая дифференциация этих суходольных и болотных популяций сосны [Петрова, Санников, 1996; Петрова и др., 2015]. Закономерные различия комплекса морфо-биологических, цитологических и кариотипических признаков между болотными и суходольными популяциями четырех видов хвойных Западной Сибири, в том числе сосны обыкновенной, установлены также и в исследованиях Т.С. Седельниковой с коллегами [Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008] на Томском стационаре юго-востока Западной Сибири. Экспериментально выявленные достоверные различия во всхожести семян, выживании, росте и широком комплексе других морфо-фенотипических признаков всходов и подроста между популяциями суходольных и болотных видов хвойных Западной Сибири могут оказывать влияние на адекватные различия в естественном возобновлении природных популяций.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РЕГИОНОВ ИЗУЧЕНИЯ

Успех сравнительного межрегионального эколого-географического изучения структуры и функций ценопопуляций и экосистем во многом зависит от удачного выбора сопоставимых объектов. При выборе объектов изучения мы руководствовались принципом принадлежности лесных массивов к одной геоморфологической области, к аналогичным типам рельефа, механическому составу почвообразующих пород и почвенно-гидрологическим условиям [Санников, 1992].

2.1. Географическая ординация и лесотипологическая классификация объектов изучения. Сравнительный анализ влияния низовых пожаров на морфологическую структуру, семеношение древостоев, факторы напочвенного субстрата для самосева, а также параметров подроста сосны проведен нами в парах двух смежных по топоэкологическому профилю типов сосновых лесов – сосняков бруснично-чернично-зеленомошных на суходолах и сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых на верховых болотах двух подзон Западной Сибири – предлесостепи и средней тайги. Межзональная географическая ординация и внутризональное положение этих типов леса показано (таблица 2.1) на основе общей схемы 6 рядов зонально замещающих топоэкологически аналогичных типов сосновых лесов Западной Сибири, разработанной С.Н. Санниковым [1974].

Преобладающие на суходолах песчаных надпойменных террас древних долин рек лесной зоны Западной Сибири сосняки бруснично-чернично-зеленомошные, занимающие пологие дренированные склоны увалов, относятся к III ряду топоэкологически аналогичных типов леса, а сосняки багульниково-кассандрово-сфагновые на выпуклых олиготрофных верховых болотах на торфяниках бессточных западин мезорельефа – к VI ряду типов леса - топоаналогов [Санников, 1992]. Сходство механического состава, относительной дренированности, влажности и гумусированности почв (типов лесорастительных условий), и, как следствие, структуры фито- и биогеоценозов в этих межзональных рядах типов леса позволяет выявить и наиболее корректно сопоставить географические особенности семеношения и возобновления ценопопуляций сосны.

Характеристика основных лесотипологических и таксационных параметров ценопопуляций сосны на пробных площадях приведена в приложении 1.

Таблица 2.1 – Географическая ординация зонально-замещающих типов сосновых лесов на надпойменных песчаных террасах рек Западной Сибири (по схеме географической ординации С.Н. Санникова [1992, 2009]).

Подзона	Западная Сибирь					
	I	II	III	IV	V	VI
Тс	бр-лш	бр-пл-зм	бр-ч-бг-зм	гл-бг-дм	бг-кс-сф	
Тср	гл-лш	лш-бр-зм	бр-ч-зм	бр-бг-зм	гл-бг-дм	бг-кс-сф
Тю	бр-лш	<u>бр-вк-зм</u>	бр-ч-зм	ч-зм	гл-бг-дм	бг-кс-сф
Плс	бр-лш	<u>бр-вк-зм</u>	<u>бр-ч-зм</u>	ч-зм	ос-зл-хв	бг-кс-сф
Лс	бр-лш	бр-мт-зм	мт-зм	орл-мт	ос-зл-хв	бг-кс-сф

Примечания: жирным шрифтом выделены типы леса на пробных площадях. I – VI – ряды топоаналогичных типов экотопов и типов леса.

Подзоны: Тс – тайга северная, Тср – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лс – лесостепь. **Сокращения в номенклатуре**

типов леса: бр-лш – бруснично-лишайниковый; гл-лш – толокнянково-лишайниковый; бр-мт-зм – бруснично-мелкотравно-зеленомошный; бр-вк-зм – бруснично-вересково-зеленомошный; лш-бр-зм – лишайниково-бруснично-зеленомошный; бр-пл-зм – бруснично-плауново-зеленомошный; мт-зм – мелкотравно-зеленомошный; бр-ч-зм – бруснично-чернично-зеленомошный; бр-ч-бг-зм – бруснично-чернично-багульниково-зеленомошный; орл-мт – орляково-мелкотравный; ч-зм – чернично-зеленомошный; бр-бг-зм – бруснично-багульниково-зеленомошный; гл-бг-дм – голубично-багульниково-долгомошный; ос-зл-хв – осоково-злаково-хвощевой; гл-бг-дм – голубично-багульниково-долгомошный; бг-кс-сф – багульниково-кассандрово-сфагновый.

2.2. Климат. По классификации климатов Б.П. Алисова [1956], климат лесной зоны западных регионов подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири, где расположены объекты наших исследований, относится к «континентальной лесной области Западно-Сибирской лесной области».

В общем, особенности климата этих регионов во многом обусловлены их внутриконтинентальным положением, экранирующей ролью Уральских гор по отношению к влажным циклонам с Атлантики, чередованием их влияния с сибирскими антициклонами, а также, особенно летом, холодных арктических и теплых центрально-азиатских масс воздуха [Орлова, 1962; Шварева, 1976; Шварева, Соромотина, 1980].

Средние параметры климата изучавшихся регионов, по данным климатических карт высокого разрешения кафедры геоэкологии и природопользования СПбГУ [Афонин и др., 2016] приведены в таблице 2.2, а их динамика в течение вегетационного периода на климадиаграммах (рисунок 2.1). Анализируя их, можно заключить следующее.

Таблица 2.2 – Параметры гидротермического режима климата вегетационного периода в регионах изучения в Западной Сибири.

Географические пункты	Подзона	Климапараметры ВП*			
		ДВП	Сумма среднемесячных температур, °С	Сумма осадков, мм	ГТК
	Тс	123,8	52,1	323	1,86
Урай	Тср	144,3	59,8	302	1,65
Тавда	Тю	152,1	65,6	282	1,42
Заводоуспенское	Плс	159,8	68,6	271	1,32
Курган	Лсс	160,4	72,0	221	0,98

Примечание: * – (V–VIII) - месяцы, включенные в вегетационный период (ВП); ДВП - длина вегетационного периода со средней суточной температурой воздуха выше +5°С; ГТК – гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова [1955].

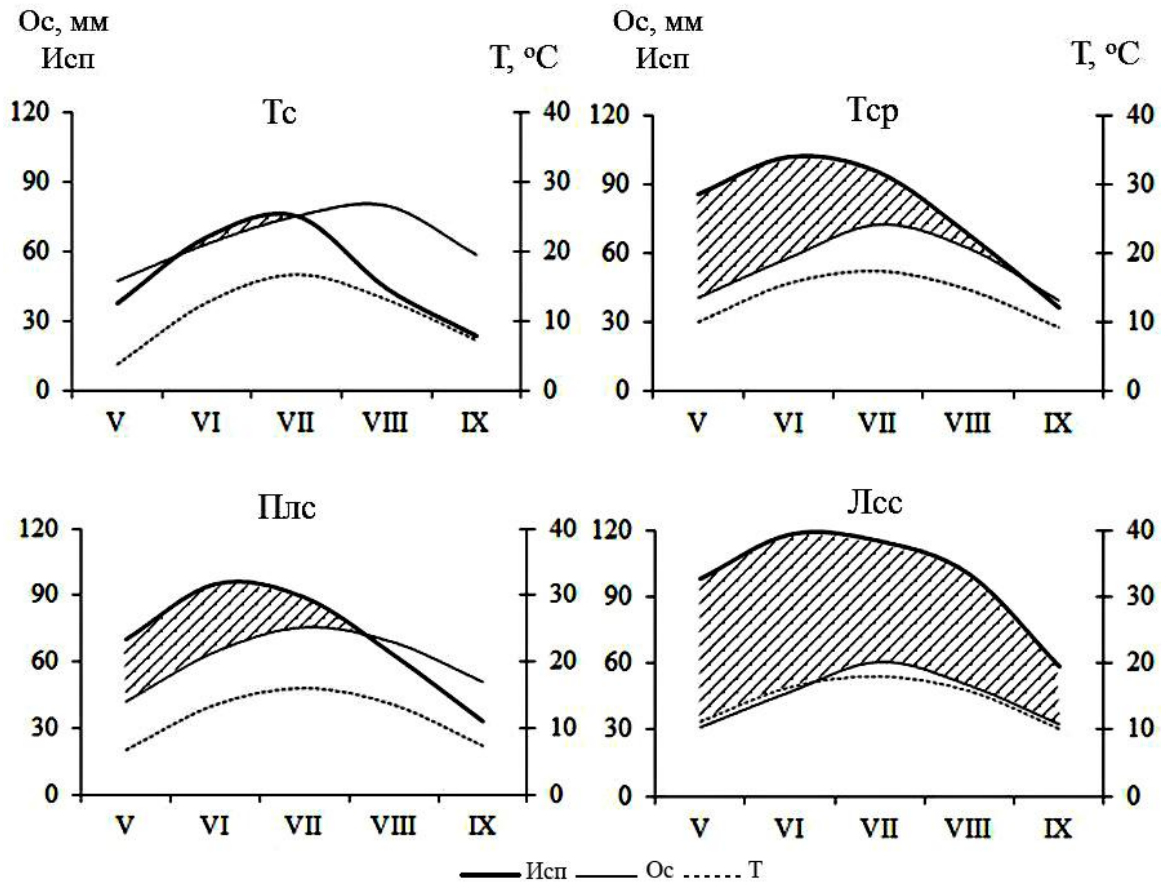


Рисунок 2.1 – Климатодиаграммы региона изучения в градиенте от северной тайги до лесостепи на территории Западной Сибири.

примечания: Т, °С – сумма среднемесячных температура; Ос, мм – сумма среднемесячных осадков, Исп – испаряемость. Тс – тайга северная; Тср – тайга средняя; Плс – предлесостепь; Лсс – лесостепь.

Летом в Западной Сибири, где формируется область пониженного давления, преобладает перенос холодных северных или северо-восточных масс атмосферы. На фоне клинального повышения радиационного баланса с 81 ккал/см² средней тайги (Арантур) до 95 ккал/см² в предлесостепи средняя годовая температура воздуха в июле возрастает с 13–15 °С в средней тайге (Арантур) до 18–20 °С в предлесостепи (Заводоуспенское) [Борисов, 1967, 1975; Климат России, 2001]. При этом сумма экологически эффективных температур воздуха выше +5 °С увеличивается с 1641 до 2063 °С, а длина вегетационного периода со 144 до 159 дней. Температура воздуха в январе в том же направлении повышается с –19.8 до –17.6 °С [Беспалова, 2001, 2012; Калинин, 2012].

Сумма дождевых осадков теплого периода от средней тайги в направлении на юг ареала сосны падает – с 260 мм в Урае до 232 мм в предлесостепи (Заводоуспенское) и далее продолжает уменьшаться до 189 мм в северной лесостепи (Курган). Незначительный спад осадков от южной тайги (Тавда) 242 мм до предлесостепи 232 мм (Заводоуспенское), возможно, связан с мощной летней транспирацией крупнейшего островного лесного массива Припышминских боров (свыше 350 тыс. га) и локальными грозowymi осадками.

Средняя годовая сумма осадков в лесах рассматриваемого в данной работе географического профиля уменьшается с 517–530 мм от средней тайги до 465 мм в предлесостепи (Гидрометеоцентр: АМП Тугулым, АМП Урай). В средней тайге количество годовых осадков, превышающее величину испарения, создает благоприятные условия для заболачивания территории. Район исследования характеризуется значительным потенциальным переувлажнением, избыток влаги составляет 20–25% от общего увлажнения [Беспалова, 2012].

Аналогичные дождевым осадкам зональные градиенты отмечаются и в величинах гидротермического коэффициента (ГТК) Г.Т. Селянинова [1955], отражающего обеспеченность сумм летней температуры осадками, т.е. степень засушливости климата (рисунок 2.2). С характерного для таежной зоны уровня 1,7 в средней тайге (Урай) он постепенно уменьшается до 1,4 в южной тайге и затем до 1,3 в предлесостепи (Заводоуспенское). В северной лесостепи (Курган) ГТК снижается до уровня 0,98. Данный тренд показывает дефицит атмосферного увлажнения для возобновления и роста растений.

В условиях континентального климата западной части Западной Сибири суммы осадков летнего периода и вероятность выпадения «возобновительных серий осадков» [Санников, 1992] характеризуются широкой погодичной изменчивостью. Например, в предлесостепи при среднемноголетней «норме» 217 мм во влажные и прохладные гидрометеорологические сезоны дождей выпадает на 30–35% больше, и это

вызывает массовое появление самосева сосны на гарях [Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992; Санников и др., 2004]. Аналогичные вспышки возобновления сосны в дождливые годы отмечены и в южной лесостепи [Санникова, 2009].

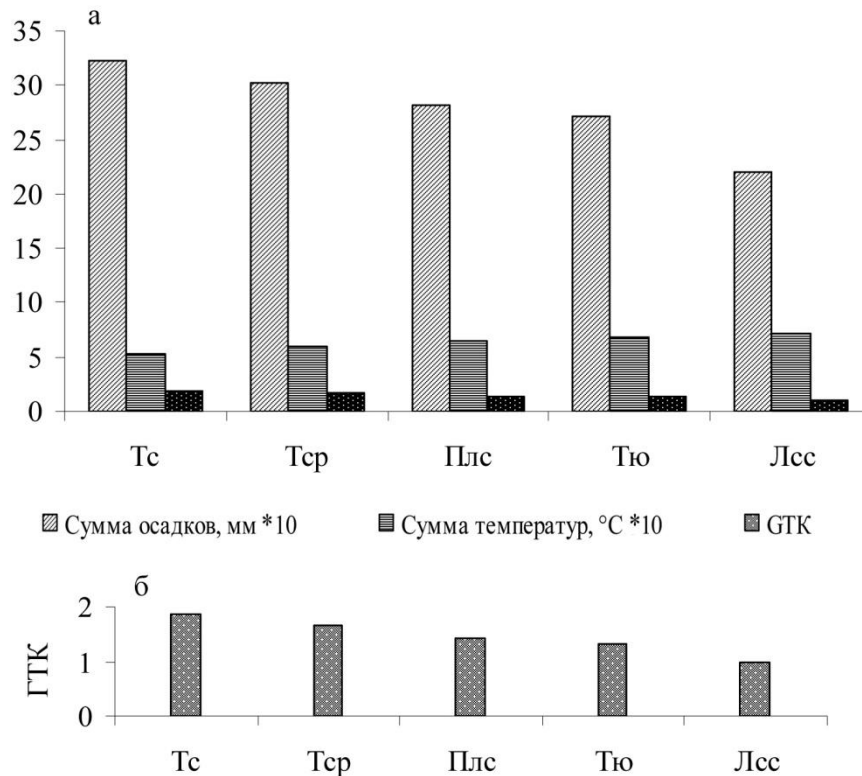


Рисунок 2.2 – Субмеридиональные тренды значений ГТК, суммы осадков и суммы температур воздуха в течение 5 месяцев вегетационного периода (V–IX) в западной части Западной Сибири.

Характерной чертой климата, особенно подзоны предлесостепи, являются частые длительные атмосферные весенне-летние засухи. По В.С. Мезенцеву [1961], подзона средней тайги относится к зоне весьма избыточного увлажнения и недостаточной теплообеспеченности, а предлесостепь – к зоне оптимального увлажнения и теплообеспеченности.

Коэффициенты увлажнения Н.Н. Иванова [1948] оказываются наименьшими в период вылета семян из шишек и их прорастания (май-июнь) и снижаются от 0.75–1.0 в северной тайге до 0.45–0.50 в предлесостепи [Санников, 1992].

2.3. Метеоусловия погоды и лесные пожары. Апериодические циклы сильных засух на юге Западной Сибири способствуют массовым вспышкам пожаров в суходольных сосновых лесах, которые иногда могут распространяться и на заболоченные. Таковы, например, по данным П.И. Чудникова [1930], С.Н. Санникова [1973] и пожарной статистики Тугулымского лесничества обширные пожары 1890, 1911, 1939, 1955, 1975 и 2004 гг. (см. рисунок 2.3).

Исследованиями Тюменской ЛОС ЛенНИИЛХ установлена тесная отрицательная связь ($\eta = 0.80-0.94$) влажности лесной подстилки и мохово-лишайникового покрова с кумулятивным показателем атмосферной засухи (ПЗ), определяемым как сумма произведений температуры воздуха на дефицит его влажности [Захаров, 1983; Захаров и др., 1997]. Показано, что в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном пожары возникают и развиваются при ПЗ, равном 650–700, а на сфагновом верховом болоте при ПЗ в 3–5 раз большем (2000–3000). В связи с этими различиями в скорости «пожарного созревания» зеленых и сфагновых мхов, суходольные сосняки-зеленомошники (а тем более «мелкотравно-зеленомошные») подвержены повторным пожарам в 3–4 раза чаще (в среднем через 20–30 лет), чем сосняки сфагновые на верховых болотах (в настоящее время ориентировочно – через 80–120 лет) [Санников и др., 2004].

В антропогенных лесах Западной Сибири, число и относительная площадь, а также частота повторяемости пожаров в связи с увеличением средних величин ПЗ и плотности населения в подзоне предлесостепи, по сравнению со средней тайгой, возрастает [Захаров, 1983]. Пожароподверженность («горимость») лесов от грозовых пожаров в доисторический период, вероятно, также была выше в предлесостепи, так как число гроз закономерно увеличивается в направлении с севера на юг, что отражено в лесопожарном районировании С.В. Залесова с коллегами [Годовалов и др., 2011]. В настоящее время среднее годовое число пожаров от молний в средней тайге (Конда, 2.0/100000 га/год) в 3–4 раза выше, чем в

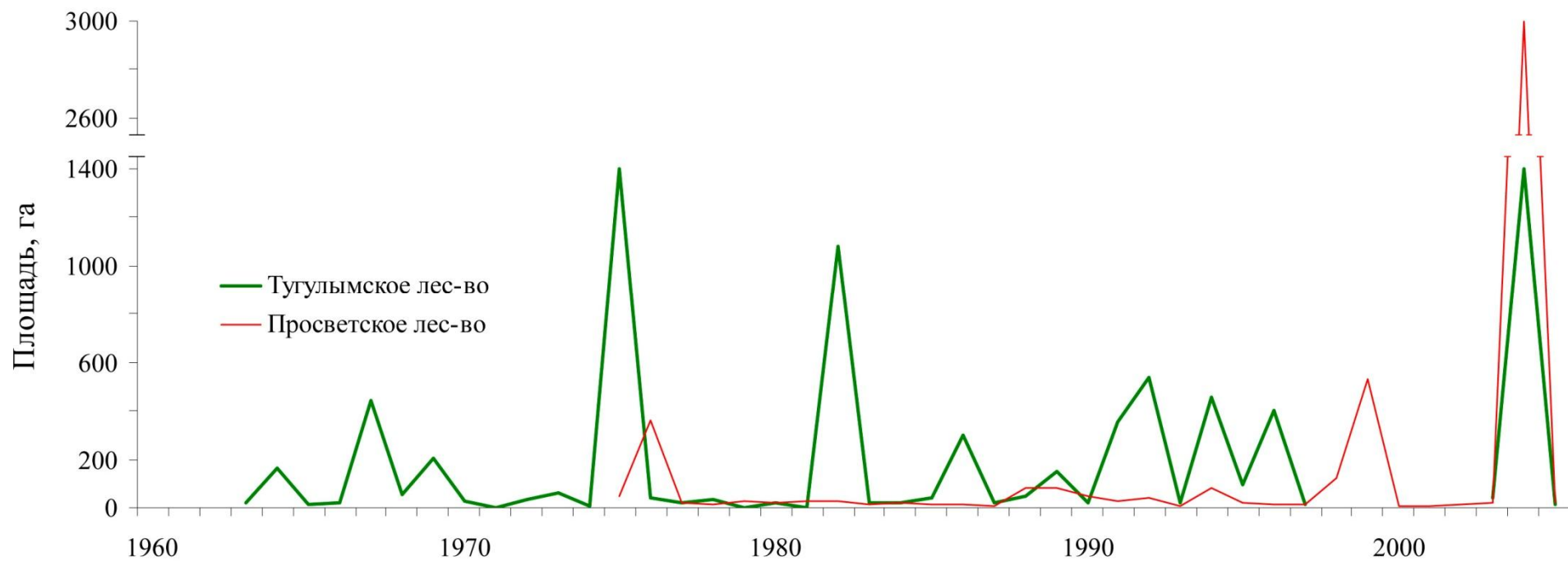


Рисунок 2.3 – Динамика площадей пожаров в лесах Просветского (подзона северной лесостепи) и Тугулымского (подзона предлесостепи) лесхозов.

примечания: Просветское лесничество – Курганская область, Тугулымское лесничество – Свердловская обл.

степной зоне (7.0/100000 га/год [Sannikov, Goldammer, 1996]). Аналогичное повышение числа и площади пожаров ранее установлено В.П. Абрамовым и С.В. Залесовым [2007] в подзонах предлесостепи и лесостепи Тюменской области.

В экосистемах сосновых лесов пожары являются одним из основополагающих эволюционно-экологических факторов развития. Частота и интенсивность пожара определяется спецификой климата региона и типом леса. В лесной зоне Евразии пожары чаще всего возникают в сосняках лишайниковой группы типов леса (в среднем через 20–40 лет), реже в сосняках-зеленомошниках (30–60 лет) и долгомошниках (через 50–80 лет). Самый длинный цикл – в сфагновых сосняках; в среднем он составляет 80–120 лет [Санников, 1992; Санников и др., 2004]. С.Н. Санниковым [1992] отмечалось, что в «девственных» сосняках лишайниковых на островах посреди озер и непроходимых болот в бассейне р. Конды естественный цикл пожаров от молний (в среднем через 63 года) в 2–3 раза больше, чем в антропогенных борах лишайниковых.

Главнейшим типом открытых естественных местообитаний в равнинных сосновых лесах являются сплошные стихийные гари, площадь которых резко превалирует над площадью других открытых экотопов (ветровалов, буреломов и др.). Гари являются одной из наиболее естественной эволюционно обусловленной средой обитания сосны обыкновенной [Санников, 1992]. Работы по региональной классификации гарей начались с середины прошлого века [Мелехов, 1948]. В данной работе мы будем использовать классификацию гарей, разработанную С.Н. Санниковым [Санников, 1992; Санников и др., 2004], построенную в зависимости от степени повреждения древостоя пожаром и учитывающую степень обеспеченности поверхности гари семенами и степень выгорания органогенного напочвенного покрова. Согласно этой классификации, мы считаем «гарью» любой участок леса (покрытый или не покрытый древесным пологом), пройденный пожаром [Санников, 1992; Санников и др., 2004]. От

типа гари зависит успешность и общее направление лесовосстановления и динамика ценоэкосистемы, поэтому к одному типу гари мы относим все участки, сходные по степени нарушения пожаром структуры и конкурентной роли древостоя, общему уровню обсеменения и огневой подготовки напочвенного субстрата [Санников и др., 2004]. С.Н. Санников выделяет 3 основных типа гарей, но в данной работе мы изучали естественное возобновление сосны только на *гари под пологом леса* («stand burn» (Clements, 1910; цитирую по: [Санников, 1992])). Для данного типа гари характерно два подтипа, различающиеся по степени выгорания слоя подстилки, мохового или лишайникового покрова: 1) гарь со средней толщиной недогоревшего (остаточного) слоя подстилки 0–2 см (возникает в результате устойчивого низового пожара), на котором идет достаточно успешное прорастание семян и укоренение всходов древесных растений; 2) гарь с недогоревшим слоем подстилки толщиной более 2 см (возникает после беглого пожара), затрудняющим или исключаящим появление и укоренение всходов [Санников и др., 2004]. Пробные площади, рассмотренные в данной работе, относились, преимущественно, к первому подтипу гари под пологом леса.

Немалую роль в успешном лесовозобновлении сосны играет и тип микробиотопа [Санников, 1992] (или «микросреды»). Тип микробиотопа детерминируется типом напочвенного субстрата, который может резко варьировать и при однородном составе верхнего древесного яруса. В равнинных сосновых лесах в большинстве случаев различают три основных типа микробиотопа, соответствующих трем типам субстратов: 1) ненарушенная грубогумусная подстилка (или моховой, лишайниковый покров); 2) механически «минерализованная» (обнаженная) поверхность почвы; 3) обожженная поверхность подстилки, мохового или лишайникового покрова. В данной работе мы проводим сравнительное изучение естественного лесовозобновления сосны на ненарушенных и обожженных типах микробиотопов в суходольных и болотных сосняках и между ними.

2.4. Геоморфология и рельеф. Крупнейшая аккумулятивная равнина Северной Евразии – Западная Сибирь – возникла на месте обширной тектонической депрессии и мезокайнозойского Карско-Туранского моря в итоге отложения мощной толщи (свыше 1.5 км) осадочных пород [Орлова, 1962; Рихтер, 1963; Куваев, 2001]. В неогене под влиянием изменений климата и трансгрессий-регрессий морей, водной эрозии и переотложения осадков сформировался ее современный выровненный мегарельеф с колебаниями высот над уровнем моря, в основном, в пределах 200–250 м. Исключение представляют собой лишь отдельные предгорные зауральские «цокольные» поднятия или возвышенности трансгрессивного морского (например, Сибирские Увалы) и ледникового происхождения (Люлин-Вор).

Изучавшиеся нами суходольные и верхово-болотные сосновые леса расположены на территории геоморфологической фации (области) надпойменных террас долин двух рек Западной части Западной Сибири – Пышмы (Притоболье) и Конды (Прииртышье). В основном, это – вторые надпойменные террасы высотой 20–30 м, реже первые террасы – 8–12 м над меженным уровнем рек [Долгова, 1954; Архипов и др., 1970; Волкова, 1977; Раковская, 2001]. Геоморфологи называют их «боровыми» террасами, так как на них доминируют сосняки. Нижние слои вторых террас сложены относительно крупнозернистыми, а верхние почвообразующие – средне- и мелкозернистыми песками. Вероятно, в связи со сменой скорости течения флювиогляциальных вод р. Пышмы в восточной части массива преобладают относительно более мелкозернистые, частью перевеянные пески и встречаются эоловые («дюнные») формы рельефа. На них произрастают суховатые и сухие по режиму влажности почвы сосняки бруснично-вересково-зеленомошные и бруснично-лишайниковые [Санников и др., 2014].

С.Н. Санников [1992], обобщая особенности мезорельефа песчаных надпойменных террас рек юга Западной Сибири, отмечает следующее. В целом, он равнинный, плоско-увалистый представляет собой гряды

невысоких (до 10–15 м), с выпуклыми вершинами и пологими склонами, простирающихся вдоль русел рек и разделенных широкими ложбинами древнего стока. В поперечном же направлении они пересечены узкими долинами ручьев и речек – притоков главной реки. В бессточных и слабо проточных суффозионных западинах мезорельефа на перемытых и переотложенных плоских увалах террас на глубоких торфяниках сформировались сосновые леса на верховых болотах.

2.5. Типы и почвы сосновых лесов. Схема географической ординации и классификации типов сосновых лесов Западной Сибири и взаимное положение в ней изучавшихся пар суходольных сосняков бруснично-чернично-зеленомошных и смежных сосняков на верховых болотах багульниково-кассандрово-сфагновых показаны на рисунке 2.4 и в таблице 2.1. Общая характеристика местоположения по мезорельефу, почвенно-гидрологических условий экотопов (типов лесорастительных условий) биогеоценозов и средние параметры таксационно-дендрометрической структуры древостоев, факторов почвенной среды для самосева сосны и подроста в них на пробных площадях приведены в приложении 1, таблице 1.

Кратко рассмотрим их особенности по подзонам и типам леса. Прежде всего, охарактеризуем основные альтернативные различия типов лесорастительных условий между суходольными сосняками бруснично-чернично-зеленомошными и сосняками багульниково-кассандрово-сфагновыми на верховых болотах.

Сосняки бруснично-чернично-зеленомошные, преобладающие в предлесостепи, занимают пологие дренированные склоны увалов песчаных надпойменных террас со свежими, весной периодически влажными подзолистыми почвами [Надеждин, 1960; Зубарева, 1960; Фирсова, 1969; Санников, Санникова, 1985]. При низком содержании физической глины (8–16%), гумуса (1.0–1.2%) и высокой порозности (44–46%) они характеризуются и малой концентрации общего азота (0.07%), P_2O_5 и K_2O – 6

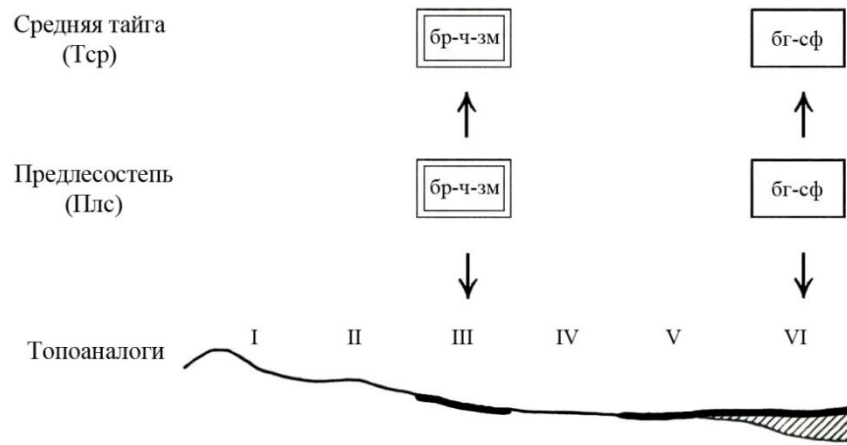


Рисунок 2.4 – Ряды ординации климатически замещающих энтопических аналогичных типов сосновых лесов геоморфологической области надпойменных песчаных террас равнинного Притоболья и Прииртышья.

примечания: I – VI – ряды топоаналогичных типов леса. Группы типов леса: бр-ч-зм – бруснично-чернично-зеленомошный; бг-сф – багульниково-сфагновый. Утолщенные линии – местоположения изучаемых пар типов леса.

мг/100 г почвы, а также Ca+Mg (4 мг/экв) в верхних минеральных горизонтах почвы [Санников, 1992]. Однако, по-видимому, благодаря прослойкам ортзанда и верховодке над ними [Национальный атлас почв, 2011], модальные древостои этого типа леса достигают высоты 25.5 м и запаса стволовой древесины 486 м³ в 100-летнем возрасте, что соответствует II бонитету.

В моховом подъярусе коренных сосняков бруснично-чернично-зеленомошных доминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum undulatum* Ehrh. ex Web. et Molir), а в составе «борового мелкотравья» *Linnaea borealis* L., *Vaccinium vitis idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Lycopodium clavatum* L. [Колесников и др., 1973].

Сосняки багульниково-кассандрово-сфагновые в значительной мере альтернативны соснякам бруснично-чернично-зеленомошным по местоположению в топоэкологическом профиле и почвенно-

гидрологическим условиям (рисунок 2.4). Они занимают сравнительно глубокие, (до 10–15 м и более) бессточные или крайне слабо сточные суффозионные западины мезорельефа. Почвы (вероятно, точнее было бы «почвенные субстраты») – торфяные, формирующиеся на мощных выпуклых олиготрофных торфяниках с грунтовыми водами летом на глубине не более 30–50 см, чисто атмосферного водного питания. Торф светло-бурый слабо разложившийся экстремально кислый (рН – от 3.0 до 3.3) исключительно беден доступными растениям минеральными элементами (обычно химический анализ обнаруживает их ничтожное содержание или «следы») (см. главу 5, таблицу 5.2). Как правило, например, на ключевых объектах Самохваловского болота в Тугулымском лесхозе (Заводоуспенское) минерализованные грунтовые воды недоступны корням растительности, занимающим лишь верхний (максимум 30–40-сантиметровый) слой торфа. Нанорельеф представлен мозаично чередующимися кочками, в которых сосредоточены корни сосны и сопутствующих растений, занимающими 30–50% поверхности пробных площадей, и плоскими микропонижениями.

Видовой состав растений нижнего яруса почти во всех климатически замещающих топоаналогичных сосняках этого типа леса крайне беден и однороден. К числу доминант мохового подъяруса относятся *Sphagnum magellanicum* Brid., *Sph. fuscum* (Schimp.) H.Klinggr. и *Sph. angustifolium* (С.Е.О. Jensen ex Russow) на кочках и *Sph. girgenshnii* Russ., *Sph. warnstorffii* Russ. между ними [Пьявченко, 1967; Маковский, Шадрина, 1972; Маковский, Панова, 1977]. В травяно-кустарничковом покрове преобладают *Ledum palustre* L., *Chamedaphne calyculana* (L.) Moench, *Oxycoccus palustris* Pers.. Характерным («верным») видом является *Andromeda polyfolia* L..

Близко аналогичны описанным выше и различия типов лесорастительных условий (экотопов) суходольных сосняков бруснично-чернично-зеленомошных и сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых в подзоне средней тайги (регионы Урай и Арантур). Здесь в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных также доминируют *Vaccinium vitis idaea*,

Vaccinium myrtillus, *Calamagrostis arundinaceae*, а в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых – *Ledum palustre*, *Chamedaphne calyculana*. Особенностью видового состава фитоценозов верховых болот средней тайги является лишь довольно константная встречаемость голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), которая появляется уже в южной тайге, а также несколько бóльшая встречаемость морошки (*Rubus chamaemorus* L.) которая здесь, в отличие от предлесостепных популяций становится двуполой.

Исследуемые территории в подзоне средней тайги (Урай, Арантур) расположены на озерно-аллювиальной плоско-волнистой заболоченной равнине. Для территории характерна высокая заозеренность и заболоченность. Почвы сильнокислые, ненасыщенные основаниями, мало гумусированные с очень низкой емкостью поглощения и низким содержанием обменных оснований. Преобладают почвы песчаного и супесчаного механического состава.

2.6. Описание ключевых пробных площадей (КПП), (ординация пробных площадей – см. главу 3, таблицу 3.1).

Подзона средней тайги

КПП Тср1–С и Тср1–Б («Арантур»). Исследуемые ПП находятся на территории природного парка «Кондинские озера». Значительные участки здесь были пройдены пожарами еще до образования природного парка. Почти ежегодно отмечаются локальные, небольшие участки возгорания лесов, наиболее частой причиной пожаров являются грозы [Захаров, 1983; Беспалова, 2012]. Наибольшие по площади участки выгорели в летний период 1988 г., когда из-за особых метеоусловий года горели не только сухие сосняки, но и влажные пойменные леса, и торфяные болота [Беспалова, 2002, 2012]. Объектом нашего интереса стали смежные «суходол–болото» сосняки, пройденные одним устойчивым низовым пожаром 24 года назад.

КПП Тср1–С заложена в горелом суходольном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном, по краю гряды переходящей в сосняк

лишайниковый. Возраст «чистого» (10С) сосняка – 140 лет, бонитет III – урожайность семян 292 тыс./га/год, толщина подстилки – 1.5 см, абсолютная полнота равна 10.8 м²/га, относительная – 0.36.

Абсолютным доминантом древостоя является сосна обыкновенная. Под его пологом встречаются подрост сосны (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pubescens* Ehrh.) и осины (*Populus tremula* L.). В травяно-кустарничковом ярусе доминирует брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), кроме того, встречается голубика (*Vaccinium uliginosum*). Моховой ярус представлен плеурозиумом Шребера (*Pleurozium schreberi*). Местами травяно-кустарничковый ярус не выражен. На этих участках почва покрыта хвойным опадом или кустистыми лишайниками рода кладония – лесная, оленья, альпийская (*Cladonia cornuta* (L.) Schaer, *Cl. rangiferina* L., *Cl. alpicola* (Flot.) Vain).

Общая численность подроста сосны составляет 54.5 тыс./га, из них 54% – жизненный. Состав подроста – 10С, средняя высота – 116 см, преобладающий возраст – 20 лет.

Смежная проба КПП Тср1-Б заложена в заболоченном сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом, расположенном в мезопонижении рельефа. Возраст сосняка 135 лет, V бонитет, абсолютная полнота – 1.8 м²/га, относительная – 0.2, урожайность семян – 26 тыс./га/год.

Константным видом фитоценоза является *Pinus sylvestris*. На сухих, явно послепожарных, местах изредка встречается подрост *Pinus sibirica* (Du Tour.). Для зоны экотона характерны единичные экземпляры подроста *Betula pendula*, немногочисленные кустики *Vaccinium vitis-idaea* и обильные заросли *Vaccinium uliginosum*. На сфагновом кочкарнике сформирован кустарниковый ярус с участием багульника (*Ledum palustre*), подбела (*Andromeda polifolia*), кассандры (*Chamaedaphne calyculata*) и клюквы (*Oxycoccus palustris*). На кочках изредка встречается морошка (*Rubus chamaemorus*). Структура мохового покрова слегка дифференцирована: на кочках превалирует *Sphagnum fuscum*, а в понижениях – *Sphagnum magellanicum*.

Общая численность подроста сосны составляет 15 тыс./га, из них 52% является жизненным. Состав подроста – 10С, средняя высота – 113 см, преобладающий возраст – 15–20 лет.

КПП Тср2–С («Урай») заложена в суходольном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном 135-летнего возраста на гари 24-летней давности. Абсолютная полнота древостоя IV бонитета – 19.8 м²/га, относительная полнота – 0.52. Урожайность семян – 225 тыс./га/год, толщина недогоревшего слоя подстилки – 2.1 см.

Основу древостоя на ПП составляет сосна обыкновенная. Во II ярусе изредка встречаются береза повислая, осина обыкновенная и редкий подрост рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). В живом напочвенном покрове среди полукустарников и кустарничков преобладают вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hill) и брусника, изредка встречается голубика и толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.). Травянистый ярус в основной массе представлен вейником наземным. В моховом ярусе доминирует – плеурозиум Шребера, дикранум волнистый (*Dicranum polysetum* Sw.) и политрихум можжевельниковый (*Polytrichum juniperinum* Hedw.).

Общая численность подроста сосны – 27.8 тыс./га, в том числе 47.8% является жизненным. Состав подроста 10С, средняя высота – 144 см, преобладающий возраст 20–22 года.

КПП Тср2–Б («Урай») располагается в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом, заложенном в 150-летнем древостое на гари с давностью пожара 34 года; урожай семян – 45 тыс./га/год. Древостой относится к Vб бонитету, абсолютная полнота – 2.3 м²/га, относительная – 0.25. Как и на суходоле, в древостое преобладает сосна обыкновенная. В моховом ярусе доминируют виды *Sphagnum*, в травяно-кустарничковом – мирт болотный, багульник, подбел обыкновенный, клюква болотная.

Общая численность подроста (10С) – 19 тыс./га, 43.6% – жизненного, средняя высота – 102 см, преобладающий возраст – 26–33 года.

Подзона предлесостепи

Ключевые пробные площади в подзоне предлесостепи заложены на Заводоуспенском лесоболотном стационаре и смежном с ним суходольном сосняке. Возраст пирогенного древостоя 125 – 200 лет, повторно данная территория была пройдена устойчивым низовым пожаром 34 года назад.

КПП Плс3–С. Суходольный биогеоценоз представлен сосняком бруснично-чернично-зеленомошным. Древостой II бонитета с урожаем семян 309 тыс./га/год, абсолютная полнота – 36.7 м²/га, относительная – 0.80, толщина подстилки – 2.5 см, в том числе недогоревшей.

Древостой (10С) 125-летнего возраста. Состав травяно-кустарничкового яруса более богатый, по сравнению со средней тайгой. В кустарничковом ярусе преобладают брусника, черника (*Vaccinium myrtillus*), вереск обыкновенный, зимолюбка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton). Травянистый ярус типичен для сосновых боров предлесостепи и состоит из вейника наземного, купены лекарственной (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce), кошачьей лапки (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn), вероники колосистой (*Veronica spicata* L.), лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.)). Кроме того, довольно часто встречаются ястребинка (*Hieracium* sp.), прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Jus), смолевка поникшая (*Silene nutans* L.), фиалка собачья (*Viola canina* L.), на опушке леса – ортилия однобокая (*Ortihilia secunda* L.) и земляника лесная (*Fragaria vesca* L.). Абсолютным доминантом среди мхов является *Pleurozium schreberi*. На более открытых участках встречается *Dicranum undullatum* и *Polytrichum juniperum*. По сравнению со средней тайгой увеличивается состав плаунов и хвощей: плаун булавовидный, плаун сплюснутый, хвощи зимующий и лесной (*Lucopodium clavatum*, *L. complanatum* L., *Equisetum hyemale* L., *E. sylvaticum* L.) [Чучалина, Санникова, 2013].

Общая численность подроста сосны составляет 42.5 тыс./га, из них жизненного – 20%. Состав подроста – 10С, средняя высота – 129 см, преобладающий возраст – 27–33 лет.

КПП Плс5–Б. Пробная площадь заложена на Самохваловском верховом болоте на гари 34-летней давности в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом Vб бонитета. Это – типичное западносибирское олиготрофное сосново-кустарничково-сфагновое болото («рям») площадью около 1100 га [Панова, 1996; Панова и др., 1996]. Средняя глубина торфяной залежи – 3.2 м [Панова, 1996], максимальная – 8.25 м [Панова, Антипина, 2011]. Палинологические исследования торфяной залежи показали, что возраст болота – около 10 тыс. лет [Захаров и др., 1997; Панова, 1996]. Возраст древостоя 200 лет, семеношение – 62 тыс./га/год, абсолютная полнота – 2.7 м²/га, относительная – 0.19.

В древостое абсолютно доминирует сосна. Среди кустарничков и полукустарничков преобладают: хамедафна, багульник, изредка встречается брусника.

Общая численность подроста сосны – 61 тыс./га, в том числе 29.5% жизненного. Состав подроста – 10С, средняя высота – 121 см, преобладающий возраст – 27–32 года.

КПП Плс2–С («Алешинский кордон»). Проба заложена в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном на гари 10-летней давности. Сосняк II бонитета, 170-летнего возраста с обильным семеношением – 605 тыс./га/год и толщиной недогоревшей подстилки всего 1.4 см. Абсолютная полнота – 39.9 м²/га, относительная – 1.13, состав 10С.

В моховом ярусе доминируют *Pleurosium schreberu*, *Dicranum undulatum*, после пожара – *Polytrichum juniperum*, *Pol. piliferum* (Hedw.). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника, черника, плаун сплюснутый, вейник тростниковидный, грушанка однобокая (*Ramischia secunda* (L.) Garcke.), зимолюбка зонтичная, герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), лапчатка прямостоячая и др.

Общая численность подроста сосны составляет 320 тыс./га, из них 51% – жизненного. Состав подроста – 10С, средняя высота – 99 см и преобладающий возраст 8–10 лет.

КПП Плс4–С («Заборский кордон»). Проба заложена в послепожарном одновозрастном чистом сосняке бруснично-чернично-зеленомошном 80-летнего возраста II бонитета. Его семеношение – 456 тыс./га, толщина подстилки – 7.8 см. Абсолютная полнота – 21.1 м²/га, относительная – 0.51.

В моховом ярусе доминируют плеурозиум Шребера и дикранум волнистый, но местами травяно-кустарничковый ярус не выражен. В живом напочвенном покрове доминируют вейник наземный, земляника, брусника, черника, костяника, зимолюбка и линнея северная.

Состав подроста – 5С5Е: общая численность сосны и ели составляет 0.8 тыс./га, из которых здорового только 50%. Средняя высота и преобладающий возраст подроста сосны – 20 см и 10 лет, ели – 126 см и 30 лет соответственно.

КПП Плс2–Б («Теплое»). Сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый 120-летнего возраста, Vб бонитета был пройден двумя пожарами – 34 года и 5 лет назад, но 34-летний подрост практически весь погиб при пожаре 2012 года. На данной пробе мы оценивали начальные стадии возобновления сосны на верховом болоте. Урожай семян – 110 тыс./га, абсолютная полнота – 4.7 м²/га, относительная – 0.32.

Доля огневой минерализации сфагнового покрова составила 49%, остальное по площади занимают мхи. Среди них характерна высокая доля пирогенного кукушкиного льна – 18%. Среди кустарничков лидируют хамедафна и багульник, высота которых колеблется в среднем около 30 см, но иногда достигает и 47 см, затем в порядке убывания доли участия идут клюква, морошка и брусника.

Общая численность подроста сосны составляет 98 тыс./га, из них 45% является жизненным. Состав подроста – 10С, средняя высота – 15 см, преобладающий возраст 2–3 года.

ГЛАВА 3. КЛАССИФИКАЦИЯ БИОТОПОВ, ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Методические принципы. Методические принципы мы понимаем как основные методические подходы к планируемому исследованию в целом, определяющие выбор и организацию (схему сравнения) всей системы объектов изучения, направлений и конкретных методов их сравнительного количественного анализа.

Основными методическими подходами (принципами) сравнительного эколого-географического изучения влияния низовых пожаров и конкуренции древостоев на естественное возобновление ценопопуляций сосны обыкновенной на суходолах и смежных верховых болотах подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири служили:

1. *Лесотипологический (парный)* – сравнительный анализ влияния пожаров на структуру и семеношение древостоев, факторы почвенной среды и параметры самосева и подроста сосны *в парах ее ценопопуляций, относящихся к биогеоценозам на верховом болоте и смежном суходоле.*

2. *Ценопопуляционно-микрэкосистемный* – математико-статистический анализ влияния пожаров и хорологических (микротерриториальных) изменений полноты и факторов конкуренции древостоя-эдификатора сосны на факторы среды и возобновление ценопопуляций сосны *в пределах отдельных биогеоценозов* [Санникова, 1992].

3. *Эколого-ценогеографический* – сравнительный анализ влияния пожаров, полноты и конкуренции древостоя на семеношение и естественное возобновление ценопопуляций сосны *в зонально замещающих топоэкологически аналогичных типах леса* [Санников, 1974, 1992].

4. *Сравнительный эколого-динамический* – изучение влияния давности пожара на восстановительную динамику, возрастную структуру и жизнеспособность подроста сосны в двух альтернативных эколого-динамических рядах возобновления и развития биогеоценозов (ЭДР БГЦ) – *послепожарном*

(пирогенном) и давно негорелом (апирогенном) – в пределах каждого из изучаемых типов коренных лесов в сосняках на суходолах и верховых болотах.

3.2. Классификация и географическая ординация типов местообитаний.

Как установлено исследованиями С.Н. Санникова [1970а, в, 1992, 2009; и др.], в пределах одного коренного типа леса и даже биогеоценоза сосновых лесов в зависимости от типа и интенсивности лесоразрушающего агента (пожар, ветровал, рубка, энтомоинвазия и т. д.) складываются качественно разные сочетания факторов-детерминантов сохранности древостоя, обсеменения («инсеминации») и подроста главного вида, а также типа почвенного субстрата для появления, выживания и роста самосева. Поэтому в пределах одного коренного типа леса возникает несколько разных по видовому составу древостоя и фитоценоза эколого-динамических рядов возобновления и развития производных биогеоценозов [Санников, 1970б; Иванова, 2004, 2009; Цветков, 2009]. Таким образом, согласно концепции С.Н. Санникова [1970в, 1992, 2009; Санников и др., 2014, 2017], тип леса это – не просто один монолинейно развивающийся восстановительно-возрастной ряд биогеоценозов в рамках какого-либо типа лесорастительных условий, как это принято в генетической лесной типологии Б.А. Ивашкевича [1933] – Б.П. Колесникова [1956]. Как тип лесной экосистемы, развивающийся в пределах одного типа лесорастительных условий (эко топ), он в то же время представляет собой множество альтернативных хронологически резко обособленных эколого-динамических рядов дивергенции и конвергенции различных по видовому составу биогеоценозов, на которые аperiodически «расщепляется» под влиянием стихийных или антропогенных экологических катастроф (пожаров, ветровалов, энтомоинвазий, рубок, раскорчевок, осушения и т. д.).

В плане данной диссертации, учитывая ведущую роль пожаров в возобновлении сосновых лесов, показанную ранее большинством исследователей [Тюрин, 1925; Чудников, 1931; Корчагин, 1954; Шиманюк, 1955; Молчанов, Преображенский, 1957; Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992; и др.],

необходимо и достаточно в каждом коренном типе леса выделить два основных альтернативных по условиям возобновления и восстановительно-возрастной динамике эколого-динамических ряда – пирогенный (послепожарный) и апиогенный (длительно беспожарный).

Стационарными исследованиями в Припышминских борах-зеленомошниках установлено также, что в пределах каждого пирогенного или апиогенного динамического биогеоценоза обычна мозаика небольших участков, качественно различных по типу напочвенного субстрата – ненарушенного мохового покрова, хвоевой подстилки или механически обнаженного минерального горизонта почвы [Санников, 1965, 1992; Санников, Санникова, 1985]. Показано, что по сочетанию и динамике всех факторов «микросреды» для самосева – почвенных, экоклиматических, фито-, зоо-, мико- и микробиоценологических, – они представляющих собой качественно различные типы микробиотопов. Различия между ними как по факторам среды, так и по численности и росту всходов сосны и других хвойных видов на порядок больше, чем даже между однородными типами субстратов в смежных типах леса [Санников, 1965; Санников и др., 2012].

В общем, в соответствии с задачами данной диссертационной работы нами применена трехступенчатая классификация типов биотопов структуры и естественного возобновления ценопопуляций сосны под пологом леса [Санников, 1992; Санников и др., 2000, Санников С.Н., Санников Д.С., 2015]: 1. Коренной тип сосновых лесов. 2. Эколого-динамические ряды возобновления и развития биогеоценозов (ЭДР БГЦ): 1) послепожарный (пирогенный) ЭДР БГЦ (условно – «гарь») и 2) длительно беспожарный (апиогенный) ЭДР БГЦ («негарь»), не затронутый пожаром, как минимум, в последние 50 лет. 3. Тип микробиотопа, определяемый преобладанием альтернативного типа субстрата для прорастания семян и развития самосева: 3а – естественного ненарушенного живого и мертвого напочвенного покрова (мохового, лишайникового, подстилки) или 3б – его достаточно интенсивно обожженного слоя (на суходоле, выгоревшего не менее, чем на 50% исходной толщины (с толщиной органического недогоревшего слоя менее 2.0 см).

В качестве лесотипологической основы сравнительного эколого-географического изучения структуры и возобновления ценопопуляций сосны на болотах и суходолах лесной зоны Западной Сибири нами принята географическая ординация шести рядов зонально-климатически замещающих топологически аналогичных типов сосновых лесов подзон предлесостепи (подтайги) и средней тайги, разработанная С.Н. Санниковым [Санников, 1974, 1992, 2009]. Для сопоставления параметров структуры, конкуренции, и семеношения древостоев, а также факторов почвенной среды и самосева сосны в схему парного сравнительного анализа (таблица 2.1) в обеих подзонах включены, с одной стороны, сосновые леса VI ряда топоэкологически аналогичных типов леса – сосняки багульниково-кассандрово-сфагновые Vб бонитета на верховых болотах, а с другой стороны, – сосняки бруснично-чернично-зеленомошные III ряда топоаналогов на смежных суходолах (рисунок 3.1).

3.3. Система пробных площадей. Ключевые пробные площади (КПП) на основе микроэкосистемного подхода заложены парами – одна на олиготрофном верховом болоте (тип леса – «сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый»), а другая, по возможности, на непосредственно смежном суходоле («сосняк бруснично-чернично-зеленомошный»). Каждая ПП размещена в пределах одного биогеоценоза в спелых «чистых» по видовому составу (10С) древостоях 80–170-летнего возраста преимущественно, наиболее часто встречающейся полноты (0.7–0.9 на суходоле и 0.3–0.5 на верховом болоте) площадью от 0.5 до 0.7 га.

Всего заложено 9 КПП, в том числе 5 в подзоне предлесостепи и 4 в подзоне средней тайги. Кроме того, для выявления возрастных тенденций послепожарного возобновления сосны в связи с увеличением давности пожаров на основе изучения средних параметров структуры и семеношения древостоев, факторов почвенной среды и подроста заложено 6 дополнительных пробных площадей (ДПП) (таблица 3.1).

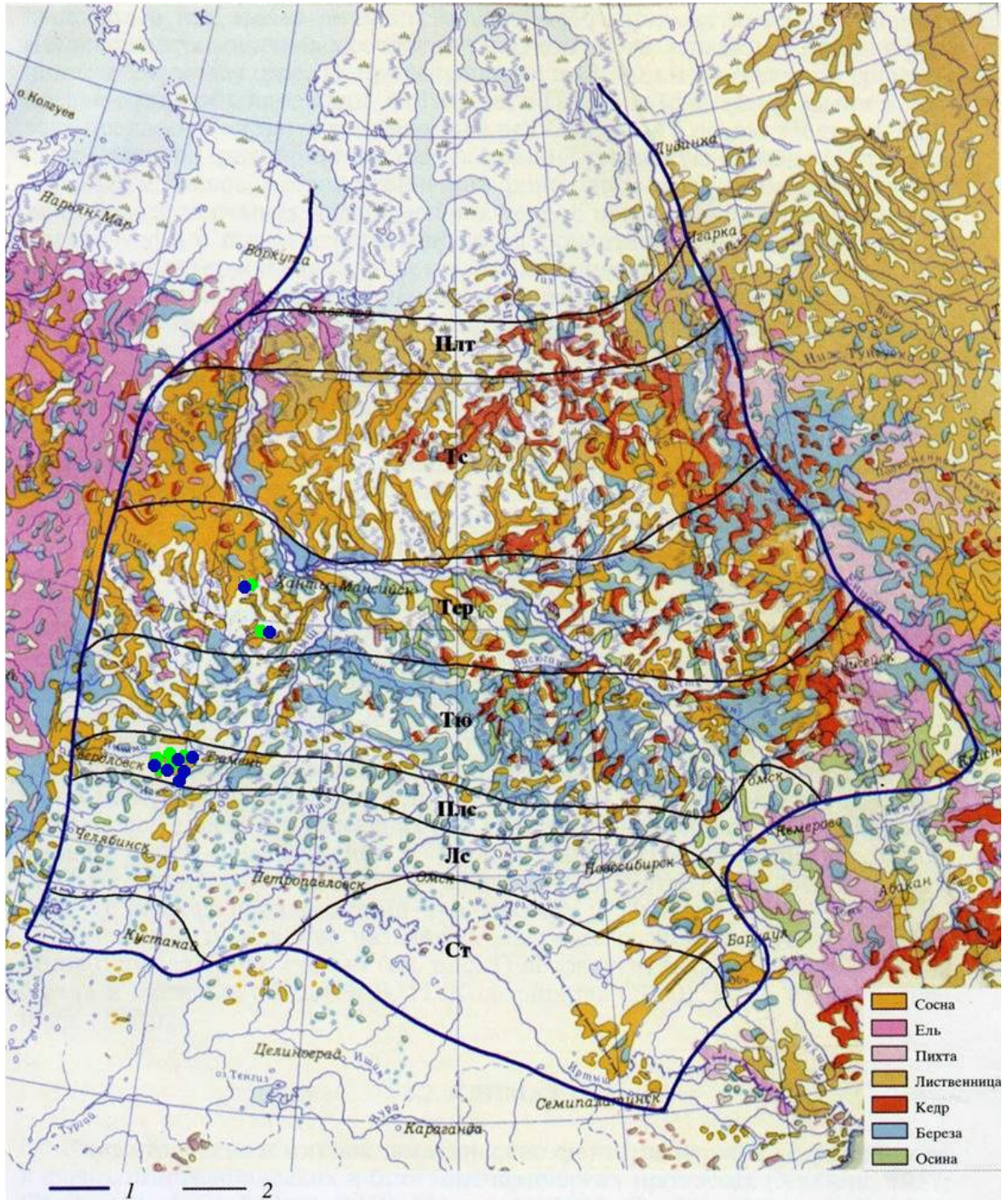


Рисунок 3.1 – Карта-схема размещения пробных площадей на территории Западной Сибири. Зеленый цвет – сосняки бруснично-чернично-зеленомошные, синий цвет – сосняки багульниково-кассандрово-сфагновые. 1 – границы Западной Сибири; 2 – границы зон и подзон. Плт – предлесотундра, Тс – тайга северная, Тср – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лс – лесостепь, Ст – степь [по Санникову и др., 2004].

Таблица 3.1 – Географическая и экологическая ординация пробных площадей.

Подзона	Эколого-динамический ряд биогеоценозов							
	на суходолах (с. бр-ч-зм)				на верховых болотах (с. бг-кс-сф)			
	апирогенный		пирогенный		апирогенный		пирогенный	
	Дп	тип ПП	Дп	тип ПП	Дп	тип ПП	Дп	тип ПП
Предлесо- -степь	80 Збк	КПП Плс4-С*	6 Ак	ДПП Плс1-С*	170 Смх	ДПП Плс6-Б*	4 Смх	ДПП Плс1-Б*
	135 Зус	ДПП Плс5-С*	10 Ак	КПП Плс2-С*			5 Тпл	КПП Плс2-Б*
			34 Зус	КПП Плс3-С*			9 Бахм	ДПП Плс3-Б*
							18 Ерш	ДПП Плс4-Б*
							34 Смх	КПП Плс5-Б*
Тайга средняя			24 Аран- тур	КПП Тср1-С*			24 Аран- тур	КПП Тср1-Б*
			24 Урай	КПП Тср2-С*			34 Урай	КПП Тср2-Б*

Примечание. КПП – ключевые пробные площади; ДПП – дополнительные пробные площади; с. бр-ч-зм – сосняк бруснично-чернично-зеленомошный; с. бг-кс-сф – сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый; Дп – давность пожара, лет; Зус – Заводоуспенское; Збк – бывший Заборский кордон; Ак – бывший Алешинский кордон, Талицкое лес-во; Тугулымское лес-во; Смх – болото Самохваловское; Тпл – болото Теплое; Бахм – болото Бахметское, НПП "Припышминские боры"; Ерш – болото Ершинское; Урай –ПП, заложенная в под г. Ураем, ХМАО; Арантур – ПП, заложенная на территории ПП "Кондинские озера", ХМАО; * – условное обозначение для каждой данной ПП (см. приложение, таблица 1).

3.4. Методы исследований.

3.4.1. Ценопопуляционно-микроэкосистемный анализ. В качестве основного методического принципа для сравнительного количественного изучения влияния низовых пожаров и других ведущих экологических факторов на успешность естественного возобновления ценопопуляций сосны в сосняках на верховых болотах и смежных суходолах применен ценопопуляционно-микроэкосистемный подход и соответствующая система методов, детально разработанные Н.С.

Санниковой [1979, 1984, 1992, 2003; и др.]. С этой целью на 9 ключевых пробных площадях в подзоне предлесотепи и двух в подзоне средней тайги применены следующие методы, широко апробированные ранее при изучении естественного возобновления под пологом сосновых, еловых и кедровых лесах Западной Сибири и Урала, а также в пихтовых лесах Украинских Карпат [Санникова, 1984; Санников, Санникова, 1985; Санникова, Локосова, 2001; Парпан, 2004; Санникова и др., 2012; и др.].

Сущность микроэкосистемного подхода Н.С. Санниковой [1984, 1992, 2003] заключается в математико-статистическом анализе (в пределах отдельных лесных биогеоценозов) связей между изменениями (по возможности, в максимально широком диапазоне) параметров полноты и конкуренции древостоя-эдификатора, с одной стороны, и факторов среды, структуры, роста и жизненности самосева и подроста сосны, с другой. Этот принципиально новый (по сравнению с традиционными) подход в лесной экологии и биогеоценологии позволяет на количественном уровне выявить и математически формализовать влияние факторов структуры, конкуренции и семеношения древостоя, а также факторов почвенной среды на успешность возобновления ценопопуляций главного лесобразующего вида.

С этой целью на ПП закладывали серию (30–80) учетных площадок, каждая из которых теоретически (виртуально) представляет собой вертикальную цилиндрическую «высечку» из лесного биогеоценоза, которая характеризуется некоторой спецификой структуры и взаимоотношений древостоя, подроста и их среды и может рассматриваться как элементарная структурно-функциональная часть биогеоценоза – «микроэкосистема» [Санникова, 1992].

Изучение структуры и семеношения древостоев. На каждой из КПП и ДПП систематически выборочно – на расстоянии 10–15 м друг от друга (иногда с частичным перекрытием) заложена серия 30–40 круговых учетных площадок (рисунок 3.2). Радиус круговых площадок принят равным 10 м на суходоле и 5 м на верховом болоте; он близок средней длине главных латеральных корней деревьев II класса роста (в спелых древостоях). На каждой круговой учетной

площадке выполнен сплошной перечет древостоя и измерены следующие параметры всех живых деревьев: диаметр ствола (на высоте 1.3 м с точностью 1 см), расстояние от центра площадки (с точностью 10 см). По данным перечета деревьев на каждой площадке определены параметры плотности («густоты») древостоя (числа деревьев на 1 га) и абсолютной полноты древостоя (суммы площадей сечений стволов деревьев на высоте 1.3 м, м²/га). Всего обмерено около 5000 деревьев на учетных площадках.

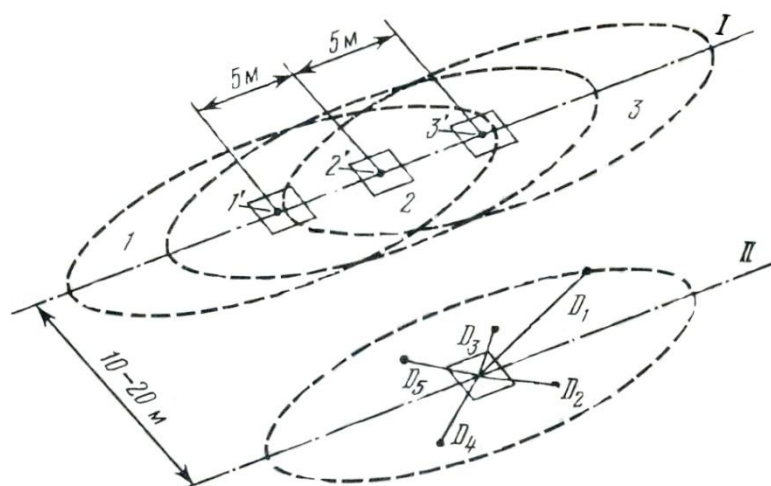


Рисунок 3.2 – Схема размещения учетных площадок на пробной площади.

примечание: I, II – трансекты; 1, 2, 3 – круглые площадки для учета древостоя; 1', 2', 3' – квадратные микроплощадки для учета подроста и факторов среды; D1, D2, D3, D4, D5 – расстояния от центра площадок до деревьев (по Н.С. Санниковой, [1992]).

Для расчета индекса корневой конкуренции древостоя (который, по Санниковой [1992], определяется $\sum Zv/D$ как сумма отношений текущего годовичного прироста Zv стволов всех деревьев на каждой учетной площадке к расстояниям от них, расположенных в ее центре особей подроста или других изучаемых растений, (D), на КПП определены следующие параметры. У 30 модельных деревьев сосны, отобранных из пяти ступеней толщины ствола, измерена высота ствола (высотомерами Silva (Sight Master и Clino Master) и лазерной рулеткой Ultra meter (с точностью до 20 см). Построена кривая высот деревьев в зависимости от диаметра их ствола. Затем у 30 деревьев, по высоте близких к кривой высот, приростным буравом на высоте ствола 1.3 м взяты керны

для определения его радиального прироста по диаметру за 5 лет и прироста по толщине его сечения. По полученным данным подобрана соответствующая местная объемная таблица и определены текущий прирост всех деревьев на учетных площадках по объему [Смолоногов и др., 1970; Гальперин, Соколов, 1971; Изюмский, 1972; Никитин, Швиденко, 1978; Гальперин, Коростелёв, 1981; Антанайтис, Загреев, 1982], а также и суммы их отношений к соответствующим расстояниям до центра учетной площадки, т. е индекс корневой конкуренции всего древостоя (для каждой круговой учетной площадки): $I_{ккд} = \sum Zv/D$.

Количественная оценка структуры, корневой и световой конкуренции. Для выявления и оценки количественных математико-статистических связей параметров семеношения и среды подроста сосны с факторами абсолютной полноты и конкуренции древостоя-эдификатора использованы методы парного и корреляционного анализа [Лакин, 1980]. Их применение возможно на основе принципов ценопопуляционно-микроэкосистемного подхода, а также комплекса индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя сосны обыкновенной [Санников, 1992; Санникова и др., 2012].

Индекс корневой конкуренции дерева ($I_{ккд}$) в соответствии с принципами микроэкосистемного подхода [Санникова, 1992, 2003] по отношению к растениям подроста сосны (или любых других корнеобразующих растений нижнего яруса, за исключением мхов и лишайников) вычисляется в точках размещения оснований стеблей изучаемых растений с помощью градиентного экофизиологического индекса Zv/D , где Zv – средний годичный прирост ствола дерева по объему в последние 5 лет (дм³/год); D – расстояние от ствола (м) [Санникова, 1992]. Данный индекс характеризует общую конкурентную мощность дерева, аллометрически отражая прирост всех других фракций дерева (в том числе корней), а также общее потребление элементов почвенного питания и влаги [Санникова, 1992; Романов, 2000]. Кроме того, отношение к D отражает статистически достоверно установленное гиперболическое уменьшение насыщенности верхнего слоя почвы сосущими корнями дерева по мере удаления от его ствола [Санникова, 1979]. Индекс корневой конкуренции ($I_{ккд}$) всех

окружающих деревьев, достигающих экземпляра подроста (в центре круговой учетной площадки), вычислен как сумма индексов ($I_{ккд}$) этих деревьев – $\sum Zv/D$ на каждой КПП [Санников, Санникова, 1985; Санникова, 1992, 2003].

Индекс конкуренции древостоя за ФАР (или «световой конкуренции», $I_{скд}$), т. е. поглощения («перехвата») фотосинтетически активной радиации (ФАР) пологом крон и стволами древостоя, определен как разность $ФАР_{п} - ФАР$, %; где $ФАР_{п}$ – полная ФАР открытого места (100%), $ФАР$ – относительная ФАР (%) под пологом древостоя на высоте (h) размещения терминальной почки главного осевого побега подроста.

Для расчета совместного влияния корневой и световой конкуренции был введен комплексный эмпирический **интегральный индекс** корневой и световой конкуренции древостоя ($I_{кскд}$) по отношению к растениям нижнего яруса, который определен как произведение $I_{кскд} = I_{ккд} \times I_{скд}$. В качестве «фитометра», отражающего величину интегральной экофизиологической реакции угнетения (задержки роста и развития) особей подроста на конкуренцию со стороны древостоя, применены параметры текущего годичного прироста его терминальных побегов главной оси у модельных растений [Санникова и др., 2012].

Измерение ФАР. На всех учетных площадках в пасмурный день с облачностью 10 баллов с помощью люксметра «ТКА ПКМ (31)» максимально синхронно выполняли измерения интенсивности общей фотосинтетически активной радиации (ФАР), которые выражали в процентах от интенсивности света на ближайшем открытом месте. Измерения проводили в 12–14 часов дня на высоте расположения терминальных почек главной оси среднего по высоте экземпляра подроста [Санникова, 1992].

Семеношение древостоя изучено в основном по методу Я. Лехто [Lehto, 1956]. С этой целью на каждой микроплощадке размером 1×1 м (в центрах всех круговых учетных площадок КПП) учтено количество необгоревших шишек сосны, опавших на поверхность почвы после пожара. Средний годовой урожай полных семян сосны на 1 га древостоя определен как произведение их числа

(определенного, как минимум, в 20–25 шишках, собранных с 10–15 деревьев на каждой ПП) на среднее годовое количество шишек за послепожарный период. Давность пожара в трехкратной повторности на каждой пробной площади определена по числу послепожарных годовых колец на поперечном срезе пирогенного каллуса пожарных ран деревьев.

На давно негорелых участках сосняков бруснично-чернично-зеленомошных среднегодовое общее число опавших неразложившихся шишек (с неотделенными семенными чешуями) разделено на ориентировочный период их разложения до этой стадии – 18 лет [Санникова, 1984].

На интенсивно прогоревших участках относительно «свежих» (до 5–8-летней давности) гарей в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых шишки учтены по методу Я. Лехто [Lehto, 1956], а в давно негоревших древостоях Vб бонитета (высотой до 5–6 м) – подсчитаны визуально на 30 средних по диаметрам ствола деревьях на каждой ПП.

Сравнительный анализ лабораторной всхожести семян сосны с суходолов и смежных верховых болот проведен путем проращивания их по стандартной методике в чашках Петри в термостате при температуре 20 °С [ГОСТ 13056.6–97].

3.4.2. Изучение факторов напочвенной среды самосева. Комплекс параметров напочвенной среды для самосева и подроста сосны – тип субстрата, а на суходоле и его толщина; ФАР; проективное покрытие доминант мохового и травяно-кустарничкового покрова и крон подроста сосны и сопутствующих видов определен на «микроплощадках» размером 1×1 м, расположенных в центрах всех круговых учетных «макроплощадок».

Как на суходоле (в типе леса «сосняк бруснично-чернично-зеленомошный»), так и на верховом болоте (тип леса «сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый») на каждой микроплощадке выделена и учтена относительная площадь двух типов напочвенного субстрата для возобновления сосны: ненарушенный пожаром моховой («негаревой») или обожженный им («гаревой»). Определение доли (%) этих экологически альтернативных типов субстрата и микробиотопа [Санников, 1965; Санникова, 1984; Санников,

Санникова, 1985] выполнено с помощью портативной 25-клеточной сетки Раменского (размером 1×1 м) с точностью по шкале 4%. Кроме того, на суходоле на каждой микроплощадке на вертикальном срезе лесной подстилки измерена линейкой (с проверкой по электроизмерительному прибору; Н.С. Санниковой, [1984]) средняя толщина ее недогоревшего слоя.

Относительная площадь огневой минерализации живого и мертвого органического покрова (ОМ) определена как средняя доля (%) площади учетных микроплощадей, затронутой его интенсивным выгоранием, по отношению к их общей площади. Об интенсивности низового пожара на суходоле судили по степени выгорания органического субстрата, т.е. по толщине его недогоревшего слоя. К пожарам высокой интенсивности условно отнесены оставшийся недогоревшим органогенный слой субстрата толщиной до 1.5 см, средней интенсивности – 1.5–2.5 см, и низкой – более 2.5 см. Кроме того, критерием интенсивности пожара служила средняя высота нагара на стволах деревьев [Курбатский, 1962; Залесов, 1998].

Поскольку толщину выгорания сфагнового покрова на верховых болотах определить крайне трудно, основным критерием степени огневой минерализации во время пожара служила ее относительная площадь (ОМ, %). На учетных площадках она тесно связана с проективным покрытием пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum*), которые в первые 3–5 лет после пожара почти полностью доминируют на участках интенсивно выгоревших сфагновых мхов [Боч, Мазинг, 1979; Чумаков, 2013]. Поэтому параметр огневой минерализации поверхности горелого субстрата на горях с давностью не более 10 лет на верховых болотах определен нами на всех учетных площадках (1×1 м) по проективному покрытию пирогенных политриховых мхов.

Различия динамики влажности ненарушенного и обожженного мохового субстрата на суходоле и смежном верховом болоте изучена экспериментально (см. главу 7) с помощью оригинального полевого метода их быстрого взвешивания (на электронных весах) в «лизиметрах», заполненных верхним 2–4-

сантиметровым субстратом, площадью 93 см². Экологическая оценка градиентов среды дана по показателям относительной интегральной эффективной влажности (ОИЭВ, %, по: [Санникова, 1984]) по отношению к оптимальной за 15-дневный период прорастания семян сосны, установленной нами по данным лабораторного опыта (см. главу 7). Кроме того, сравнительные однократные определения объемной влажности верхнего 2-сантиметрового слоя ненарушенного мохового покрова выполнены в ходе летних экспедиционных работ.

Градиенты температурного режима зеленомохового покрова на суходоле и сфагнового покрова на кочках на глубине 10–15 см выявлены с помощью термодаталоггеров (iButton Data Loggers (iBDL)).

На ключевом стационарном объекте в лесоболотном ландшафтном заказнике "Самохваловское болото" (Тугулымское лесничество) нами проведено определение градиентов физических свойств (объемная масса, порозность, влажность, температура) и некоторых химических параметров (рН, зольность) 10–15 см корнеобитаемого слоя минерального горизонта почвы на суходоле и торфяного субстрата на верховом болоте. Для средней градиентной оценки некоторых факторов напочвенной среды всходов и подроста составлены таблицы, в которых оценка достоверных различий параметров проведена с помощью критериев Стьюдента (t_{st}) и уровня достоверности полученных регрессионных связей (p).

3.4.3. Фитоценотическая конкуренция растений нижнего яруса. На всех учетных микроплощадках КПП по сетке Раменского, а на ДПП визуально определены параметры проективного покрытия доминирующих видов мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hyloconium splendens*, *Dicranum undulatum* на суходолах и *Sphagnum angustifolium*, *Sph. magellanicum*, *Sph. fuscum*, *Sph. girgensohnii* – на болотах), а также травяно-кустарничкового покрова (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Chimaphila umbellata*, *Lycopodium clavatum*, *Calamagrostis arundinacea* и др. – на суходолах и *Ledum palustre*, *Chamedaphne calyculata*, *Охусoccus palustris* и др. – на болотах).

В специальной серии полевых опытов на Исетском верховом болоте (сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый Va бонитета) изучены режим ФАР, проращение семян, рост и выживание проростков сосны, заделанных на различную глубину (до 6 см) в сфагновый субстрат, по сравнению с текущим приростом мхов.

3.4.4. Изучение динамики численности, роста, возрастной структуры и жизненности подроста. На каждой микроплощадке как КПП, так и ДПП проведен тщательный поиск всходов и подроста сосны и сопутствующих видов древесных растений. Всходы и подрост до 5-летнего возраста сгруппированы и учтены по типам субстрата – моховой ненарушенный, обожженный мох (подстилка), минерализованный (механически обнаженный). У каждого экземпляра подроста (или группы одновозрастных всходов с указанием ее численности) определены возраст (лет), высота (см) и годовые приросты главного терминального побега (см) за последние 3–5 лет, жизнеспособность, диаметр кроны и вероятные факторы заболевания или отпада. Жизнеспособными, в отличие от угнетенных и больных считали особи с текущим годовым линейным приростом стволика не менее 5% от его общей высоты [Злобин, 1970; Санников, 1992], кроме показаний численности (плотности) подроста вычислен также коэффициент «встречаемости» (C_v , %) и выживания. Параметр жизнеспособности (жизненности) подроста определен как отношение Zh/H , (%), где Zh – средний годовой прирост его терминальных побегов (за 3 года), H – общая высота стволика.

3.5. Статистическая обработка результатов. Микроэкосистемный подход к изучению структурно-функциональных взаимоотношений в лесных биогеоценозах и комплекс экофизиологически обоснованных индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора [Санникова, 1984, 1992; Санникова и др., 2012] позволяют выявить и математически формализовать влияние этих факторов на обилие, рост и жизненность подроста сосны под пологом древостоев, пройденных пожаром.

С этой целью на всех КПП на основе количественных данных ПП и общепринятых математико-статистических методов [Лакин, 1980, 1990] с помощью пакетов программ «Excel Microsoft office 2007» и Statistica 10.0 проведен регрессионный анализ связей между хорологическими изменениями параметров напочвенной среды, семеношения древостоев и жизнеспособного подроста с одной стороны, и абсолютной полноты и индексами конкуренции послепожарных древостоев: – корневой ($I_{ккд}$), световой ($I_{скд}$) и интегральной ($I_{кскд}$), – с другой стороны.

Для всех основных параметров вычисляли среднее величин (M_x) и ошибку среднего ($\pm m$). Оценка достоверных различий параметров смежных пар КПП проведена с помощью критериев Стьюдента (t_{st}) и уровня достоверности полученных регрессионных связей (p).

Кроме индексов конкуренции древостоя, проанализировано также влияние на численность, рост и жизнеспособность подроста сосны такого легко определяемого и регулируемого в лесоводстве ключевого параметра демографической структуры древостоев, как их абсолютная полнота, определенная нами на каждой круговой учетной площадке.

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ И КОНКУРЕНЦИИ ДРЕВОСТОЯ НА ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СОСНЫ В СУХОДОЛЬНЫХ СОСНЯКАХ БРУСНИЧНО-ЧЕРНИЧНО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ

Целью данной главы является краткий экологический анализ послепожарных изменений структуры и семеношения древостоев, главнейших факторов почвенной среды и их влияния на численность, рост и жизнеспособность подроста сосны под пологом преобладающего в подзоне предлесостепи суходольного типа леса «сосняк бруснично-чернично-зеленомошный» (Припышминские боры), а также эколого-географических особенностей возобновления сосны в зонально замещающем типе леса подзоны средней тайги Западной Сибири.

4.1. Структура и семеношение древостоев. В суходольных лесах группы типов леса *Pineta hylocomiosa* аperiodические пожары в естественных (не затронутых лесным хозяйством) лесах подзоны предлесостепи Западной Сибири повторяются в среднем через 60–65 лет [Sannikov, Goldammer, 1996; Иванова, 2005] и в 2–3 раза чаще в предлесостепи [Захаров, 1983; Санников, 1992; Иванова, 2005; Ильичев и др., 2003; Ильичев, Бушков, 2005].

Лесной пожар, даже интенсивный низовой, представляет собой экологическую катастрофу, резко изменяя все факторы среды и компоненты лесных биогеоценозов [Мелехов, 1948; Молчанов, Преображенский, 1957; Санников, 1981, 1992; Sannikov, Goldammer, 1996; Миронов и др., 2004; Цветков, 2005, 2015а, б; Залесов, 2006; Цветков, Буряк, 2014], в том числе все таксационно-морфологические и экологические показатели структуры и функций древостоев.

Таксационно-морфологические параметры пирогенных древостоев. В таблице 4.1 приведены основные показатели структуры и функций древостоев доминирующего типа леса «сосняк бруснично-чернично-зеленомошный» на ПП, заложенных после пожаров различной давности – от 6 до 34 лет, – а также на не затронутых ими ПП в течение последних 80 и 135 лет.

Таблица 4.1 – Средние таксационно-экологические параметры и семеношение давно негорелых и пирогенных древостоев сосны в суходольных сосняках бруснично-чернично-зеленомошных в подзоне предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	n УП	Дп, лет	Структура					Функции				
			A, лет	$\frac{P, \text{ м}^2/\text{га}}{P_0}$	Nд, экз./га	$D_{1,3}$, см	H, м	Zv, м ³ /га/год	N шишек, тыс.га/год	N семян, шишка/год	Nс, тыс./га/ год	
Предлесостепь												
Г	80	6 Ак	165	$\frac{38.7 \pm 4.5}{1.13}$	478±37	34.8±2.3	28.5±1.8	6.1	48.2±5.3	12.0±3.3	576±95	
	102	10 Ак	170	$\frac{39.9 \pm 4.7}{0.96}$	460±44	35.6±3.1	30.0±2.3	6.3	50±7.4	12.2±2.9	605±86	
	40	34 Зус	125	$\frac{36.7 \pm 2.9}{0.89}$	350±38	35.8±7	26.5±2.7	4.4	26.5±4.9	11.5±1.7	309±24	
НГ	50	80 Збк	80	$\frac{21.1 \pm 3.4}{0.7}$	427±15	24.4±2.3	27.8±1.6	2	38±6.2	10.4±2.1	456±58	
	70	135 Зус	135	$\frac{42.1 \pm 6.2}{1.2}$	541±61	32.4±3.9	31.5±3.6	5.4	49.1±4.0	11.0±4.2	421±54	
Средняя тайга												
Г	51	24 Арантур	140	$\frac{10.8 \pm 5}{0.4}$	239±16	22.7±4.3	17.4±3.0	0.9	32.3±4	9.0±3.7	292±27	
	35	24 Урай	135	$\frac{19.8 \pm 9}{0.7}$	287±21	24.6±6.4	16.2±4	0.7	28±3	8.0±3	225±30	

Примечание: ЭДР БГЦ – эколого-динамический ряд возобновления и развития биогеоценоза, НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром; n УП - количество учетных площадок на пробной площади; Дп – давность пожара; А – преобладающий возраст; P_a – абсолютная полнота, P_0 – относительная полнота; Nд – количество деревьев на 1 га; $D_{1,3}$ – диаметр ствола (на высоте 1.3 м); H – высота древостоя; Zv – текущий годичный прирост стволовой древесины по объему; Nш – количество шишек; Nсш – количество семян в шишке; Nс – семеношение.

Интенсивный низовой пожар вызвал уменьшение густоты высокополнотного (абсолютная полнота – 38.7 м²/га, относительная – 1.13, средний диаметр – 34 см) 165-летнего древостоя сосны – с 540 до 478 деревьев/га в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном с нижним ярусом ели сибирской. На 10-й год после пожара абсолютная полнота древостоя сосны вследствие «пожарного отбора» деревьев низших ступеней диаметра ствола (16–24 см) уменьшилась с 42 до 39.9 м²/га (что эквивалентно относительной полноте 0.96). При этом средний диаметр стволов возрос с 34.8 до 35.6 см, а средний текущий прирост древостоя на учетных площадках увеличился с 5.4 м³/га/год до 6.3 м³/га/год. Еще большие уменьшение густоты (до 350 деревьев/га) и абсолютной полноты (36.7 м²/га, относительная полнота – 0.89) при одновременном увеличении среднего диаметра (до 35.8 см) отмечаются и по данным ПП в 125-летнем древостое с давностью пожара 34 года (см. таблицу 4.1).

В большей степени интенсивный низовой пожар вызвал изреживание и изменение параметров структуры 140-летнего древостоя сосны в зонально замещающем сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны средней тайги. Здесь на 24-й год после пожара абсолютная полнота древостоя упала с модальной 30.0–30.3 м²/га (по таблицам хода роста модальных древостоев, [Смолоногов, 1968] до 10.8–19.8 м²/га, т.е. на 34–64%. При этом число деревьев сократилось на 68–71% с 834–893 деревьев/га до 239–287 деревьев/га, а их средний диаметр возрос до 22.7–24.6 см (см. таблицу 4.1).

Семеношение древостоев. При относительно незначительном послепожарном уменьшении абсолютной полноты (за счет «пожарного отбора» деревьев низших ступеней толщины) и некотором увеличении среднего диаметра и текущего прироста стволов деревьев средний урожай полных семян древостоев на 10-й год после пожара в 170-летнем сосняке бруснично-чернично-зеленомошном достиг максимума в Припышминских борах-зеленомошниках – 605±86 тыс. семян/га/год. Это подтверждает гипотезу С.Н. Санникова [1983, 1992] о пирофитности сосны обыкновенной, в частности закономерное повышение

семеношения ее древостоев на 3–4-й годы после пожара, когда факторы среды наиболее благоприятны для появления и выживания всходов сосны.

Почти вдвое меньший средний годовой урожай семян сосны найден на гари 34-летней давности – 309 ± 24 тыс. семян/га/год – (см. таблицу 4.1) в 125-летнем древостое с абсолютной полнотой $36.7 \text{ м}^2/\text{га}$ (еще не достигшем «репродуктивной» стадии онтогенеза деревьев, по С.Н. Санникову, [1976]).

В пределах любого лесного биогеоценоза вследствие хорологической изменчивости густоты, полноты, взаимной конкуренции деревьев интенсивность их семеношения также широко варьируема [Санников, Санникова, 1985; Санникова, 1992]. Анализ зависимости семеношения деревьев от изменений абсолютной полноты древостоя на 10-й год после пожара средней интенсивности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном выявил среднюю степень связи этих параметров. Она мало достоверна статистически ($R^2 = 0.36$; $p \leq 0.1$), но аппроксимируется уравнением симметричной куполообразной параболы (рисунок 4.1; $Y = -1.5x^2 + 123.6x - 1753$). Судя по ней, наиболее обильное семеношение сосны в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном наблюдается при абсолютной полноте древостоя $35\text{--}50 \text{ м}^2/\text{га}$ (что соответствует относительной полноте около 0.7). Ранее эта форма связи изменений урожаев семян сосны с полнотой древостоя с максимумом при полноте 0.6–0.7 была установлена Н.С. Санниковой [1984, 1992] в сосняке бруснично-лишайниковом.

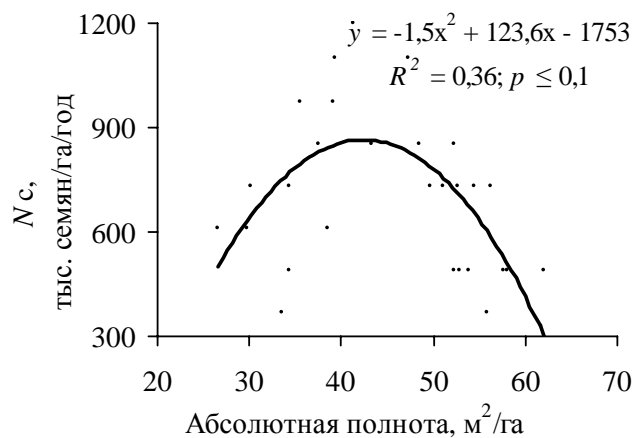


Рисунок 4.1 – Связь семеношения (N_c) древостоя сосны с абсолютной полнотой древостоя *Pinus sylvestris* на гари 10-летней давности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

4.2. Факторы напочвенной среды самосева сосны. Интенсивный низовой пожар, минерализующий верхний наиболее сухой слой зеленомохового покрова, хвоевой подстилки, надземную часть травяно-кустарничкового покрова и подрост древесных растений, а также, как показано выше, более или менее изреживая древостой, приводит к коренной трансформации всех параметров напочвенного субстрата. Это показано детальными стационарными исследованиями влияния динамики его физико-химических свойств особенно гидротермического режима в первые 5–7 лет после пожара на прорастание семян, рост всходов и выживания подроста сосны [Санникова, 1975, 1977, 1984; Санников, Санникова, 1985] в Припышминских борах-зеленомошниках.

Одним из ведущих факторов, определяющих то или иное общее направление и успешность естественного возобновления и всего дальнейшего формирования эколого-динамического ряда возрастных смен (сукцессий) лесного биогеоценоза в пределах одного коренного типа леса и даже одного биогеоценоза, являются тип и экологические свойства напочвенного субстрата [Санников, 2009]. В таблице 4.2 сопоставлены и статистически оценены различия в главнейших (лимитирующих успешность прорастания семян, укоренения всходов и выживания самосева сосны) факторах напочвенной среды на гари под пологом смежных с верховыми болотами сосняках бруснично-чернично-зеленомошных.

Приведенные параметры напочвенной среды свидетельствуют о высоко достоверной оптимизации всех основных факторов, особенно T_p и M_v , а также R_{pmx} . Менее значительны, но все же вполне экологически значимы, градиенты ОИЭВ (+ 50.5%), ФАР (+ 40%) и изменение в проективном покрытии травяно-кустарничковым подъярусом (33%). А вот изменение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса, напротив, статистически незначимо.

Интенсивность ФАР, проникшей под полог древостоя (на высоту 1.3 м от поверхности почвы), относительная полнота которого, как показано выше, после пожара уменьшилась с 0.96 до 0.7 (на 27%), возросла с 10.5 до 27% (на 40%) и стала более благоприятной для выживания подроста.

Таблица 4.2 – Градиенты факторов напочвенной среды самосева сосны на гари и в давно не горелом сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлесостепи Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	Факторы напочвенной среды						
	ФАР, %	Тп	Mv	ОИЭВ	Рмхз	Рпмх	Ртр-кс
НГ	10.5±3	8.5±0.4	0.06±0.01	103.8±6	85±11	0	36±11
Г	27±1	1.4±0.7	0.79±0.02	209.7±11	10.8±1	11±1	17.6±6
Гр	+16.5	-7.1	+0.73	+105.9	-74.2	+11	-18.4
Δ	>2.6	<6	>13.2	>2	<7.9	>11	<2
t_{st}	17.5	24.9	10.8	9.3	11.3	26.3	–
p	***	***	***	***	***	***	

Примечание: ЭДР БГЦ – эколого-динамический ряд возобновления и развития биогеоценоза, НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром 6 лет назад, Гр – градиент параметра, Δ – увеличение (>) или уменьшение (<) градиента, кратность, раз, t_{st} – критерий Стьюдента [Snedecor, Cochran, 1968], p – доверительный уровень различий: * – ≤ 0.05 , ** – ≤ 0.01 , *** – ≤ 0.001 . ФАР – относительная фотосинтетически активная радиация (% от открытого места), Тп – толщина слоя органического напочвенного субстрата (мхов или подстилки (см)), Mv – объемная масса верхнего слоя субстрата ($г/см^3$), ОИЭВ* – относительная интегральная влажность субстрата (% от оптимальной влажности за период прорастания семян (15 суток), (см. гл. 7), Рмхз – проективное покрытие (%) зеленых мхов (*Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*), Рпмх – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*), Ртр-кс – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового покрова.

Вследствие выгорания поверхности ПП верхнего почти 6-сантиметрового слоя мохового покрова (*Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*) и подстилки произошла коренная оптимизация экологических важнейших параметров субстрата: толщины (сократившейся в 4 раза – с 7.8–8.5 см до оптимальной для укоренения всходов сосны толщины недогоревшего слоя органики 1.4 см, – объемной массы – с 0.06 до 0.79 $г/см^3$ (в 13 раз). При этом по исследованиям Н.С. Санниковой [1984], – что наиболее важно для прорастания семян – его «относительная интегральная влажность» (ОИЭВ) увеличилась втрое. Экологическая роль резкого увеличения объемной массы и адекватного повышения уровня и стабильности объемной влажности интенсивно

обожженного мохового покрова *Pleurozium scheberi* и ее влияние на прорастание семян сосны будут показаны в главе 7.

Пожарная минерализация большей части живого мохового покрова и мертвого слоя лесной подстилки в сосняках-зеленомошниках Припышминского лесного массива приводят в первые 2–3 года к увеличению в верхнем 10-сантиметровом слое почвы содержания легко доступных всходам сосны минеральных элементов, особенно остро дефицитных в борах азота ($\text{NH}_4 + \text{NO}_3$) и фосфора (P_2O_5) – в 1.5–3 раза, а также калия и других зольных элементов [Фирсова, 1960, 1964; Арефьева, 1963]. Аналогичное пирогенное улучшение факторов почвенного питания самосева сосны происходит и в других регионах ее ареала [Viro, 1969; Попова, 1979; Mälkönen, Levula, 1996]. Позднее под влиянием вымывания водорастворимых минеральных соединений [Фирсова, 1964] их концентрация быстро уменьшается, восстанавливаясь на допожарном уровне.

На наших ПП зеленомоховой покров, уничтоженный пожаром, сменился пятнами пирогенных политриховых мхов (таблица 4.1), представляющих собой наиболее благоприятную среду для прорастания семян благодаря его водоудерживающим свойствам [Санников, 1992]. Проективное покрытие таежного «борового» комплекса трав и кустарничков (с доминированием линнеи северной, брусники, черники и высокой встречаемостью майника двулистного и седмичника) на 10-й год после пожара уменьшилось вдвое (17%), сменившись на пирогенный комплекс растений «борового мелкотравья» с доминированием брусники, вейника тростниковидного, багульника, иван-чая и костяники.

Градиенты всех описанных параметров напочвенной среды (за исключением проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса) статистически достоверны на высоком доверительном уровне ($p \leq 0.001$).

В общем, интенсивный низовой пожар вызвал кардинальную оптимизацию всего комплекса факторов напочвенной среды для успешного массового появления самосева сосны под пологом сосняка бруснично-чернично-зеленомошного.

4.3. Послепожарное возобновление сосны

Влияние пожаров на численность подроста. Устойчивый низовой пожар, вызывающий оптимизацию основных факторов напочвенного субстрата при достаточно высоком уровне его обсеменения от материнского древостоя, является «пусковым двигателем» процесса возобновления сосны под пологом всех типов сосновых лесов различных подзон и регионов ареала [Тюрин, 1925; Müller, 1929; Чудников, 1931; Ткаченко, 1939; Мелехов, 1948; Lehto, 1956; Побединский, 1965; Санников, 1983, 1992; Санников, Санникова, 1985; Ильичев и др., 2003; Санников и др., 2004, 2017; Цветков, 2015а].

В таблице 4.3 приведены основные параметры общей численности, в том числе количества жизнеспособного подроста сосны, на низовых гари 6–10-летней давности в высокополнотных ($P_a = 36.7\text{--}39.9 \text{ м}^2/\text{га}$) сосняках бруснично-чернично-зеленомошных 165–170-летнего возраста. При весьма высоком уровне обеспеченности семенами сосны (605 тыс./га/год) общая численность подроста сосны на этой «репродуктивной стадии развития» [Санников и др., 2012] достигает 320 тыс. экз./га. Она более чем на порядок превышает таковую на 135-летнем негорелом участке (21.5 тыс. экз./га), где в состав подроста внедряется ель (2.8 тыс. экз./га). На 34-й год после пожара общая численность подроста сосны в связи с его интенсивным самоизреживанием под влиянием сильной корневой и световой конкуренцией древостоя в несколько раз меньше, чем в первые 10 лет (42.5 тыс. экз./га). Тем не менее, она в общем также более чем достаточна для успешного восстановления древостоя сосны в случае его вырубki, ветровала или других факторов.

Количество жизнеспособного подроста сосны на гари 10-летней давности (162 тыс. экз./га), составляющее половину его общей численности, также более чем – по лесоводственной оценке [Санников и др., 1999], 5 тыс. экз./га – достаточно для возобновления ценопопуляций сосны с ее абсолютным доминированием. Однако на 34-летней гари доля жизненного

Таблица 4.3 – Средние параметры древостоев и напочвенной среды подроста сосны под пологом древостоев в горелых и негорелых сосняках бруснично-чернично-зеленомошных подзоны предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	Дп, лет	Древостой			Факторы среды				Параметры подроста									
		А, лет	Р _а , м ² /га	N _с , тыс./га/ год	Т, см	ФАР, %	Р, %		N, тыс./га	N _{жз} тыс./га	К вЭП	К вст	К _в , %	А, лет	Н, см	Zh, см	Zh/ Н, %	Р, %
							МХЗ МХП	тр- кс										
Предлесостепь																		
Г	6 Ак	165	38.7± 4.5	576 ±95	1.5± 0.4	28±2	<u>11.4±1</u> 6.5±0,5	–	230 ±12	185±15	11	100	8	4–6	52±6.3	7.6±1	14.6	33
	10 Ак	170	39.9± 4.7	605 ±86	1.4± 0.7	27±1	<u>10.8±1</u> 11±1	17±6	320 ±25	162±10	15	100	10.5	8–10	99±11.4	8.4*±0.3	8.5	49.4
	34 Зус	125	36.7± 2.9	309 ±25	2.5± 0.2	25±1	68.8±4	30.1 ±5	42.5 ±3	8.5±1.4	2	100	2.7	22– 27	129±5	6.5±0.2	5	35
НГ	80 Збк	80	21.1± 3.4	456 ±48	7.8± 0.5	20±2	<u>78.3±6</u> 2±0.2	25±3	<u>0.4±0.1</u> 0.4±0.1 5С5Е	0 0.2±0,05		8	0.02	<u>10</u> 30	<u>20±1</u> 126±2	<u>2.0±0,5</u> 4.2±0.8	<u>10</u> 3.3	
	135 Зус	135	42.1± 6.2	421 ±54	8.5± 0.4	10.5± 3	85±11	36 ±11	<u>21.5±7</u> 2.8±1	<u>12.8±3</u> 1.8±0.6		10	1	15- 30	<u>150±4</u> 720±12	<u>2.8±0,5</u> 5.1±1.5	<u>1.9</u> 0.7	<u>27</u> 14
Тайга средняя																		
Г	24 Аран.	140	10.8± 5	292 ±27	1.5± 0.3	36±2	<u>МХЗ +</u> лш 60.9±3	40.4 ±3	54.5±15	29.4±8	53.9	98	3.7	20	116±3	5.0±1.5	4.7	52.4
	24 Урай	135	19.8± 9	225 ±30	2.1± 0.4	28± 1.4	59.4±2	46.8 ±4	27.8±9	13.3±4.5	47.8	100	2.5	20- 23	144±5	8.6±2	5.9	56

Примечание: ЭДР – эколого-динамический ряд биогеоценоза; БГЦ – биогеоценоз; Дп – давность пожара; А – возраст древостоя; Р_а – абсолютная полнота; Р_о – относительная полнота; N_с – семеношение; Т – толщина подстилки, см; ФАР – фотосинтетическая активная радиация; Р – общее проективное покрытие; Р_{мхз} – проективное покрытие (%) зеленых мхов (*Pleurosimium schreberi*, *Hylocomium splendens*), Р_{пмх} – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*), Р_{тр-кс} – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового покрова; N – общая численность подроста, над чертой – сосна; под чертой – ель.; N_{жз} – численность жизненного подроста; К_{вэп} – коэффициент возобновительной эффективности пожара; К_{вст} – коэффициент встречаемости подроста на учетных площадках от числа всех УП; К_в – коэффициент выживания подроста в процентах от числа семян, налетевших за 3 года; А – преобладающий возраст, лет; Н – общая высота стволика подроста; Zh – средний прирост терминального побега подроста за 3 года; * – прирост за последний год; Zh/Н – жизненность; Р_к – общее проективное покрытие крон подроста; Аран. – ПП "Тср1–С"; Урай – ПП "Тср2–С".

подроста снижается более, чем вдвое – до 20% от его общей численности. При этом в связи с увеличением толщины подстилки и восстанавливающегося покрова зеленых мхов ($P = 85\%$), появление новых жизнеспособных поколений всходов сосны прекращается. Характерно, что в сосняке, не горевшем в течение 80 лет, встречаются лишь единичные и почти на 100% угнетенные особи подроста сосны (см. таблицу 4.3), но в то же время вполне жизнеспособные экземпляры подроста ели.

Возрастная структура и жизнеспособность подроста на гари 10-летней давности, отражающая динамику пирогенного возобновления (рисунок 4.2), свидетельствует о том, что его большая часть (70%) появилась в первые 3–5 лет после пожара. В этот период, по данным стационарных исследований Н.С. Санниковой [1984], физические (особенно гидротермические), химические и даже зооценологические (минимальное потребление семян мышевидными грызунами) факторы наиболее благоприятны для прорастания семян, укоренения и выживания всходов. Позднее, с 6–8-го года после пожара – в связи с увеличением толщины подстилки и усилением конкуренции подроста старших поколений и повышением доли отпада всходов – обилие его новых поколений быстро снижается, и послепожарная вспышка к концу десятилетия почти завершается [Санников, Санникова, 1985]. Аналогичная динамика возрастной структуры и численности выживших поколений подроста сосны характерна и для других ПП.

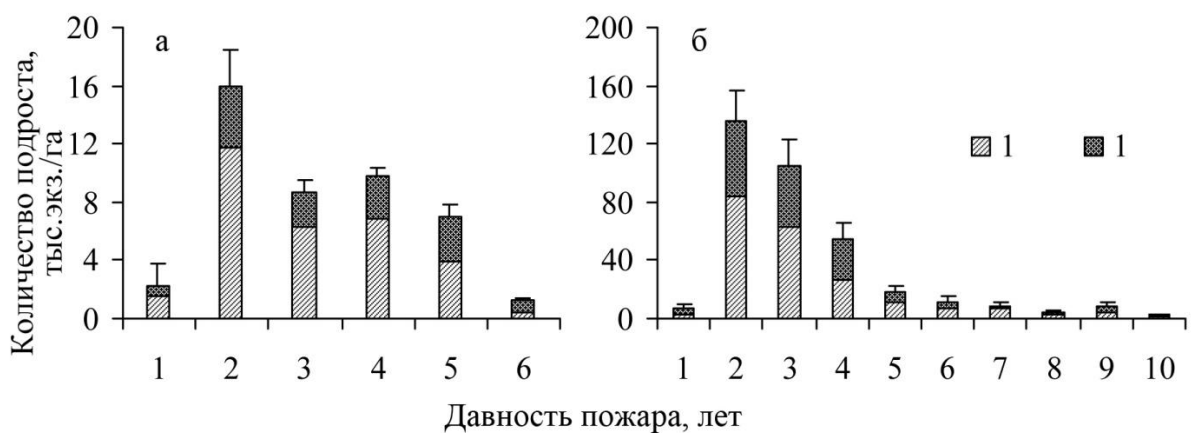


Рисунок 4.2 – Динамика численности подроста в первые годы после пожара на 6-ти (а) и 10-ти летней (б) гари в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных в подзоне предлесостепи Западной Сибири. Примечания: 1 – жизнеспособный; 2 – угнетенный подрост.

Рост подроста. В связи с более или менее значительным послепожарным уменьшением полноты и конкуренции древостоя, а также улучшением физико-химических свойств гаревого субстрата и почвы интенсивность роста и общая средняя высота подроста сосны на нем (при близкой полноте окружающего древостоя) с третьего года жизни статистически достоверно выше, чем на негорелом зеленомоховом субстрате (рисунок 4.3). На 5-й год жизни пирогенного подроста его высота (47.5 см) в два раза превосходит таковую на негорелом участке (25 см), а позднее разница еще более возрастает. По данным Н.С. Санниковой [1984], к концу 4-го года средняя фитомасса особей подроста сосны на гари (4.3 г) в 20 раз больше, чем на «негари» (0.22 г).

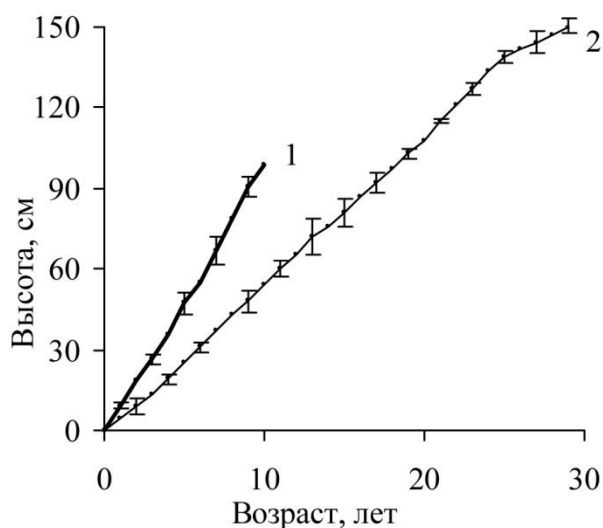


Рисунок 4.3 – Ход роста подростка в высоту в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном на гари 10 лет (1) и в давно негорелом (2) в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

В связи с широкой территориальной (хорологической) изменчивостью абсолютной полноты в пределах биогеоценозов выявлена довольно слабо достоверная ($R^2 = 0.25$) корреляция текущего годовичного прироста терминальных побегов подростка сосны с этим лесоводственно важным легко измеряемым и регулируемым параметром (рисунок 4.4). Она может быть использована в качестве приблизительной модели для назначения интенсивности разреживания древостоя с целью повышения прироста, жизненности подростка в лесоводстве или также улучшения формы (эстетики) кроны в парковом деле.

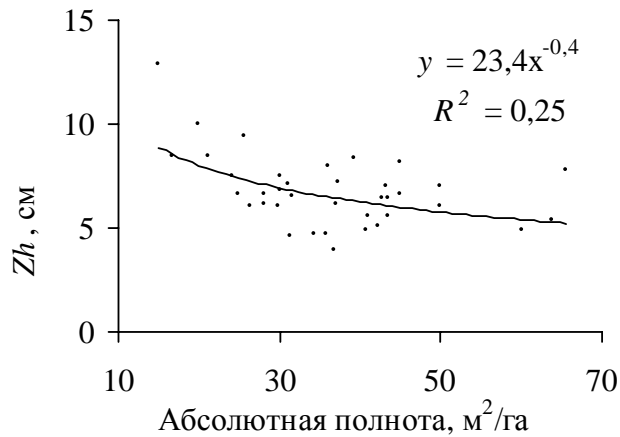


Рисунок 4.4 – Связь текущего годового прироста подроста сосны (Zh) с абсолютной полнотой древостоя-эдификатора на гари давность 34 года в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлесостепи Западной Сибири.

Однако намного более тесная и достаточно достоверная ($p \geq 0.95$) связь параметров текущего прироста терминальных побегов подроста на гари в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном выявлена на основе микроэкосистемного анализа его зависимости от экологических индексов корневой ($R^2 = 0.45$) и в меньшей мере световой ($R^2 = 0.34$) конкуренции древостоя-эдификатора сосны (рисунок 4.5). При этом наиболее тесная связь параметра Zh подроста характерна с индексом совместной (интегральной) ($R^2 = 0.58$) корневой и световой конкуренции древостоя. Ранее это было показано в исследованиях Н.С. Санниковой с соавторами [2012].

Жизнеспособность подроста. Микроэкосистемный анализ позволил выявить также зависимость индекса жизнеспособности («жизненности», «виталитета», по Злобину, [1970]), определяемого нами как отношение текущего годового прироста подроста к его общей высоте – Zh/H , с индексами корневой световой и интегральной конкуренции древостоя.

Эта связь менее тесно, чем текущий годичный прирост ($R^2 = 0.25$), но достоверно ($p \leq 0.05$) аппроксимируется уравнением гиперболы $Y = 14.3x^{-0.2}$ (рисунок 4.6). Она означает, что, как и по параметру текущего прироста Zh , жизнеспособность особей подроста и перспективы их дальнейшего роста, развития и выхода в верхний репродуктивный ярус древостоя в значительной

мере определяются локальными условиями конкуренции ближайших деревьев. В меньшей степени жизнеспособность подроста зависит от абсолютной полноты древостоя (рисунок 4.4), так как этот морфологический параметр, в отличие от индекса корневой конкуренции древостоя Н.С. Санниковой [1992], отражает влияние, главным образом, размеров стволов деревьев [Stern, 1966; Laar, 1973; Negyi, 1974], а не потребления ими влаги и элементов почвенного питания.

Влияние давности пожара. По мере увеличения давности низового пожара и толщины подстилки (вследствие поступления нового древесного и травянистого опада), восстановления, роста и повышения конкуренции живого напочвенного покрова и подроста старших поколений все факторы напочвенной среды для массового появления быстро ухудшаются. Это, как показано выше, приводит к сокращению численности новых поколений сосны. Ранее множественный корреляционный анализ ее связи с погодичными колебаниями урожаев семян, количества дождевых осадков и давности пожаров выявил наибольший относительный вклад именно последнего фактора в дисперсию плотности поколений сосны [Санников и др., 1978].

Возрастная структура и жизнеспособность подроста сосны различных погодичных поколений на гари 34-летней давности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном приведена на рисунке 4.7б. Она, как и выше приведенные диаграммы циклов пирогенной возрастной структуры подроста (см. рисунок 4.2), свидетельствует о том, что 60–75% выживших особей подроста появилось в первые 5 лет после пожара. Позднее плотность его поколений быстро уменьшалась, и к 7-му году появление жизнеспособных поколений почти приостановилось. По мере увеличения давности пожара, ухудшения субстрата и усиления конкуренции подроста старших поколений выживание новых поколений всходов закономерно сокращалось [Петрова и др., 2012; Санникова и др., 2012б; Чучалина, 2013а, б; Чучалина, Мишихина, 2013; Кочубей, Егоров, 2014].

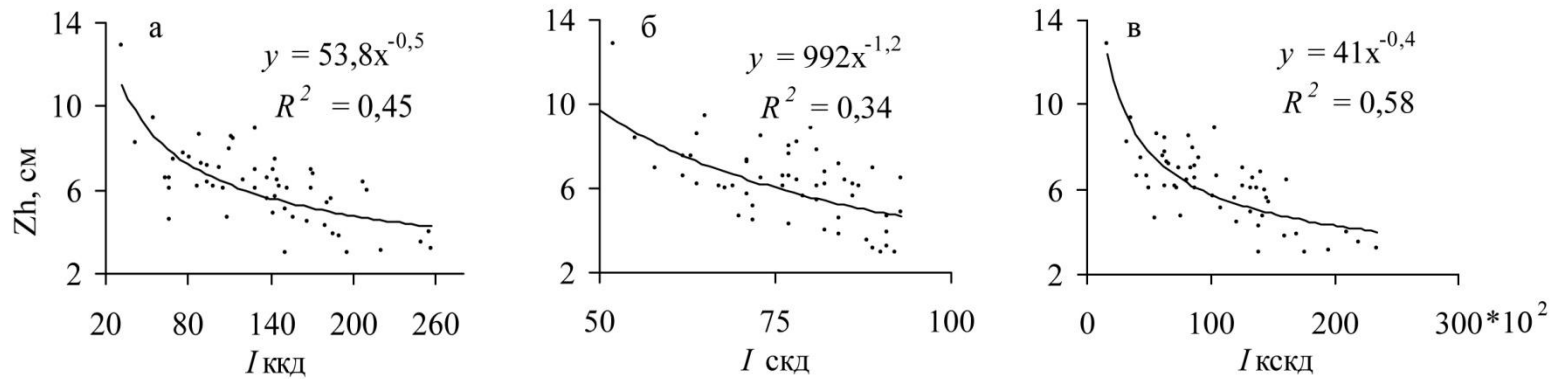


Рисунок 4.5 – Связь годового линейного прироста терминальных побегов подростка сосны в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора сосны на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

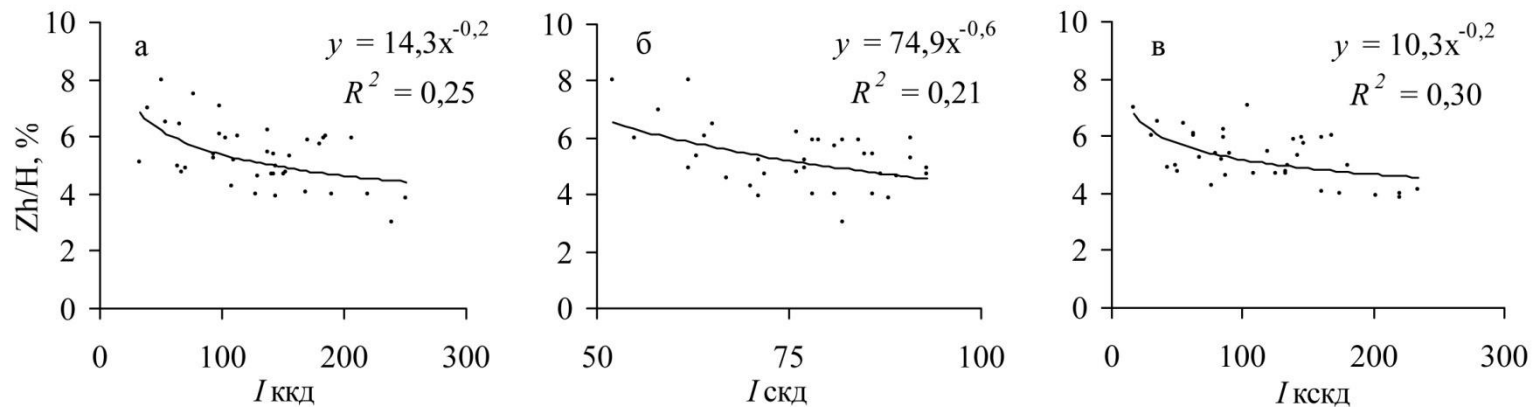


Рисунок 4.6 – Связь жизненности подростка сосны в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора сосны на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

Н.С. Санниковой [1984] показано, что к 15-му году выживание подроста упало с 35 % в первой генерации до 5% в пятой, а угнетенные всходы 25-й генерации вообще не выживали более 4 лет. Как видно на диаграммах (рисунок 4.2 и рисунок 4.7), доля жизнеспособных особей подроста в его общей численности также довольно быстро уменьшается – с 50–60% на гарях 6–10-летней давности до 15 % на гари 34-летней давности, а в давно (80–135 лет) не горелых биогеоценозах подрост на 100% угнетен.

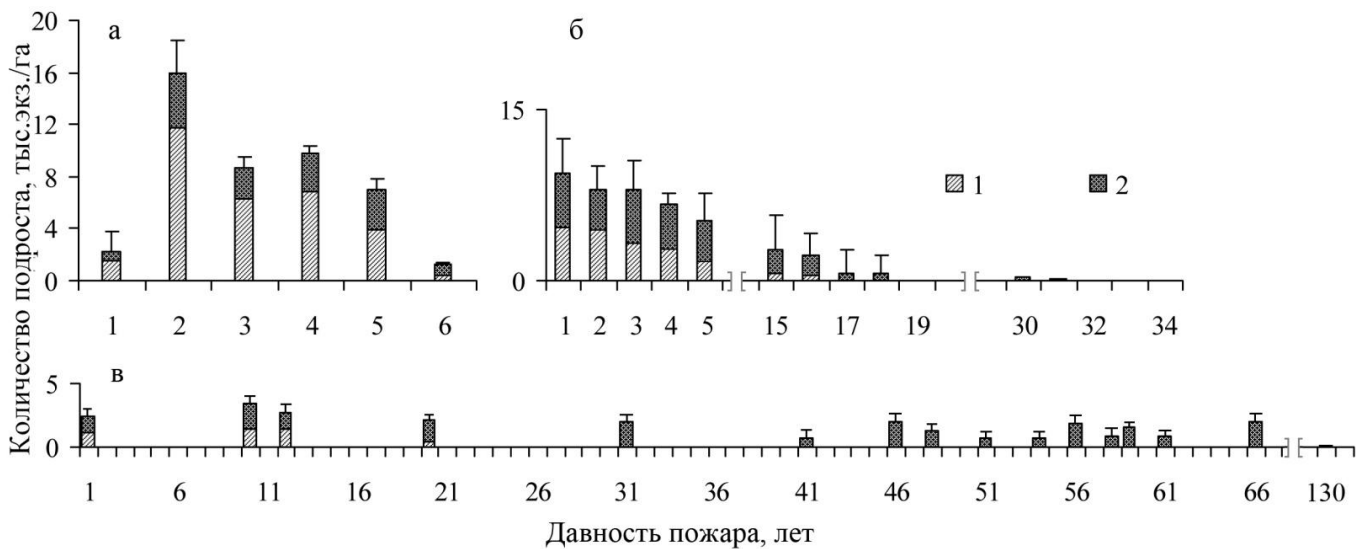


Рисунок 4.7 – Численность подроста сосны на гарях различной давности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлесостепи Западной Сибири. Давность пожара, лет: а – 10; б – 34; в – 135. 1 – жизнеспособные; 2 – угнетенные.

Кратковременностью пирогенной вспышки возобновления в сосновых лесах обусловлена относительной одновозрастность поколений древостоя с амплитудой генераций в большинства случаев не более 5 лет [Чудников, 1931; Шанин, 1965; и др.].

4.4. Особенности послепожарного возобновления в средней тайге

По исследованиям С.Н. Санникова [1992] на 7-й год после низового пожара в зонально замещающем 200-летнем сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны средней тайги (полнота – 0.6, семеношение 316 тыс. семян/га/год) общая численность подроста сосны была 115 тыс. экз./га, в том числе жизнеспособного – 63 тыс. экз./га (коэффициент выживания – 4.0%). В то же время на ПП в том же

типе леса, не затронутой пожаром 26 лет, учтено всего 8 тыс. экз./га жизненного подроста с коэффициентом выживания 0.6%.

На наших ПП, заложенных в Национальном природном парке «Кондинские озера» в бассейне р. Конды, на гари 24-летней давности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном с абсолютной полнотой 19.8 м²/га (вдвое меньшей, а по семеношению в 2.5 раза меньшей (225 тыс. экз./га), чем на ПП в предлесостепи), общая численность подроста сосны (27.8 тыс. экз./га) также почти вдвое меньше. При этом количество жизнеспособного подроста – всего 13.3 тыс. экз./га, а коэффициент выживания – 2.5%. Вероятно, несмотря на более высокую климатическую влагообеспеченность региона (ГТК = 1.65) по сравнению с предлесостепью (ГТК = 1.32) (см. главу 2), сравнительно низкая общая возобновляемость сосняков обусловлена здесь, прежде всего, их меньшей вегетативной (см. таблицу 4.1) и семенной продуктивностью (даже на менее давней гари (24 г. по сравнению с 34 г. в предлесостепи).

На другой гари той же давности в 140-летнем горельнике вдвое более низкой абсолютной полноты (Арантур) общая численность подроста сосны (53.9 тыс. экз./га) и численность жизненного подроста (29.4 тыс. экз./га) вдвое больше, хотя семеношение лишь на 24% больше, чем на предыдущей ПП. Вероятно, это обусловлено здесь малой толщиной недогоревшего слоя подстилки (около 1.5 см), а плотность самосева сосны связана с толщиной подстилки обратной гиперболической зависимостью (см. рисунок 4.8).

Численность жизнеспособного подроста сосны в средней тайге оказалась, как и в предлесостепи (рисунок 4.9), достаточно тесно ($R^2 = 0.39$) и достоверно ($p \leq 0.05$) связанной с индексом корневой ($R^2 = 0.30$), в несколько меньшей мере со световой ($R^2 = 0.23$), но на 35 % теснее ($R^2 = 0.35$) связанной с интегральной корневой и световой конкуренцией древостоя (рисунок 4.10). Таким образом, высокая экологическая информативность всех трех индексов конкуренции древостоя [Санникова и др., 2012], характеризующая детерминированность ими роста и жизненности подроста вполне подтверждается и для подзоны средней тайги

Западной

Сибири.

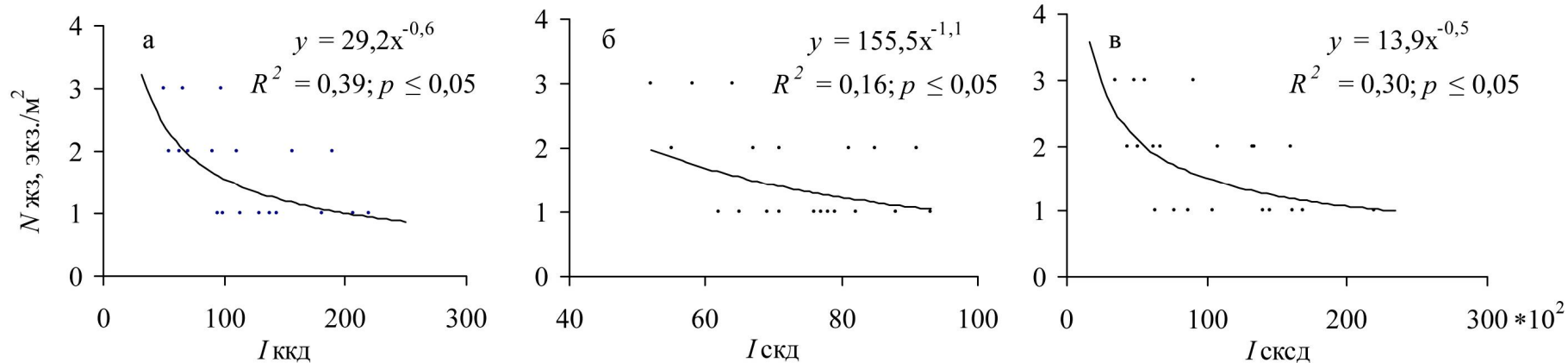


Рисунок 4.9 – Связь численности жизненного подроста сосны в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

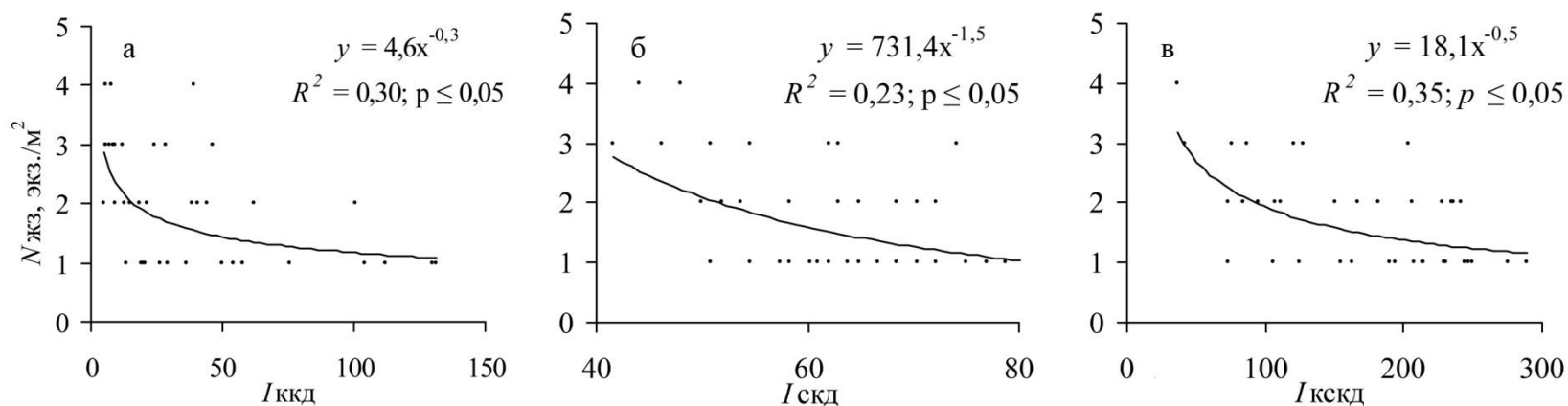


Рисунок 4.10 – Связь численности жизненного подроста сосны в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 24 года в подзоне средней тайги Западной Сибири.

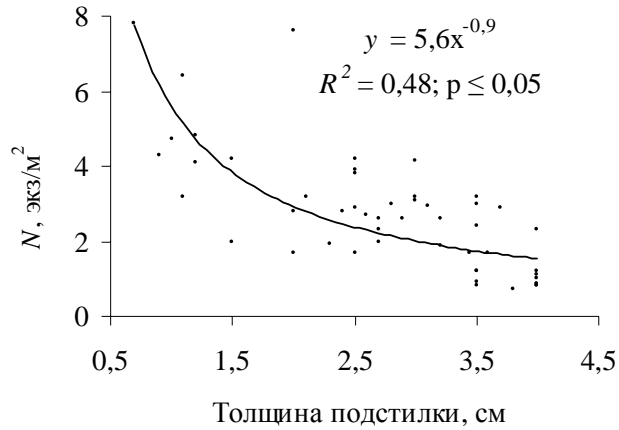


Рисунок 4.8 – Зависимость количества подроста сосны (N) от толщины недогоревшего слоя субстрата на гари 24-летней давности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны средней тайги Западной Сибири.

По причинам, обсужденным выше, менее тесно и статистически достоверно численность жизнеспособного подроста сосны связана и с абсолютной полнотой древостоя ($R^2 = 0.36$, рисунок 4.11). Но, тем не менее, выявленная связь может быть использована как экспресс-модель для лесоводственного регулирования обилия здорового подроста.

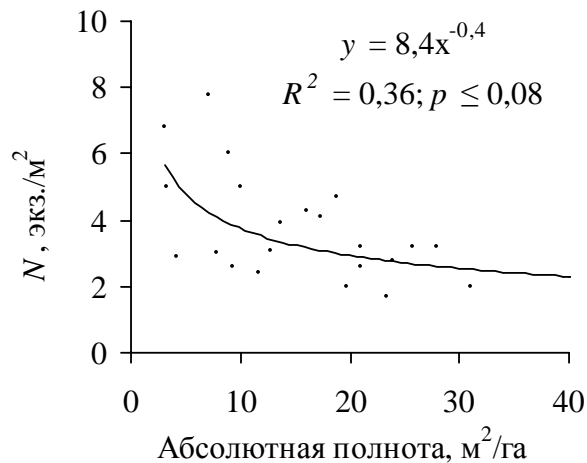


Рисунок 4.11 – Связь количества подроста сосны (N) с абсолютной полнотой древостоя-эдификатора на гари 24-летней давности в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны средней тайги Западной Сибири.

Аналогичные с сосняками предлесостепи вполне достоверные зависимости выявлены нами в сосняках подзоны средней тайги и их параметрам текущего

роста терминальных побегов подроста Zh , а также жизнеспособности подроста Zh/H (рисунок 4.12 и рисунок 4.13). В общем, они на количественном уровне свидетельствуют о ведущей приоритетной роли фактора конкуренции древостоя-эдификатора в формировании жизненного подроста как основы будущих поколений древостоя, а, следовательно, и всех других компонентов лесного биогеоценоза. Ранее это было постулировано в теории лесной биогеоценологии [Сукачев, 1964] и количественно обосновано в представлении о лесе «как подземно-сомкнутой дендроценоэкосистеме» [Санников, Санникова, 2014], организованной, главным образом, корневой конкуренцией древостоя-эдификатора.

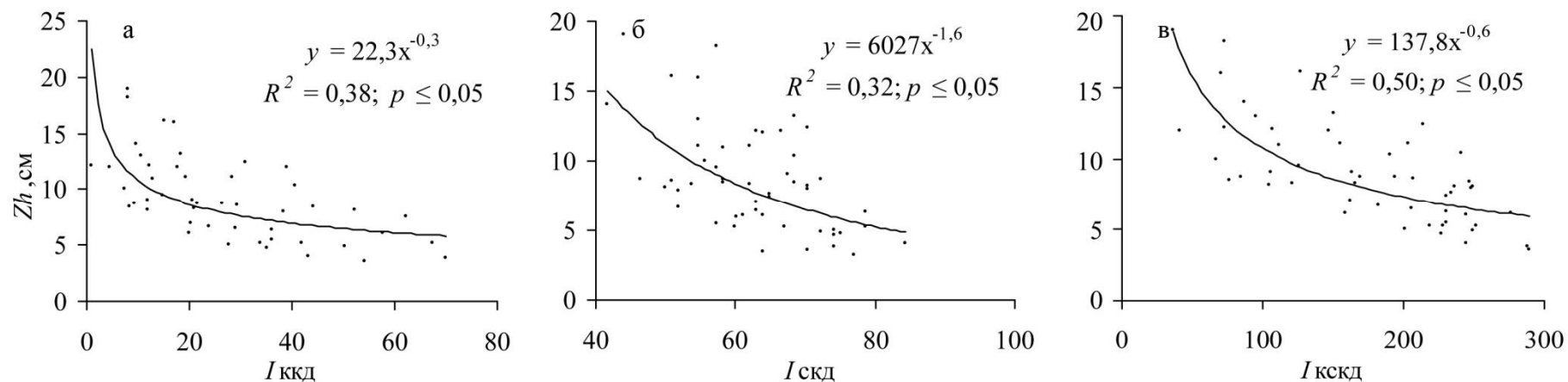


Рисунок 4.12 – Связь годового линейного прироста терминальных побегов подроста сосны в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 24 года в подзоне средней тайги Западной Сибири.

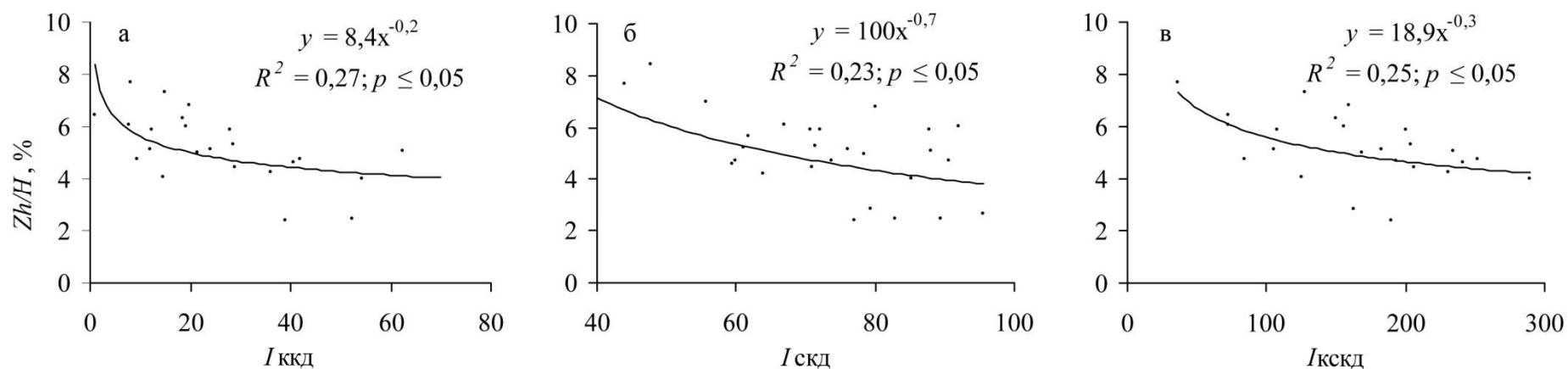


Рисунок 4.13 – Связь жизненности подроста сосны в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 24 года в подзоне средней тайги Западной Сибири.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРА, СЕМЕНОШЕНИЕ ДРЕВОСТОЕВ И ФАКТОРЫ СРЕДЫ ДЛЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ НА ВЕРХОВЫХ БОЛОТАХ

Задача данной главы – выявление и анализ послепожарных особенностей структуры и семеношения древостоев, а также основных факторов среды, которые оказывают приоритетное лимитирующее влияние на динамику естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых на верховых болотах в подзонах предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

5.1. Пирогенные изменения структуры древостоев

В условиях континентального засушливого климата Зауралья, судя по ступенчатой возрастной структуре многих сосняков на верховых болотах, например, вдоль железной дороги Ивдель–Приобье, и по прослойкам уплотненного пирогенного торфа в них [Yefremova, Yefremov, 1996; Ефремова, 1992] сильные пожары в них в последние 2–3 века антропогенного периода повторяются через 150–250 лет. В субатлантическом климате южной Финляндии и востока Канады они в голоцене происходили почти в два раза реже – через 283–406 лет [Nichols, 1967; Tolonen, 1983].

Лесной пожар, даже интенсивный низовой, представляет собой экологическую катастрофу, резко изменяя все факторы среды и компоненты лесных биогеоценозов [Санников, 1981, 1992; Sannikov, Goldammer, 1996; Цветков, 2005, 2015a], в том числе все таксационно-морфологические и экологические показатели структуры и функций древостоев.

Таксационно-морфологические параметры. Послепожарные таксационные дендрометрические параметры структуры древостоев сосны на верховых болотах на серии пробных площадей, заложенных нами в рямовых сосняках с различной давностью пожара – от 4 до 170 лет, приведены в таблице 5.1.

Таблица 5.1 – Средние таксационно-экологические параметры и семеношение давно негорелых и пирогенных древостоев сосны в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых на верховых болотах в подзоне предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	n УП	Дп, лет	Структура						Функции			
			A, лет	$\frac{Pa,}{Po}$ $\frac{M^2/га}{Po}$	Nд, экз./га	$D_{1,3}$, см	H, м	УГВ, см	Zv , $\frac{M^3/га/г}{од}$	Nш, тыс./га/г од	Nсш / год	Nс, тыс./га/ год
Предлесостепь												
Г	25	4 Смх	170	$\frac{3.2 \pm 0.3}{0.34}$	1058 ±84	8.2±0.5	7.7±1.1	31	0.18	21.0±3.8	2.8±0.5	115±21
	25	5 Тпл	120	$\frac{4.7 \pm 0.6}{0.57}$	720±92	7.7±0.5	5.1±0.8	43	0.13	37.3±5.6	2.9±0.5	110±27
	30	9 Бахм	180	$\frac{3.3 \pm 0.4}{0.35}$	986±67	9.1±0.3	7.9±0.9	29	0.20	15.5±2.5	3.9±0.7	61±9
	30	18 Ерш	130	$\frac{2.4 \pm 0.2}{0.28}$	909±75	5.8±0.3	5.2±0.4	23	–	19.8±4.0	3.0±0.4	59±4
	30	34 Смх	200	$\frac{2.7 \pm 0.3}{0.28}$	373±27	9.6±0.1	8.3±1.3	35	0.14	17.7±5.5	3.5±0.7	62±5
НГ	20	170 Смх	170	$\frac{6.6 \pm 0.5}{0.65}$	1320 ±190	7.7±1.3	7.2±0.6	37	0.15	–	3.0±0.4	89±7
Тайга средняя												
Г	40	24 Арант.	135	$\frac{1.8 \pm 0.2}{0.21}$	831±52	5.3±0.2	4.7±0.3	19	0.05	9.1±1.6	2.9±0.35	26±2
	25	34 Урай	150	$\frac{2.3 \pm 0.3}{0.25}$	954±83	5.6±0.2	4.9±0.2	23	0.08	15±3.2	3.0±0.42	45±2

Примечание: ЭДР БГЦ – эколого-динамический ряд возобновления и развития биогеоценоза, НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром; n УП - количество учетных площадок на пробной площади; Дп – давность пожара; А – преобладающий возраст; Pa – абсолютная полнота, Po – относительная полнота; Nд – количество деревьев на 1 га; $D_{1,3}$ – диаметр ствола (на высоте 1.3 м); H – высота древостоя; УГВ – уровень грунтовых вод между кочками (в VII–VIII); Zv – текущий годичный прирост стволочной древесины по объему; Nш – количество неповрежденных шишек; Nсш – количество семян в шишке; Nс – семеношение.

Их сопоставление показывает, что они широко изменчивы в зависимости от исходных допожарных параметров, интенсивности и давности пожара. В данной работе изучены основные – оказывающие детерминирующее влияние на функции семеношения, корневой и световой конкуренции по отношению ко всходам и подросту под их пологом – параметры морфологической структуры древостоев.

Допожарные показатели структуры изучавшихся нами «чистых» (10С) послепожарных сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых Vб бонитета почти неизвестны (за исключением участка ПП Плсб–Б на Самохваловском болоте, не пройденном пожаром 1977 г). Поэтому в качестве «эталона» их исходной структуры использованы (см. таблицу 5.1) параметры таблиц хода роста наиболее сходных с ними нормальных (с относительной полнотой 1.0) древостоев сосны обыкновенной сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых Vб бонитета средней и южной тайги Западной Сибири [Shvidenko et al., 1996].

Анализируя пирогенные изменения структуры древостоев сосны на пробных площадях, можно отметить следующее. Интенсивный низовой пожар в сентябре 1977 г. вызвал более чем двукратное уменьшение плотности («густоты») 150-летнего древостоя сосны – примерно с 1320 до 1058 деревьев/га на Самохваловском болоте и его абсолютной полноты – с 6.6 до 3.2 м²/га (что эквивалентно снижению относительной полноты до 0.34) [Козловский, Павлов, 1967]. При этом средний диаметр стволов вследствие преимущественного «пожарного отбора» тонкомерных деревьев и роста возрос с 7.7 до 8.2 см, а его высота – с 7.2 до 7.7 м. Позднее, на 9-й и 34-годы после пожара, плотность древостоев в ходе отпада сухостоя и их естественного самоизреживания еще постепенно понизилась соответственно на 7 и 65 %, а средние диаметр, высота стволов и абсолютная полнота древостоев возросли соответственно на 11, 2.6, 3.1 % на 9-й год, но на 34-й год их диаметр и высота возросли на 17 и 7.8% соответственно, а абсолютная полнота снизилась на 15.6%.

В еще большей степени трансформировалась структура древостоев после пожаров на гари 5-летней давности на Луговском лесоучастке (кв. № 37), где сохранилось всего 720 деревьев/га со средним диаметром ствола 7.7 см, и

абсолютной полнотой $4.7 \text{ м}^2/\text{га}$ что соответствует относительной полноте 0.57). При этом средняя относительная ФАР достигла 67%, а интенсивность световой конкуренции древостоя – 33%.

Более радикальная трансформация структуры произошла после высокоинтенсивных низовых пожаров в зонально замещающих (топоэкологически аналогичных предлесостепным) сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых Vб (или даже Vв бонитета, со средней высотой древостоя – всего 4.7–4.9 м (в возрасте 135–150 лет!) подзоны средней тайги Западной Сибири. Здесь на обеих ПП на горях 24- и 34-летней давности пожар вследствие сильного повреждения корней деревьев и их вывала вызвал, по сравнению с исходными древостоями, отпад их большей части. Тем не менее, ко времени учета на ПП сохранилось 831–954 живых деревьев со средним диаметром ствола всего 5.3–5.6 см. Абсолютная полнота древостоя – $1.8\text{--}2.3 \text{ м}^2/\text{га}$, что соответствует относительной полноте 0.21–0.25 [Shvidenko et al., 1996]. Большая интенсивность пожаров и огневых повреждений структуры древостоев, вероятно, связаны с совпадением их дат с годами наиболее высоких летних температур воздуха и засух в данных регионах (1980, 1988 и 1991–1992 гг.). В целом, пирогенные древостои на верховых болотах Западной Сибири, в зависимости от интенсивности низового пожара, характеризуются более или менее значительным сокращением плотности и полноты древостоев, которое оказывает соответствующее влияние на формирование факторов микроклиматической, почвенной среды и процессы семеношения и естественного возобновления ценопопуляций сосны.

5.2. Послепожарное семеношение древостоев

Пирогенные изменения важнейшей для успешности естественного возобновления ценопопуляций функции семеношения деревьев и древостоев обусловлены не только более или менее их интенсивным огневым изреживанием, и конкуренцией и влиянием других экологических факторов. К ним относятся пожарные травмы и измененные послепожарные соотношения массы и функций стволов, крон и корней деревьев [Мелехов, 1948, 1980, 1985; Молчанов, 1967;

Санников, 1992; Санников, Санникова, 2009], структуры и конкуренции древостоя и живого напочвенного покрова, физико-химических свойств торфяного субстрата, экоклимата для всходов сосны и другие факторы.

В подзоне предлесостепи на ключевых ПП на Самохваловском болоте произошло резкое послепожарное сокращение плотности древостоев (примерно вдвое по сравнению с негорелым, условно «эталонным») и ее дальнейшее падение (еще на 65%) к 34-му году после пожара вследствие отпада (перехода в категорию «сухостоя») поврежденных огнем деревьев. Это сказалось на соответствующем уменьшении текущего (за последние 5 лет) прироста стволовой древесины – с 0.18 до 0.14 м³/га/год, т.е. до уровня, в 2–3 раза меньшего, по сравнению с «допожарным» (около 0.35 м³/га/год).

По данным С.Н. Санникова [1992] в Припышминских борах подзоны предлесостепи средняя семенная продуктивность 120-летнего древостоя не затронутого пожарами сосняка багульниково-кассандрово-сфагнового полнотой 0.5 составляет 98±15 тыс. семян/га/год, а 170-летнего полнотой 0.7 – 89±7 тыс. семян/га/год. На 14-й год после пожара в 150-летнем разреженном до полноты 0.52 древостое этого типа леса на Самохваловском болоте урожай семян возрос до 135±23 тыс. экз./га. В суходольном 175-летнем сосняке бруснично-чернично-зеленомошном количество шишек на 3–5-й годы после пожара также увеличилось на 30–35%, а урожай семян – на 25–64% [Санников, 1992].

Вероятно, аналогичное стимулирующее влияние оказал интенсивный пожар и на семеношение послепожарных древостоев на нашей ПП в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом на болоте Теплое в Луговском лесничестве. Здесь на 5-й год после пожара оно оказалось на 11–12% больше, чем в модальных негорелых древостоях. Тем не менее, на всех других ПП, разреженных пожаром до относительной полноты в среднем 0.3–0.4, семеношение в сосняках на верховых болотах подзоны предлесостепи все же уменьшилось на 30–40% – до 58–62 тыс. семян/га/год, (см. таблицу 5.1) – по сравнению с «номинальными» негорелыми (89–98 тыс. экз./га/год).

Анализ зависимости семеношения деревьев от изменений их абсолютной полноты древостоя на 5-й год после пожара средней интенсивности на болоте Теплое (рисунок 5.1а) выявил тесную и достаточно достоверную связь ($R^2 = 0.59$, $p \leq 0.05$). Ее форма аппроксимируется симметричной куполообразной параболой: $Y = -11x^2 + 103x - 4426$ с максимумом семеношения (около 240 тыс. семян/га/год) при абсолютной полноте древостоя $4.7 \text{ м}^2/\text{га}$ (относительной – 0,57) и быстрым падением его как при уменьшении, так и при увеличении полноты. Аналогичная, но несколько менее тесная связь ($R^2 = 0.31$) и притом в 2.5 раза меньшем уровне максимума семеношения (около 100 тыс. семян/га/год) получена на гари 34-летней давности по верховому болоту Самохваловское (рисунок 5.1б).

Вполне достоверные ($p \leq 0.05$) аналогичные по форме связи среднегодовых величин урожаев семян сосны с абсолютной полнотой древостоев на гарях 24- и 34-летней давности установлены и на гарях в зонально-топоэкологически замещающих сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых подзоны средней тайги Западной Сибири (рисунок 5.1в, г). Однако здесь максимальный уровень семеношения (27 тыс. семян/га/год) в 135-летнем древостое более чем вдвое, а в 150-летнем (50 тыс. семян/га/год) примерно в полтора раз ниже, чем в подзоне предлесостепи. Вероятно, это обусловлено, главным образом, крайне низкой потенциальной вегетативной продуктивностью древостоев (которые по средней высоте 4.7–4.9 м можно отнести к Vв бонитету), а также их пирогенной изреженностью (до относительной полноты 0.21-0.25) и более низкими уровнем грунтовых вод (УГВ = 19–23 см) и теплообеспеченностью вегетационного периода (см. главу 2).

Таким образом, в средней тайге (Арантур, Урай) пожары 24- и 34-летней давности привели к более резкому, чем в предлесостепи снижению абсолютной полноты древостоев – до $1.8\text{--}2.3 \text{ м}^2/\text{га}$ (таблицу 5.1.) и, как следствие, текущего объемного прироста стволовой древесины (до $0.05\text{--}0.08 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$, что в несколько раз меньше, по сравнению с номинальными негоревшими) и семеношения. По данным С.Н. Санникова [1992], после пожара 18-летней давности в 160-летнем сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом полнотой 0.45 в бассейне р. Конды

средний на ПП урожай семян составляет 70 ± 12 тыс. экз./га/год. На наших ПП в том же регионе средние параметры семеношения в сильно изреженных (до относительной полноты 0.21–0.25) пожарами низкобонитетных древостоях этого типа леса оказались в 2–3 раза меньше (26–46 тыс. семян/га/год). При этом они были в 2–5 раз меньше, чем в более полных пирогенных древостоях на верховых болотах подзоны предлесостепи (58–110 тыс. экз./га год).

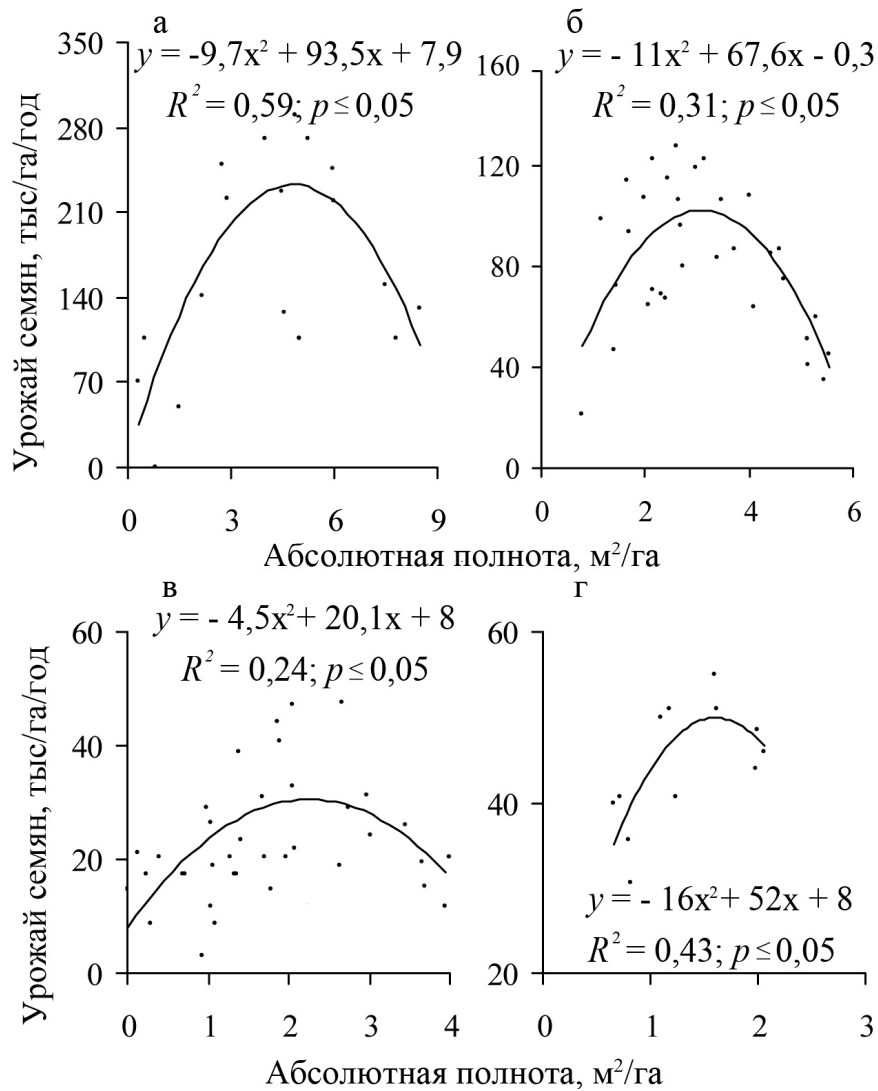


Рисунок 5.1 – Связи семеношения древостоя сосны с абсолютной полнотой древостоя сосны с давностью пожара 5 лет (а), 34 года (б), в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых в подзоне предлесостепи и на гари 24 лет (в, Арантур) и 34 лет (г, Урай) подзоны средней тайги Западной Сибири.

5.3. Пирогенная трансформация факторов субстрата для самосева сосны

Физические и химические свойства субстрата. Начальные стадии семенного возобновления природных ценопопуляций древесных растений являются решающими для его итога, определяя «программу» всего дальнейшего формирования нового поколения древостоя во времени и в пространстве [Санников, Санникова, 1985]. К ним относятся первые стадии онтогенеза сосны обыкновенной – «герменальная» с этапами прорастания семени и формирования проростка и «ювенильная» с этапами укоренения и приживания всхода 1–2-го года жизни, начала прогрессирующего роста подроста 3–5-летнего возраста и роста подроста старшего возраста (до смыкания его крон) [Санников, 1970а, б; Санников и др., 2012]. Для успешного развития на каждой стадии онтогенеза семенам, всходам и подросту требуются определенные и притом различные комплексы факторов окружающей среды: микроклимата, напочвенного субстрата и почвы и ее гидрологии, фитоценологических, а также зоо-, мико- и микробоценологических условий [Карпов, 1954; Сукачев, 1964; Санников, 1972, 1976; Карпов и др., 1983; Мелехов, 1985; Санников, Санникова, 1985; Kimmins, 1987].

Экологическими последствиями пожара являются не только коренная трансформации структуры и функций древостоя и лесного биогеоценоза, но и всех ведущих лимитирующих факторов его среды, прежде всего «напочвенной», непосредственно окружающей всходы и подрост. Степень различий (градиенты) этих факторов на не нарушенных пожаром участках леса и на пройденным им в суходольных, в частности сосновых лесах зеленомошной группы, в настоящее время уже довольно разносторонне изучена, но в заболоченных почти не выявлена.

Приоритетное значение на этапах прорастания семян и укоренения проростков и всходов, как показано стационарными исследованиями С.Н. Санникова и Н.С. Санниковой [1985] имеют тип и влажность напочвенного субстрата, на котором происходят заделка и прорастание семян и первоначальное

укоренение проростков. К преобладающим типам субстрата относятся: верхний 1–2-сантиметровый слой поверхности почвы, мхов, лишайников, хвойной лесной подстилки, разлагающегося древесного валежа и т. п. Под влиянием достаточно интенсивного низового пожара верхний высохший слой этих типов живого или мертвого растительного покрова выгорает, образуя качественно иной тип обожженного органического субстрата с альтернативными по отношению к негорелому типу физико-химическими и свойствами. Одновременно радикально изменяются и все другие взаимосвязанные факторы среды обожженного («гаревого») типа субстрата и микробиотопа («микросреды») – почвенные, фито- и зооценотические, микробиологические и т.д. [Санников, 1965, 1992].

По нашим наблюдениям, корни всходов сосны одно, двухлетнего возраста, извлеченные из «сфагновых подушек» почти сплошь усеяны вильчатыми микоризами (плотность до 4.3/на 1 см). В тоже время, рядом на кочках, на интенсивно обожженном сфагновом покрове, более интенсивно растущие всходы того же возраста отличаются в несколько раз меньшей плотностью микоризных корневых окончаний (0.6–0.7/на 1 см). Аналогичные исследования Д.В. Веселкина на гаревом субстрате в сосняках лишайниково-брусничных Припышминского лесного массива выявили аналогичные уменьшение плотности микориз на единицу длины сосущих корней 1, 2-х летних всходов по сравнению с негорелым [Веселкин, 2001, 2013; Veselkin et. al., 2010]. По видимому, это отражает более благоприятные условия пирогенного зольного минерального питания самосева по сравнению с допожарным.

В таблице 5.2 сопоставлены параметры главнейших факторов напочвенной среды, оказывающих лимитирующее влияние на начальные, решающие стадии естественного возобновления сосны, с одной стороны, на гари 5-летней давности на верховом болоте Теплое (далее – «гарь») и на постоянной ПП в давно (170 лет) негорелом сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом (далее – «негарь»).

Таблица 5.2 – Средние параметры микроклимата и почвенной среды самосева сосны на ЭДР БГЦ низовая гарь 5-летней давности и в давно (170 лет) негорелом ЭДР БГЦ в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом подзоны предлесостепи Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	Дп, лет	ФАР, %	Корнеобитаемый слой торфа						Проективное покрытие растений, %					
			ОИЭВ	T	pH	P_2O_5	K_2O	$Ca+Mg$	Pa	Sph	Pol	Lp	Cc	ΣP
Г	5	50 ±4	40.8%	13.5	3.55	0.2	2.7	0.3	4.7 ±0.6	51 ±6	18 ±3	15 ±2	16 ±4	49 ±7
НГ	170	29 ±4	7.5%	12.1	3.07	сле- ды*	1.5*	0.1*	6.6 ±0.5	72 ±5	1± 0.2	20 ±1.8	31 ±2.7	80 ±6

Примечания: ЭДР БГЦ – эколого-динамический ряд биогеоценоза; Дп – давность пожара; ФАР – относительная ФАР, %; ОИЭВ (см. главу 7) – относительная интегральная влажность (% от оптимума для прорастания семян сосны); T – среднесуточная температура субстрата в июне-июле (°C); pH – кислотность в H_2O ; P_2O_5 , K_2O – содержание фосфора и калия (мг/100 г почвы); $Ca+Mg$ – содержание кальция и магния (ммоль/100 г почвы); Pa – абсолютная полнота ($m^2/га$); Sph – сфагновые мхи, Pol – *Polytrichum commune*, *Pol. strictum*, Lp – *Ledum palustre*, Cc – *Chamedaphna calculata*; ΣP – общее проективное покрытие нижнего яруса фитоценоза; * – по: Санников и др. [2010].

Прежде всего, резко различны физические свойства верхнего 2–3-сантиметрового слоя ненарушенного сфагнового покрова *Sphagnum magellanicum* в сосняке на негорелом сфагновом болоте (объемная масса – 0.04 г/см^3 , порозность – 93%, объемная влажность в июне-июле (на фоне антициклона) – 5–7%, температура – 12–13 °C) и интенсивно обожженного (выгоревшего на глубину до 10–15 см) сфагнового покрова (соответственно – $0.43\text{--}0.51 \text{ г/см}^3$, 75–90%, 40%, 13.0–14.0 °C).

По исследованиям С.Н. Санникова [1965, 1973, 1992] в суходольных сосняках-зеленомошниках главнейшим экологическим фактором общего стимулирующего влияния интенсивного низового пожара на естественное возобновление анемохорных видов хвойных является повышение и стабилизация влажности почвенного субстрата. По нашим экспериментам (см. главу 7), вследствие резкого (в 2 раза) увеличения объемной массы прожженного «пироторфяного» (термин Т.А. Ефремовой, [1990, 1992]) сфагнового субстрата, (по сравнению с негорелым) его объемная влажность в период прорастания семян

(июнь–июль) – 23% – была в 4.5 раза выше, чем негорелого (5.2%) сфагнового покрова. Эта влажность благодаря высокой водоудерживающей способности сфагновых мхов [Magdefrau, Wutz, 1951] при отсутствии длительной засухи летом обычно оказалась более или менее достаточной для прорастания лишь 20% семян сосны. Тем не менее, как показали наши эксперименты, пироженное увеличение уровня их влажности значительно повышает всхожесть семян сосны (до 40%) в обожженном сфагновом субстрате (см. главу 7).

Температура субстрата летом в лесной зоне Западной Сибири не лимитирует прорастание семян сосны [Санников, Санникова, 1985]. Тем не менее, ее закономерное повышение днем (на 1.0–1.5 °С) в сторону оптимума (около 20 °С) на горелом сфагновом покрове, по сравнению с негорелым, несомненно, благоприятно на относительно «холодных» заболоченных почвах.

Химические параметры почти совершенно неразложившегося (15%) белесоватого верхнего слоя торфяного субстрата (на глубине 15–20 см) на негорелом верховом Самохваловском болоте, по данным С.Н. Санникова и др. [2010], резко различны с таковыми в смежном суходольном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном по содержанию органического вещества («гумус» – 87 и 1.1% соответственно), рН (3.3 и 4.4), а также P_2O_5 (0.2 и 7.9 мг/100 г почвы), K_2O (1.5 и 6.0 мг/100 г), $Ca+Mg$ (0.1 и 0.6 ммоль/100 г). Это свидетельствует о контрастных различиях почвенного плодородия для роста деревьев и самосева сосны на болоте и суходоле.

На «свежих» 1–2-летних гарях верховых болот концентрация элементов минерального питания растений в мозаичных углублениях выгоревшего сфагнового покрова, как и на смежном суходоле в Припышминских сосняках-зеленомошниках [Арефьева, 1963], в 2–3 выше, чем до пожара. Это, как показано ранее [Санников, 1966] способствует росту самосева сосны. Однако на нашей ПП на гари 5-летней давности в сосняке на верховом болоте лишь рН остается примерно в 10 раз ниже (3.55), содержание K_2O незначительно выше, а P_2O_5 даже несколько ниже, чем было до пожара вследствие вымывания этих водорастворимых элементов осадками [Фирсова, 1969] и потребления

восстанавливаемым фитоценозом (см. таблицу 5.2). Тем не менее, повышение концентрации зольных элементов, а также, вероятно, и минеральных форм азота ($\text{NH}_4^+ \text{NO}_3^-$), закономерное в первые 1–2 года после огневой минерализации, а NH_3 – даже при простом нагревании мхов до температуры выше 100 °С [Арефьева, 1963; Арефьева, Колесников, 1964], это, несомненно, стимулировало быстрый рост самосева сосны на этой ПП (см. главу 6).

5.4 Фитоценотические конкурентные факторы субстрата

Низовые пожары на всех ПП вызвали кардинальную трансформацию соотношения проективного покрытия видов мохового и кустарничкового подъярусов нижнего яруса фитоценозов, пропорциональную крайне мозаичной интенсивности выгорания сфагнового покрова. Наибольший интерес для нас представляют собой пирогенные изменения в доле площади и степени выгорания тех наиболее высыхающих участков сфагнового покрова на кочках, на которых до пожара доминировали два вида сфагновых мхов – *Sphagnum magellanicum* и *Sphagnum fuscum*. Именно они в основном являются тем субстратом, на котором происходит естественное возобновление сосны на верховых болотах.

Как отмечено ранее многими авторами и показывают наши наблюдения в Западной Сибири, на сфагновых верховых болотах, давно (свыше 30–40 лет) не затронутых пожарами или какими-либо механическими нарушениями поверхности сплошного сфагнового ковра, возобновление сосны даже при достаточном обилии ее семян не происходит. Жизненные всходы сосны поселяются, а самосев успешно выживает и растет лишь на участках сфагновых сосняков, подвергшихся ветровалу или какой-либо механической обработке с образованием достаточно глубоко (более 10–15 см) обнаженного и лучше разложившегося сфагнового торфа [Смоляк, 1955; Пьявченко, 1963, 1967, 1972; Буш, 1970; Константинов, 1979, 1982; Чиндяев и др., 2008].

В ряде работ [Пьявченко, 1953; Смоляницкий, 1977; Вомперский, 1968] выявлено крайне неблагоприятные экологические свойства сфагнового покрова – его экстремально высокая актуальная кислотность (рН – 3.0 и ниже), избыточная

влажность и адекватный анаэробнозис, олиготрофность («пейноморфизм», Walter, [1968]) и даже токсичность [Смоляницкий, 1977]. Все эти отрицательные атрибуты среды сфагновых «подушек» препятствуют возобновлению сосны. Однако (как экспериментально выявлено нами) главнейшую, приоритетную роль жестко лимитирующего фактора среды, почти абсолютно блокирующего самую начальную стадию возобновления сосны играют фитоценотические конкурентные отношения, а именно: тотальная «световая» конкуренция более быстро растущего, по сравнению со всходами сосны, сомкнутого сфагнового покрова постепенно полностью подавляющего их в ходе появления и роста. Ранее фактор превосходства сфагновых мхов в скорости роста над всходами хвойных и, как следствие, их «погружение» в сфагновый покров, этиоляция и отмирание на качественном уровне отмечали В.Г. Рубцов [1955, 1959] и К.В. Зворыкина [1969].

Результаты наших экспериментальных посевов семян сосны болотного происхождения (с крылатками для имитации естественного «самосева») проведенных нами на поверхности кочек верхового Исетского болота, покрытых ненарушенным сомкнутым покровом *Sphagnum angustifolium* и *Sphagnum magellanicum*, показали следующее (рисунок 5.2). К концу лета лишь у всходов, возникших из семян, высеянных на поверхности мха (но под влиянием дождей погружившихся в мох в среднем на 1.8 см), все семядоли располагались выше на 1.8–2.0 см его новой поверхности (к сентябрю она поднялась на 2.0 см выше весеннего уровня) и характеризовались нормальной жизненностью. Проростки же из семян, высеянных на глубине 2.0 см (и погружившихся за месяц еще на 0.6–0.8 см) со средней длиной гипокотилия около 5.2 см смогли вынести семядоли только до 0.5–0.8 см над самой поверхностью терминальных побегов сфагнума, по существу, располагаясь в одном ярусе с ними. В то же время этиолированные семядоли проростков из семян, высеянных в сфагнум на глубину 4 см, смогли «выбиться» над поверхностью мха только на 0.3 см, оказавшись почти погребенными в его сомкнутом слое.

Относительная ФАР, измеренная миниатюрным датчиком прибора (ТКА–ПКМ 31) на уровнях размещения семядолей всходов, в сентябре составляла: 100%

у всходов из семян, высеянных на поверхности сфагнома, 5.0–7.0% – для глубины 2 см, и лишь 0.5% для проросших на глубине 4 см (рисунок 5.3). Соответственно выживание всходов в процентах от числа высеянных семян к концу сезона вегетации было 10, 5.3 и 2% (таблица 5.3). К окончанию вегетационного периода максимум послойного распределения семян сосны в профиле сфагнового покрова, высеянных (с крылатками) на его поверхности, оказался на глубине около 2 см, почти совпадая со вторым уровнем первоначального размещения семян в опыте (рисунок 5.2).

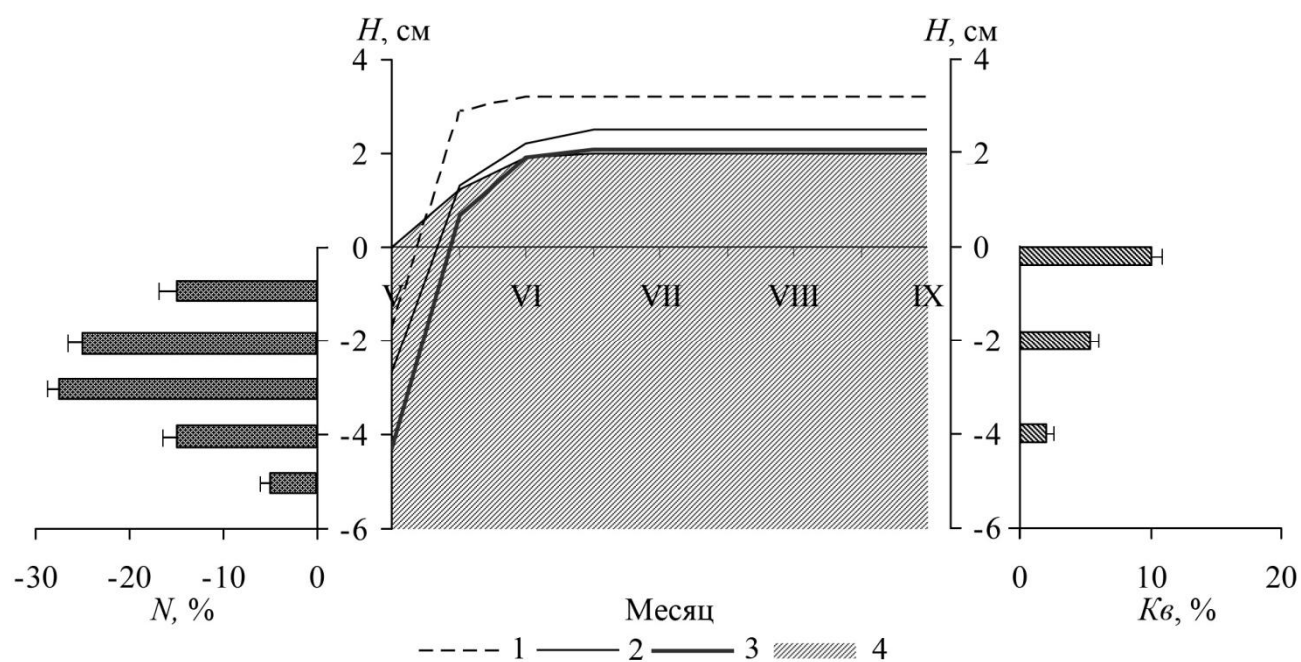


Рисунок 5.2 – Стратиграфический анализ сезонной динамики роста и выживания всходов сосны из семян, размещенных на различной глубине в сомкнутом сфагновом покрове (*Sphagnum. magellanicum*) на кочках верхового болота (сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый) в 1 год жизни. Лабораторная всхожесть семян болотного происхождения - 67 %. примечания: 1–3 – длина гипокотилей всходов с глубины 0, 2 и 4 см соответственно; 4 – высота сфагнового покрова; K_v – коэффициент выживания всходов в сентябре, %; N – доля общей численности семян сосны, высеянных на поверхность сфагнового покрова по глубине размещения в нем, %.

Таким образом, к концу первого года жизни всходы сосны, сформировавшиеся из семян, расположенных на поверхности и на глубине до 2 см (куда под влиянием дождей проваливается их большая часть), выносят свои

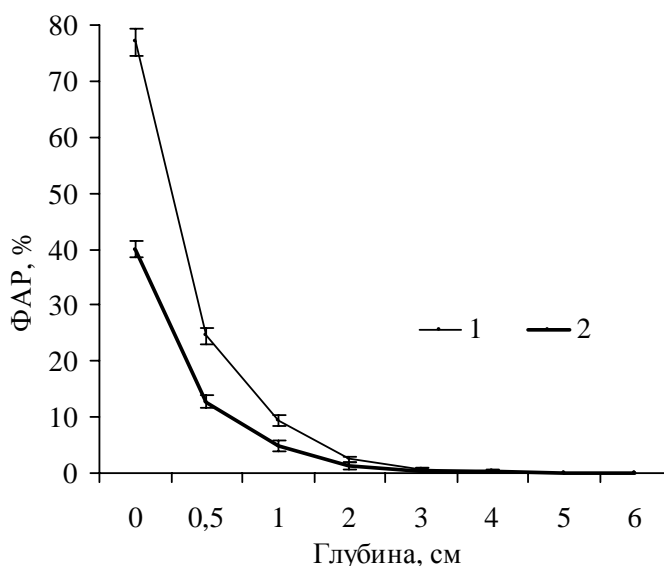


Рисунок 5.3 – Зависимость ФАР от глубины сфагнового покрова.
Примечание: 1 – на открытой гари; 2 – под пологом древостоя, полнотой 0.4.

Таблица 5.3 – Динамика численности всходов сосны (% от общего числа семян, высеянных на различную глубину) в сфагновом субстрате в течение вегетационного периода.

Месяц учета	Глубина посева, см			
	0	2	4	6
Июнь	9±2	4.7±1	0	0
Июль	9.7±2.5	5±1	2±0.5	0
Август	10±3	5.3±1.5	2±0.5	0
Сентябрь	10±3	5.3±1.5	2±0.5	0

семядоли выше или в верхний достаточно освещенный ярус сфагнового покрова верхового болота. Экстенсивные ветвление и микоризация их корней, проникающих в сфагновый субстрат на глубину до 10–12 см, казалось бы, оставляет им реальные шансы на дальнейшее укоренение и выживание. Однако как установлено по ходу роста в высоту стеблей редких найденных на ПП 2–3-летних всходов, которым было негде укорениться в рыхлом сфагновом субстрате, текущий годичный прирост их терминальных побегов не превышал 0.9–1.2 см в год (рисунок 5.4).

В течение 2-го (максимум 3-го) периода вегетации, отставая в линейном годичном приросте от сфагнового покрова, который ежегодно в 2 раза больше (1.9–2.3 см/год), почти все они к концу 3-го года жизни оказываются почти

полностью погребенными под его сомкнутым слоем толщиной более 1 см (таблица 5.4). В итоге, в условиях относительной ФАР менее 35% (см. рисунок 5.3) и экстремальной олиготрофности, кислотности и токсичности субстрата

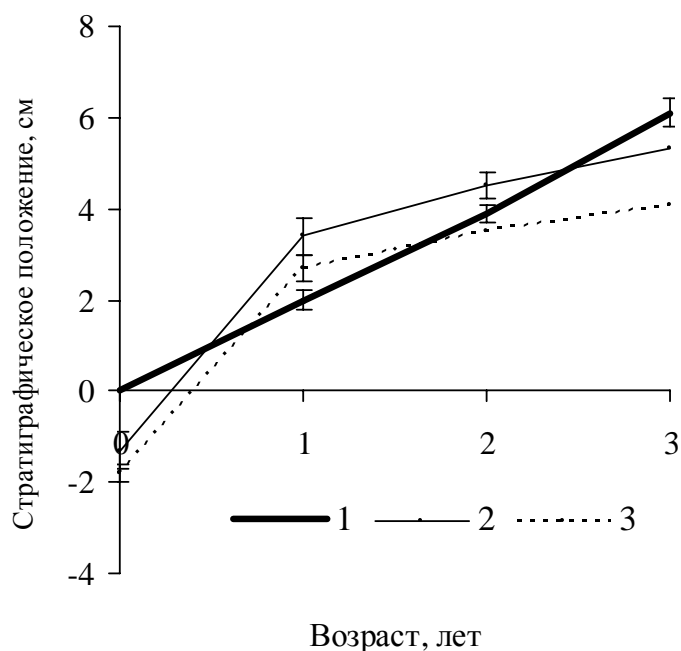


Рисунок 5.4 Динамика линейного роста и потенциальной конкуренции за ФАР мохового покрова *Sphagnum magellanicum* по отношению к всходам сосны в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом на верховом болоте. 1 – поверхность *Sphagnum*; 2 – жизнеспособные проростки сосны; 3 – угнетенные проростки сосны.

Таблица 5.4 – Погодичная динамика роста и отношений апикальной поверхности *Sphagnum* и всходов сосны в конце вегетационного сезона.

Глубина заделки семян, см	Длина гипокотыля, см	Параметры высоты					
		1-й год		2-й год		3-й год	
		Zh	ΔH^*	Zh	ΔH^*	Zh	ΔH^*
Мох	–	2.1±0.3	–	2.0±0.2	–	1.9±0.2	–
0 *(-1.8)	4.5±0.4	1.0±0.3	+ 1.8	0.7±0.3	+ 0.5	0.9±0.2	- 0.5
2 *(-2.7)	5.0±0.7	1.0±0.2	+ 0.5	–	–	–	–
4 *(-4.2)	5.5±0.8	0.9±0.1	+ 0.3	–	–	–	–

Примечания: Zh – годичный прирост терминального побега, см; H – длина всхода, см; ΔH – превышение (+) или отставание (-) апикальных почек по отношению к поверхности мха; * – с учетом заглубления семян во мху (в скобках) к концу вегетации у высеванных на 0 см – 1.8 см, на 2 см – 0.7 см, на 4 см – 0.2 см.

всходы сосны в сомкнутых сфагновых «подушках», занимающих до 90% поверхности болота, не могут сбалансировать свой ассимиляционный режим и отмирают. Даже при достаточном налете семян сосны, на большей части (свыше 70–75%) поверхности верхового болота, покрытой сфагновыми мхами, эффективное возобновление сосны исключено их конкуренцией. Появление и выживание отдельных жизненных всходов возможно лишь на вершинах некоторых кочек с редким и невысоким покровом сфагновых мхов (5–7% общей площади БГЦ). В общем, это означает, что после восстановления на большей части площади гари относительно сомкнутого сфагнового покрова *даже при обильной инсеминации поверхности болота она становится экологически «закрытой» для естественного возобновления сосны.*

В зависимости от проективного покрытия и степени сомкнутости сфагнового покрова, которые на болоте крайне переменчивы [Демаков и др., 2012], появление и выживание редких всходов сосны возможно лишь на немногих микроучастках с минимальным развитием сфагнового покрова (с числом стеблей мха не более 50–100 экз./дм²). Судя по данным учета на ПП, обычно они встречаются в верхней части кочек на площади не свыше 3–5% от общей площади БГЦ.

Низовой пожар вызывает образование во всех отношениях принципиально иного, экологически предпочитаемого типа субстрата для заделки, прорастания семян и укоренения проростков и всходов сосны на сфагновом болоте. В верхнем слое – в живом, а глубже мертвом, но рыхлом и воздухоемком сфагновом субстрате – отсутствует какой-либо достаточно уплотненный и разложившийся слой, который мог бы стать основным (базовым, «стартовым») для укоренения и почвенного питания всходов древесных растений.

После интенсивного пожара, выжигающего слой сфагнового покрова толщиной свыше 5–10 см (а тем более 10–15 см) вследствие сложного сочетания физико-химических процессов минерализации, пиролиза и спекания продуктов горения, (а также воздействия пока еще недостаточно изученных атмосферных, почвенных и микробиологических факторов) образуется специфичный

«пироторфяной» горизонт [Ефремова, 1992; Yefremova, Yefremov, 1996; Ефремов и др., 2009]. В первые 1–2 года его относительно уплотненная обожженная «битуминизированная» поверхность, в отличие от рыхлых сфагновых подушек представляет собой на порядок более благоприятный субстрат не только для прорастания семян, но и для укоренения всходов сосны. Некоторые физико-химические преимущества этого типа субстрата, по сравнению с негорелым, были приведены в таблице 5.2. К числу его важнейших свойств, способствующих прорастанию семян, укоренению и росту всходов самосева сосны на горях «по болоту», кроме обычно почти всегда достаточной влажности, относится и его более высокая обеспеченность зольными элементами почвенного питания [Yefremova, Yefremov, 1996]. Но его главными, в конечном итоге решающими экологическими преимуществами, определяющими успешность начальных этапов естественного возобновления сосны, являются следующие три: 1) открытость к нему доступа семян; 2) формирование более или менее уплотненного слоя для прорастания семян укоренения проростков и всходов и 3) отсутствие фитоценотического «конкурентного исключения» всходов в первые годы после пожара.

На рисунке 6.5 (см. главу 6) показано, что лишь первые две послепожарные генерации всходов сосны, возникшие на открытой, еще лишенной пирогенного мохового покрова *Polytrichum commune* или зарастающей его редкой (несомкнутой) порослью гари, успевают обогнать его (или, по крайней мере, не отстать от него) по ежегодному линейному росту и высоте стеблей. Поэтому они оказываются выше поверхности кукушкина льна и, получая достаточное световое довольствие, укореняются, выживают и развиваются далее. Напротив, более поздние генерации всходов, (начиная с 3-го года после пожара) попадая под уже сомкнутый полог кукушкина льна со стадии проростков, вынуждены развиваться в условиях значительного, а затем и полного дефицита ФАР для фотосинтеза и большей частью отмирают (рисунок 5.5). Аналогичным образом, на долгомошных вырубках северной тайги Русской равнины, жизненный самосев ели европейской

появляется и выживает только в первые три года после рубки, пока высота *Polytrichum commune* не более 5–7 см [Чертовской, 1963].

Таким образом, в отличие от давно негорелых сфагновых болот, после интенсивного пожара на них, вызвавшего хотя бы частичное (мозаичное) выгорание верхнего слоя сфагнового покрова с образованием уплотненного «пироторфяного горизонта», создаются необходимые и вполне достаточно благоприятные условия среды напочвенного субстрата, обеспечивающие успешное появление, выживание и развитие, по крайней двух–трех первых генераций всходов сосны.

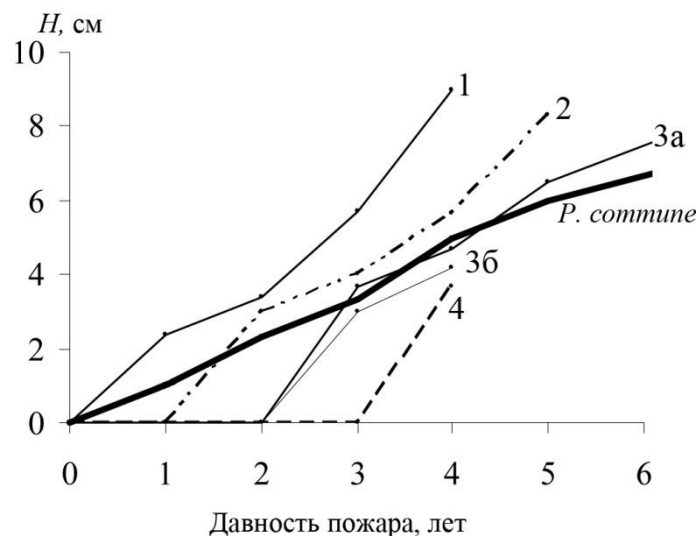


Рисунок 5.5 – Соотношение в ходе роста по высоте мха *Polytrichum commune* и всходов сосны различных генераций. Генерации всходов сосны: 1 – первого года; 2 – второго года; 3 – третьего года (3а – здоровые, 3б – угнетенные); 4 – четвертого года после пожара.

На последующих этапах роста и развития самосева сосны в пирогенных сосняках на верховых болотах Западной Сибири значительное влияние могут оказывать также заросли доминирующих видов кустарничков – *Ledum palustre* и *Cassandra calyculata* (= *Chamedaphne calyculata*). Эти виды сразу после пожара обильно возобновляются вегетативно и исключительно быстро растут (по 5–7 см/год и более), уже на 4–5-й годы образуя густые заросли с проективным покрытием до 15–20 % (рисунок 5.6).

Их конкурентное влияние на рост самосева сосны, во многом оказывающегося под их пологом, несомненно. Это отражается отрицательной

связью текущего прироста самосева сосны с общим проективным покрытием багульника, кассандры и клюквы (рисунок 5.7), который повышается с давностью пожара (см. рисунок 5.7б). Вероятно, более тесная и достоверная корреляция может быть выявлена с их фитомассой.

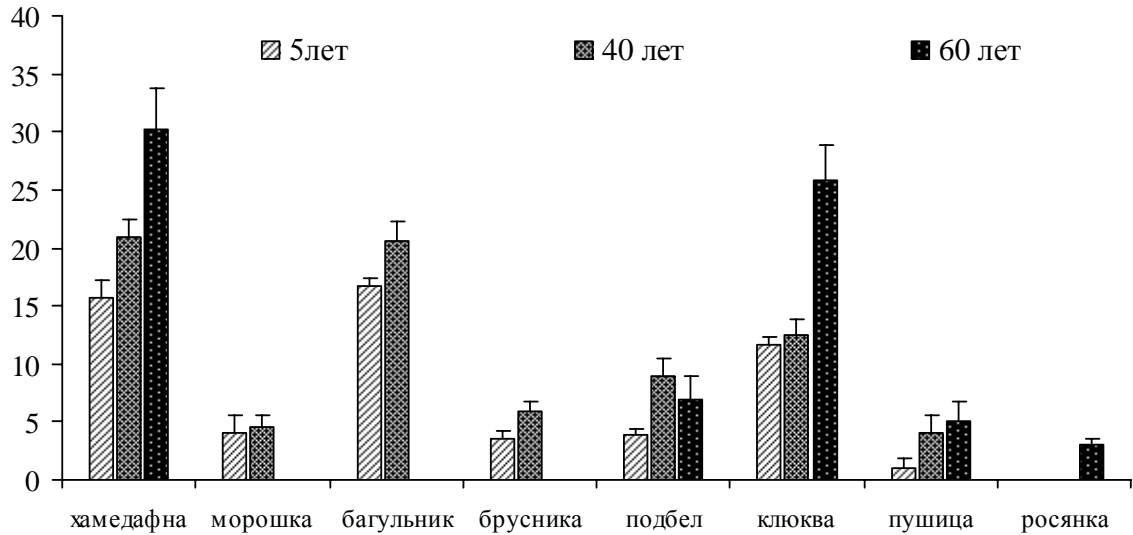


Рисунок 5.6 – Проектное покрытие живого напочвенного покрова на гари разной давности в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

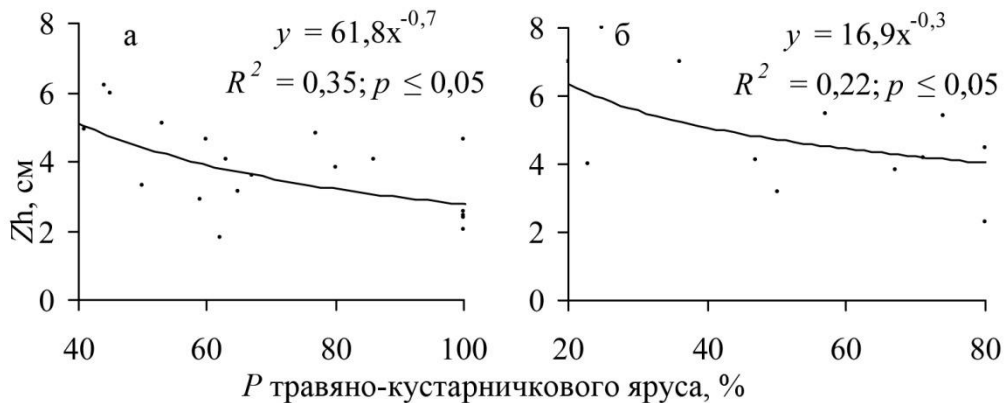


Рисунок 5.7 – Связь терминального прироста сосны (Zh) с общим проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса на гари 5-летней давности (а) и 34-летней давности (б) подзоны предлесостепи Западной Сибири.

5.5. Оценка градиентов возобновления сосны в послепожарных и негорелых сосняках на верховых болотах. Сравнение изменения основных параметров факторов напочвенной среды для самосева сосны представлены в таблице 5.5.

Приведенные градиенты параметров напочвенной среды свидетельствуют о высоко достоверных благоприятных изменениях почти всех основных факторов, особенно ОМ и Mv (на порядок величин), а также ОИЭВ. Так, это играет решающую роль в успешности прорастания семян сосны и выживания ее всходов. Менее значительны, но все же вполне экологически значимы, различия ФАР (43%), смена сфагновых мхов политриховыми (95%) и уменьшение проективного покрытия багульника и кассандры (40%).

Таблица 5.5 – Градиенты лимитирующих факторов напочвенной среды самосева сосны на гари 5-летней давности и в давно (170 лет) не горелом сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом подзоны предлесостепи Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	Факторы напочвенной среды						
	ФАР, %	ОМ	Mv	ОИЭВ	Рмхсф	Рмхп	Ртр-кс
НГ	29±4	0	0.04±0.01	85.3±4.5	72±5	1±0.2	80±6
Г	67±6	49±7	0.1±0.01	283.9±12	51±6	18±3	49±1.2
Гр	+38	+49	+0.06	+198.6	-21	+17	-31
Δ	>2.3	>49	>2.5	>3.3	<1.4	>18	<1.6
t_{st}	–	3.7	32.3	10.3	2.9	2.5	–
p	–	***	***	***	**	*	–

Примечание: ЭДР БГЦ – эколого-динамический ряд возобновления и развития биогеоценоза, НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром в последние 10 лет, Гр – градиент параметра, Δ – увеличение (>) или уменьшение (<) градиента, раз, t_{st} – критерий Стьюдента [Snedecor, Cochran, 1968], p – доверительный уровень статистических различий: * – ≤ 0.05 , ** – ≤ 0.01 , *** – ≤ 0.001 . ФАР – относительная фотосинтетически активная радиация (% от открытого места), Гп – толщина слоя органического напочвенного субстрата (мхов или подстилки (см)), ОМ – относительная площадь огневой минерализации поверхности почвы низовым пожаром (%), Mv – объемная масса верхнего слоя субстрата (% по объему), ОИЭВ* – относительная интегральная влажность субстрата (% от оптимальной влажности за период прорастания семян (15 суток) (см. гл. 7), Рмхсф – проективное покрытие (%) зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*), Рмхп – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*), Ртр-кс – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового подъяруса.

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ И КОНКУРЕНЦИИ ДРЕВОСТОЯ НА ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СОСНЫ В СОСНЯКАХ НА ВЕРХОВЫХ БОЛОТАХ

Задача данной главы – на основе выявленных в предыдущей главе особенностей пирогенных изменений структуры, семеношения древостоев и факторов почвенной среды – анализ и оценка влияния пожаров и конкуренции древостоя на динамику численности, роста и жизнеспособности подростов сосны обыкновенной в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых в подзоне предлесостепи и зонально замещающих типах леса средней тайги Западной Сибири.

6.1. Сравнительная оценка численности пирогенного подростка.

Общая численность подростка. В таблице 6.1 приведены параметры средней интегральной численности подростов сосны и коэффициенты возобновительной эффективности пожаров в давно (170 лет) негорелом и серии пройденных пожаром различной давности (от 4 до 34 лет) сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых подзоны предлесостепи. Судя по ним, общая численность самосева сосны в первые 4–5 лет (главным образом в первые 2–3 года) после пожара (105–98 тыс. экз./га) на два порядка величин (в 16–18 раз), а количество жизнеспособного («жизненного») подростка (44–60 тыс. экз./га) на порядки выше, чем в негорелом сосняке (5.8–0.3 тыс. экз./га соответственно). По данным С.Н. Санникова [1992], коэффициенты общей пожарной эффективности возобновления (сосны в суходольных сосняках бруснично-черничных предлесостепи и средней тайги также составляют 21 и 14% соответственно. Это означает, что, как и в смежных суходольных сосняках (см. главу 4), в первые годы после пожара происходит бурная вспышка возобновления ценопопуляций сосны на верховых болотах.

Таблица 6.1 – Средние параметры и градиенты подроста сосны на не горях и горях под пологом древостоев на верховых болотах в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых в подзонах предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

ЭДР БГЦ	Дп, лет	Древостой			Факторы среды				Параметры подроста										
		А, лет	$\frac{Pa,}{Po}$ $\frac{м^2/га}{}$	Nс, тыс./га/ год	ОМ, %	ФАР, %	Р, %		N, тыс./га	Nжз тыс./г а	K вЭП	K вСТ	Kв, %	А, лет	Н, см	Zh, см	Zh/Н, %	Рк, %	Сv, % <u>общ</u> жз
							мхсф пмх	тр- кс											
Предлесостепь																			
Г	4 Смх	170	$\frac{3.2 \pm 0.3}{0.34}$	115±21	48.6±5	50±4	$\frac{46 \pm 4}{48 \pm 2}$	18± 1	105±12	60±4	18	100	17	1-4	13± 1	3.2± 0.2	25.0± 0.7	0.6	
	5 Тпл	120	$\frac{4.7 \pm 0.6}{0.57}$	110±28	49±7	67±6	$\frac{51 \pm 6}{18 \pm 3}$	49± 1.2	98±13	44±7	17	87	13	2-3	15± 1	3.7± 0.3	26.3± 1.2	1.0	$\frac{63}{72.4}$
	9 Бахм	180	$\frac{3.3 \pm 0.4}{0.35}$	61±9	48±6	53±4	$\frac{48 \pm 2}{35 \pm 1}$	54± 0.9	43±2	28±1	7	100	15	3-8	22± 1	2.3± 0.2	10.6± 0.5	2.7	
	18 Ерш	130	$\frac{2.4 \pm 0.2}{0.28}$	59±4	35±3	35±3	$\frac{40 \pm 3}{24 \pm 3}$	47± 3.2	34±2	14±1	6	–	7	13- 17	59± 4	3.1± 0.2	5.2±0 .3	12	
	34 Смх	200	$\frac{2.7 \pm 0.3}{0.28}$	62±5	25±0,7	58±4	$\frac{41 \pm 4}{10 \pm 1}$	56± 1.7	61±10	18±3	11	100	9	27- 32	121 ±5	4.5± 0.2	$\frac{4.0 \pm}{0.3}$	48	$\frac{90}{80}$
НГ	170 Смх	170	$\frac{6.6 \pm 0.5}{0.7}$	89±7	0	29±4	$\frac{72 \pm 5}{1 \pm 0.2}$	80 ±6	5.8±1	0.34± 0.03	–	40	0,1	≥20- 50	40± 8	2.1± 0.5	5.5± 1.2	–	15
Тайга средняя																			
Г	24 Аранту р	135	$\frac{1.8 \pm 0.2}{0.21}$	26±2	–	36±2	45±2	89 ±3	15±1.5	7.8±1. 3	–	100	10	15- 23	113 ±7	2.4± 0.2	2.5± 0.3	7.4	$\frac{63.3}{48.3}$
	34 Урай	150	$\frac{2.3 \pm 0.3}{0.25}$	45±2	–	37±2	62±1	36± 0.5	19±3.1	8.3±1. 1	7.4	75	6	26- 33	102 ±9	4.6± 0.5	5.1± 0.9	13. 0	$\frac{56.5}{46.7}$

Примечание: ЭДР – эколого-динамический ряд биогеоценоза; БГЦ – биогеоценоз; Дп – давность пожара; А – возраст древостоя; Pa – абсолютная полнота; Po – относительная полнота; Nс – семеношение; ОМ – огневая минерализация; ФАР – фотосинтетическая активная радиация; Р – общее проективное покрытие; Рмхсф – проективное покрытие (%) сфагновых мхов, Рпмх – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*), Ртр-кс – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового покрова; N – общая численность подроста; N жз – численность жизненного подроста; Kвэп – коэффициент возобновительной эффективности пожара; Kвст – коэффициент встречаемости подроста на учетных площадках от числа всех УП; Kв – коэффициент выживания подроста в процентах от числа семян, налетевших за 3 года; Н – общая высота стволика подроста; Zh – средний прирост терминального побега подроста за 3 года; Zh/Н – жизненность; Рк – общее проективное покрытие крон подроста; Сv – коэффициент вариации.

В относительно однородных условиях экотопа одного и того же Самохваловского болота по мере увеличения давности пожара с 4 до 170 лет и самоизреживания (отпада) подроста сосны его общая численность постепенно уменьшается с 105 до 5.8 тыс. экз./га, количество жизненного подроста – с 60 до 0.3 тыс. экз./га, а индекс его жизнеспособности – с 25 до 5.5% (см. таблицу 6.1). При этом доля жизненного подроста в его общей численности на относительно «свежих» горях (45–57%) почти в 10 раз больше, чем в давно (170 лет) негорелом сосняке (6%).

Коэффициент возобновительной пожарной эффективности (Квэп) отражает отношение общего количества подроста на пробных площадях к таковому на давно негоревшей ПП в подзоне предлесостепи (рисунок 6.1). Квэп имеет выраженную тенденцию к снижению в зависимости от давности пожара, но от постепенного общего тренда несколько отличается ПП, прогоревшая 34 года назад, что возможно объясняется здесь совпадением года пожара с «семенным» годом, вызвавшим необычайно обильное возобновление.

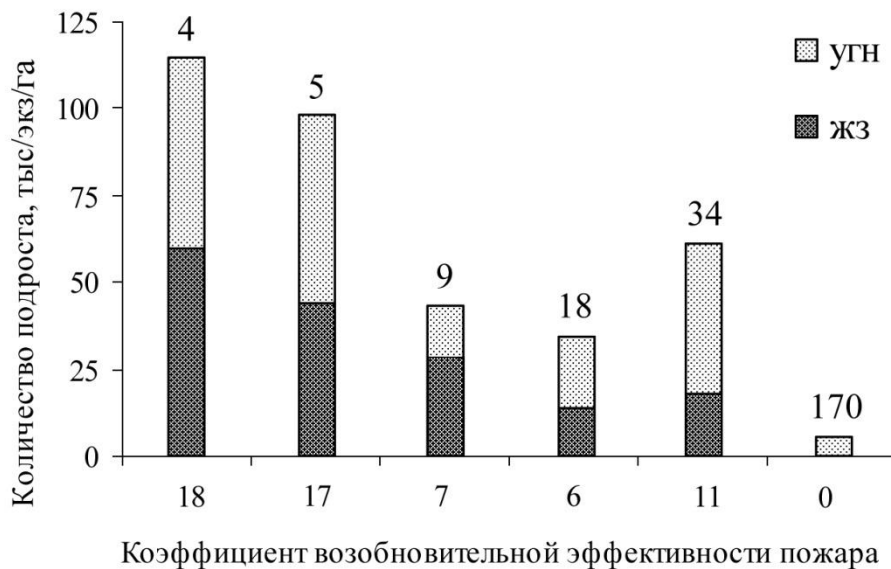


Рисунок 6.1 – Коэффициент возобновительной эффективности пожара в зависимости от давности пожара. Цифры над столбиками диаграммы – давность пожара, лет.

Для успешного возобновления ценопопуляций сосны (с плотностью жизненного подроста более 3–5 тыс. экз./га) необходима более или менее значительная (не менее 10% общей площади) пожарная («огневая»)

минерализация (ОМ) достаточного по толщине (не менее 10–15 см) верхнего слоя сфагнового покрова. На рисунке 6.2 приведена выявленная нами достаточно достоверная ($p \leq 0.05$) связь ($R^2 = 0.41$) с относительной площадью выгорания верхнего слоя сфагновых мхов на гари 5-летней давности в сосняке на верховом болоте «Теплое» (Луговское лесничество). Судя по кривой аппроксимации этой регрессии, с увеличением относительной площади огневой минерализации сфагнового субстрата с 5 до 100%, общая численность самосева сосны возрастает с 5 до 23 экз./м².

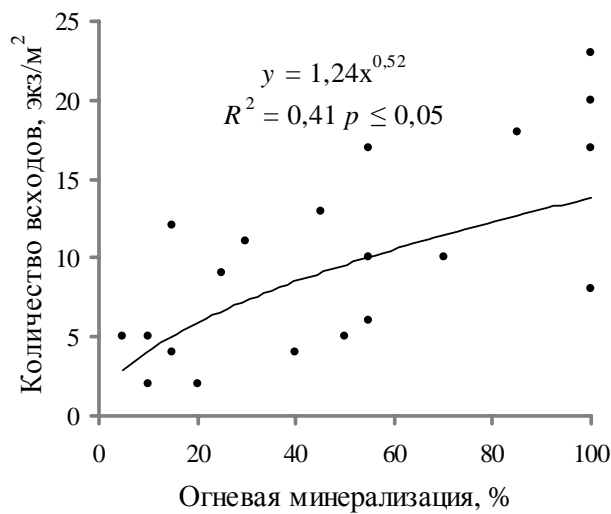


Рисунок 6.2 – Зависимость количества всходов сосны от площади выгорания (ОМ, %) покрова из сфагновых мхов на гари 5-летней давности в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом подзоны предлесостепи Западной Сибири

На рисунке 6.3а приведена связь общей численности подроста сосны с увеличением абсолютной полноты разреженного пожаром 5-летней давности древостоя (с относительной полнотой 0.57). Она крайне слабая и статистически недостоверна ($R^2 = 0.01$). Более тесная и достаточно достоверная связь ($R^2 = 0.28$; $p \leq 0.05$) выявлена на гари 34-летней давности (рисунок 6.3в), где конкурентное влияние более плотного древостоя-эдификатора на подрост уже вполне отчетливо проявилось. Здесь по мере двукратного уменьшения абсолютной полноты древостоя с 4.7 до 2.7 м²/га отмечается тренд довольно быстрого снижения плотности подроста – приблизительно в 1.5–3 раза с 98 до 34–61 тыс. экз./га.

Общая плотность подроста сосны в давно негорелых сосняках на верховых болотах (см. таблицу 6.1) на порядок величин меньше (5.8–10.0 тыс. экз./га), чем на недавно горелых (105–98 тыс. экз./га). Тем не менее, и в них выявляются средние по тесноте ($R^2 = 0.34$) корреляции количества подроста с абсолютной полнотой древостоя (рисунок 6.3б).

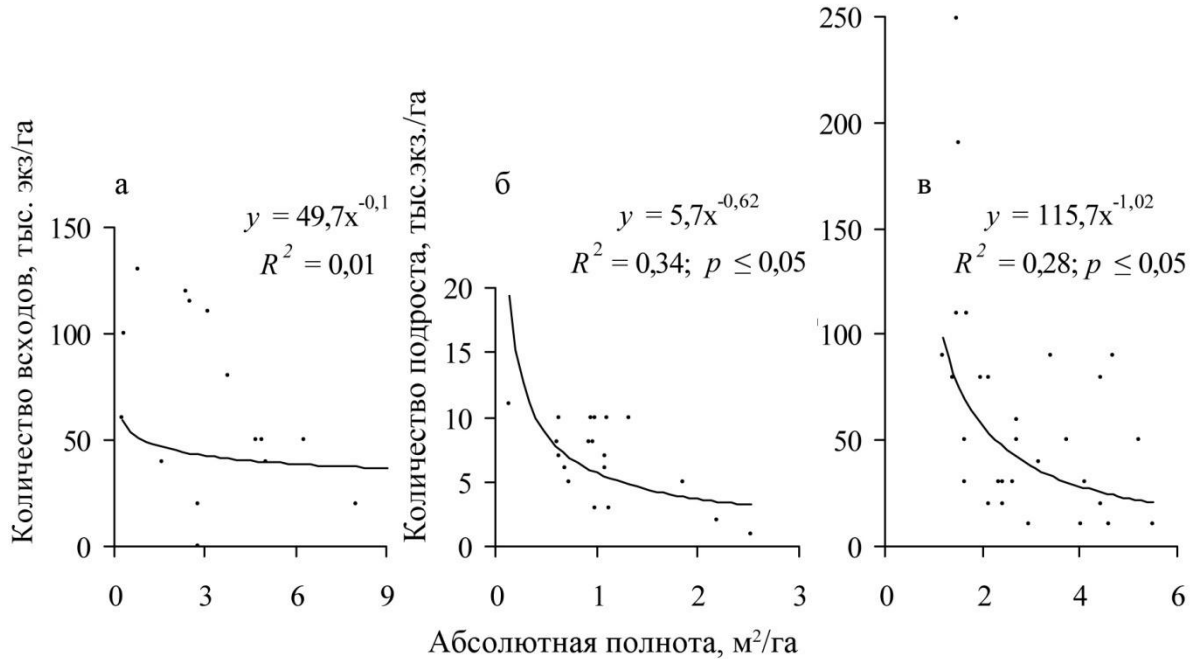


Рисунок 6.3 – Связь численности подроста сосны с абсолютной полнотой древостоя *Pinus sylvestris* L. с давностью пожара 5 лет (а), 18 лет (б) и 34 года (в) в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

Численность жизненного подроста. Оценку реальной успешности возобновления и прогноз дальнейшей динамики численности пирогенного поколения ценопопуляции сосны можно дать лишь по количеству жизненного («жизнеспособного») подроста. Как показано выше, распределение первоначальной плотности всходов и подроста по площади послепожарного сосняка зависит, прежде всего, от относительной площади огневой минерализации (ОМ) поверхности сфагнового покрова. Теоретически при его относительно равномерном выгорании, размещении на гари сохранившихся семеносящих деревьев и обсеменении поверхности почвы можно было бы ожидать и равномерное размещение подроста. Однако при обычно крайне изменчивом по площади сохранении деревьев сосны после пожара – от их куртин

и небольших групп до одиночных деревьев и прогалин – складываются мозаично различные условия среды для появления, роста и выживания всходов и подроста. В зависимости от изменений густоты («плотности») деревьев и сомкнутости их корневых систем и крон создаются широко варьируемые условия корневой, «световой» (перехвата ФАР) и общей («интегральной») конкуренции древостоя [Санникова, 1992] по отношению к подросту и растениям нижнему яруса лесоболотного фитоценоза. В экстремально олиготрофных условиях торфяного субстрата на кочках верхового болота, где сосредоточены корни и деревьев, и подроста [Вомперский, 1968], корневая конкуренция даже намного интенсивнее, чем в «сухих» суходольных типах леса [Санникова, 1992]. В ее итоге происходит угнетение роста и жизненности подроста вплоть до его отмирания на приствольных кругах деревьев.

Зависимость численности жизненного подроста от абсолютной полноты и индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя сосны на гари 34-летней давности показана на рисунке 6.3б и рисунке 6.4. Сопоставление связей показывает, что при сравнительно слабой и менее достоверной зависимости плотности подроста от абсолютной полноты древостоя ($R^2 = 0.28–0.34$) выявляется ее в полтора раза более тесная и достаточно достоверная парная корреляция с индексом корневой конкуренции древостоя ($I_{ккд}$, $R^2 = 0.47$; $p \leq 0.05$). Большая информативность этого индекса объясняется тем, что он эколого-физиологически обоснован (количественно отражая объем текущего роста и соответственно потребления окружающими деревьями влаги и элементов почвенного питания), а полнота древостоя учитывает лишь общий объем их (большой частью физиологически неактивной) живой и мертвой фитомассы [Санникова, 1992, 2003; Санникова и др., 2012].

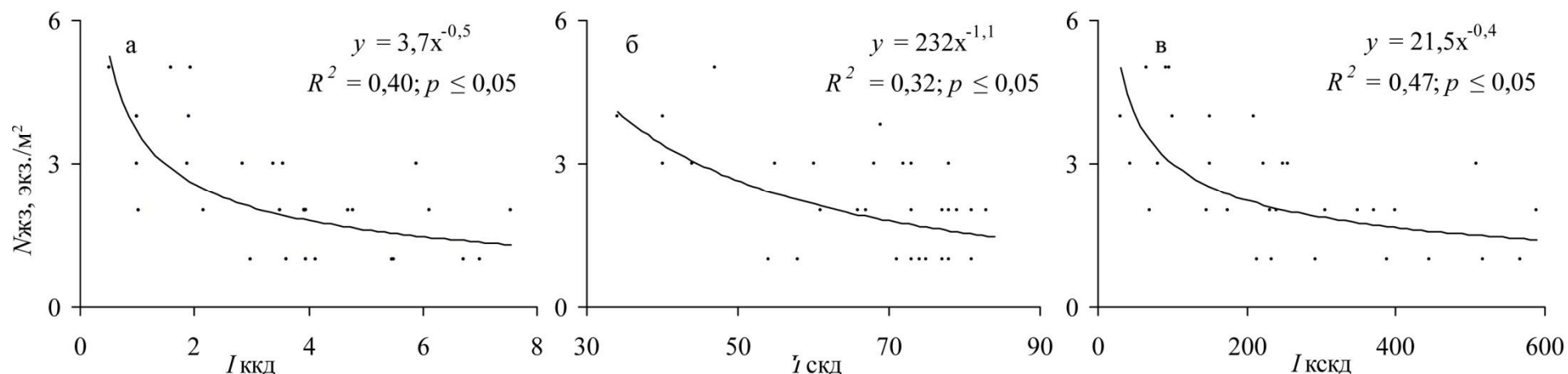


Рисунок 6.4 – Связь численности жизнеспособного подроста сосны в сосняке багульниково-кустарничково-сфагновом с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

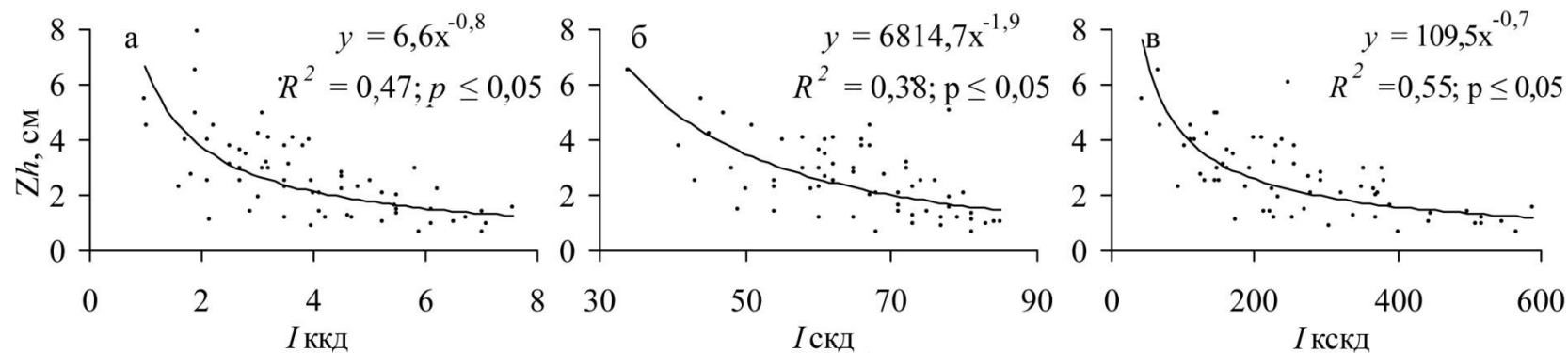


Рисунок 6.8 – Связь годовичного линейного прироста терминальных побегов (Zh) подроста сосны в сосняке багульниково-кустарничково-сфагновом с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

6.2. Пирогенный цикл динамики численности подроста

На диаграммах (рисунок 6.5) представлена хронологическая динамика численности поколений подроста сосны в первые годы после пожаров в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых подзоны предлесостепи. На всех трех гарях – 4-, 5- и 9-летней давности – очевиден совершенно одинаковый тип динамики появления, численности и возрастной структуры последовательных поколений подроста после пожара, который может быть математически формализован.

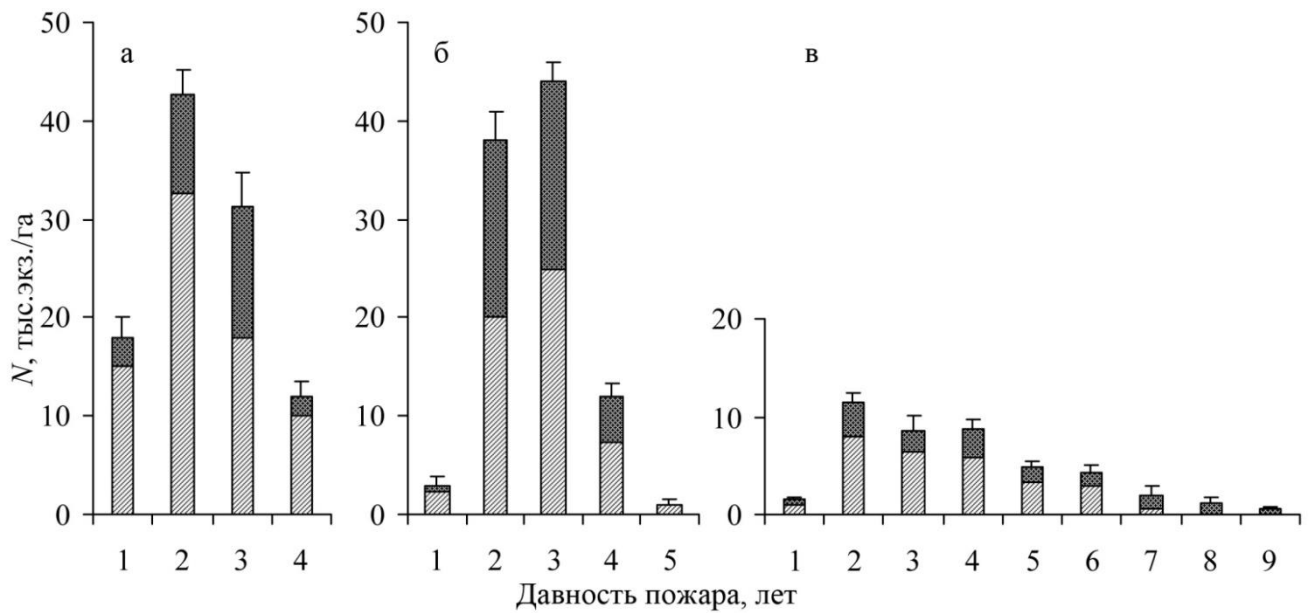


Рисунок 6.5 – Динамика численности (N) подроста в первые годы после пожара на гарях 4-х (а), 5-ти (б) и 9-ти (в) лет в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных подзоны предлесостепи Западной Сибири.

Судя по возрастной структуре подроста уже в первый год (период вегетации) после пожара, когда темно-бурая поверхность гаревого «пироторфяного» субстрата еще почти полностью открыта прямому действию всех атмосферных факторов, появляется более или менее значительное количество жизненных всходов. По наблюдениям С.Н. Санникова (устное сообщение), осенью 1978 г. после пожара, совпавшего с семенным 1977 годом, на поверхности обгоревших кочек Самохваловского болота появилось до 25–30 всходов сосны на 1 м^2 (т.е. в среднем до 100 тыс. всходов на 1 га общей площади гари). По нашим данным, на гарях 5- и 9-летней давности в первое послепожарное

лето появилось соответственно 40 и 28% общего числа выжившего к моменту учета подростка. Однако на 5-летней гари на болоте «Теплое» в первый сезон роста (2012 г.) возникло лишь 3% (3.2 тыс. экз./га) из его 98 тыс. выживших к 5-му году особей. Вероятно, это было обусловлено низким урожаем семян сосны в предшествующий год.

На 2-й и в меньшей мере на 3-й годы после пожара в полном соответствии с динамикой роста по высоте и смыкания конкурентного покрова пирогенного мха *Polytrichum commune* (см. глава 5, рисунок 5.4) на всех ПП отмечается максимум появившегося и выжившего подростка – от 10 до 60 тыс. экз./га. Позднее, на 4–5-й годы, когда кукушкин лен высотой более 5–7 см, обгоняя в росте вновь появляющиеся всходы сосны, уже перекрывает их своим пологом толщиной более 2 см, они уже не в состоянии выбиться на его поверхность и быстро отмирают. Еще позднее обилие генераций подростка резко сокращается: появляются и выживают, оставляя след в возрастной структуре, лишь редкие, случайные всходы. На незначительной части поверхности кочек (5–7% общей площади БГЦ) с менее сомкнутым сфагновым покровом в «окнах» древостоя давно не затронутого огнем сосняка встречаются лишь единичные крайне угнетенные экземпляры подростка сосны, которые не могут служить основой нового поколения древостоя. Таким образом, пирогенный цикл возобновления сосны на верховых болотах завершается. Аналогичные конкурентные отношения между долгомошным покровом и всходами ели европейской в ходе возобновления на вырубках описаны В.Г. Чертовским [1963].

6.3. Рост подростка

Динамика роста. Сопоставляя ход роста по высоте жизненного подростка сосны на гари 5-летней давности и в давно (170 лет) не горелом сосняках на верховых болотах (рисунок 6.6а) при близкой абсолютной полноте и корневой конкуренции древостоя, заключаем, что уже к концу третьего года пирогенный подросток оказывается на 4.2 см. выше, чем на негари. В дальнейшем по мере увеличения возраста и номинального прогрессирующего роста здорового

самосева эта разница становится статистически достоверной ($t_{st} = 12.7, p \leq 0.001$). Таким образом, как и в смежных суходольных сосняках-зеленомошниках Припышминского массива (см. главу 4, рисунок 4.2), происходит послепожарная вспышка роста подроста сосны и других хвойных. Она обусловлена снижением конкуренции древостоя, а также улучшением субстрата и минерального почвенного питания, что было показано экспериментально С.Н. Санниковым [1966] и Н.С. Санниковой [1984].

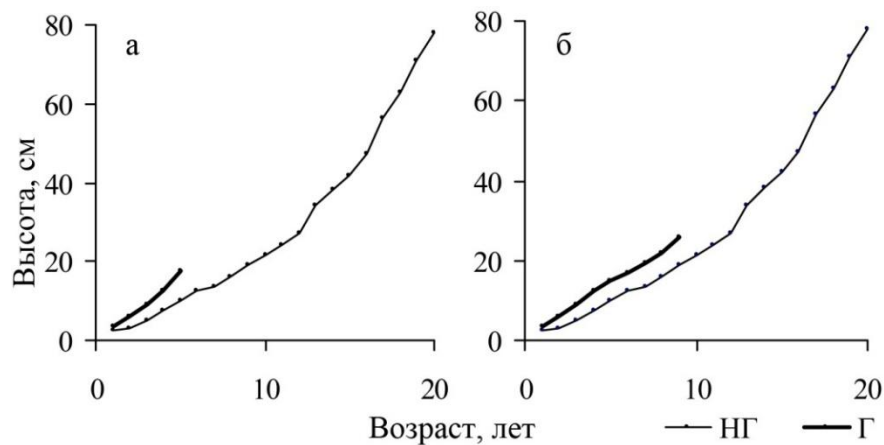


Рисунок 6.6 – Ход роста по высоте жизненного подроста в давно не горелом (170) и на гари 5-летней давности (а) и 9-летней давности (б) в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых подзоны предлесостепи Западной Сибири.

В крайне олиготрофных сосняках верховых болот, где градиент пирогенного повышения концентрации минеральных форм азота и зольных элементов максимален, допинг-эффект огневой минерализации также должен быть наиболее выражен. По исследованиям в южной тайге Западной Сибири [Yefremova, Yefremov, 1996] содержание общего азота после пожара на верховом болоте возрастает в 4 раза, а P_2O_5 в 3 раза, по сравнению с «негарью». При этом пирогенный всплеск численности и роста подроста не уступает таковому в суходольном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном. (см. главу 4, рисунок 4.2 и рисунок 4.7).

Почвенно-мелиоративный эффект влияния пожара на рост самосева сосны на открытом верховом болоте, по сравнению с давно не горелым (вне влияния конкуренции древостоя, на расстоянии более 10 м от него) показан на рисунке

6.6б. Как видим, в 9-летнем возрасте средняя высота подроста на гари (22 ± 1) на 27% больше, чем на негорелом субстрате, но это статистически не подтверждается ($t_{st} = 1.8, p \leq 0.05$). Интересно, что на открытой гари в смежном суходольном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном высота 4-летнего подроста в экспериментальных посевах [Санников, 1966] была на 15% больше, чем на «негари». Таким образом относительный эффект влияния выжигания субстрата на верховых болотах сопоставим с таким же на суходоле.

Как показал микроэкосистемный анализ, ($R^2 = 0.26-0.34, p \leq 0.05$) текущий линейный прирост терминальных побегов подроста в пределах биогеоценозов широко изменчив в зависимости от территориальных (хорологических) изменений абсолютной полноты в пределах материнского древостоя (рисунок 6.7).

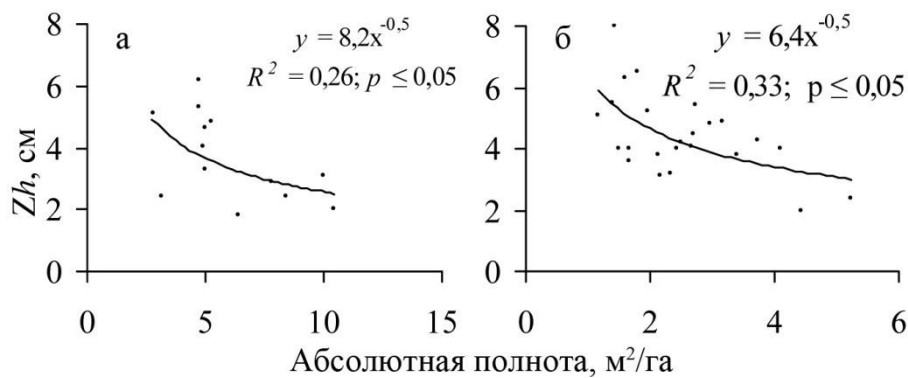


Рисунок 6.7 – Связь годового линейного прироста терминальных побегов подроста сосны в сосняках багульниково-кустарничково-сфагновых с абсолютной полнотой древостоя древостоя-эдификатора на гари 5-летней (а), 34-летней (б) давности в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

Выявленная, даже сравнительно слабая связь с полнотой, легко регулируемой в лесоводстве с помощью выборочных рубок, может быть использована как элементарная модель для управления текущим приростом по высоте и жизненностью подроста.

Однако намного более тесная и достоверная связь текущего роста подроста по высоте установлена с индексами корневой, «световой» и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора (рисунок 6.8).

6.4. Жизнеспособность подроста

Средний на ПП индекс жизнеспособности подроста, определяемый нами как Zh/H (%) – отношение текущего среднего за последние 3 года прироста по длине его терминальных побегов (Zh) к его общей высоте H (см. таблицу 6.1), – на гари также достоверно ($t_{st} = 4.6, p \leq 0.001$) на 20% выше (3.2 ± 0.2 см), чем в негорелом сосняке на верховом болоте (2.1 ± 0.5 см). Зонально-географические тенденции изменения жизнеспособности ценопопуляций сосны, отражаемые параметром Zh/H , показаны на рисунке 6.9. Относительно «молодые» гари характеризуются высоким уровнем жизнеспособности подроста сосны – 25–26.3%, затем идет ее быстрое снижение до экологического минимума (4.0–5.5%) в давно негорелых сосняках.

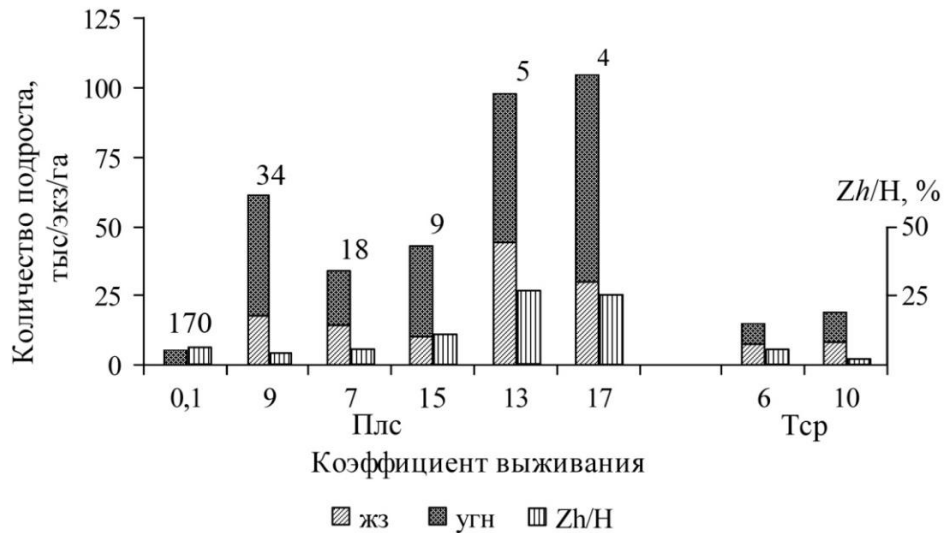


Рисунок 6.9 – Коэффициент выживания и жизнеспособность подроста в зависимости от давности пожара. Цифры – давность пожара, лет.

На рисунке 6.10 показано, что в пирогенных древостоях жизнеспособность подроста, как и его численность и текущий рост, хотя и сравнительно слабо или средне тесно ($R^2 = 0.25-0.50, p \leq 0.05$) связан в пределах БГЦ с изменением абсолютной полноты древостоя.

Намного более тесная и достоверная связь ($R^2 = 0.41-0.57, p \leq 0.05$) индекса Zh/H установлена нами с индексами корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя (рисунок 6.11). Судя по кривой этой связи на гари 34-

летней давности, жизненность подроста по мере увеличения $I_{ккд}$ с 3 до 7, уменьшается с 7.5 до 1%. Менее тесно, но также достаточно достоверно ($R^2 = 0.41$, $p \leq 0.05$) коррелирует индекс жизненности подроста с $I_{скд}$, с увеличением которого с 44 до 83 жизненность подроста снижается с 8.6 до 1.8 %. Однако наиболее тесно и достоверно индекс жизнеспособности подроста связан индексом интегральной конкуренции древостоя $I_{кскд}$ ($R^2 = 0.57$, $p \leq 0.05$), отражающим совместное влияние на подрост (и нижний ярус фитоценоза в целом) корневой и световой конкуренции древостоя [Санникова и др., 2012]. Аналогичное влияние комплекса индексов конкуренции древостоя ранее было выявлено на рост и жизненность ценопопуляций вереска обыкновенно (*Calluna vulgaris*) в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных Западной Сибири и Русской Равнины [Мищикина, 2016].

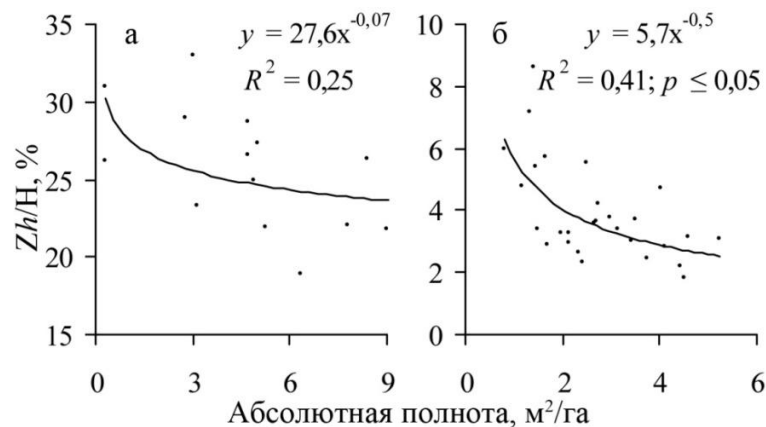


Рисунок 6.10 – Связь жизненности (Zh/H) подроста сосны с абсолютной полнотой древостоя *Pinus sylvestris* с давностью пожара 5 лет (а), 34 года (б) и 60 лет (в) в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

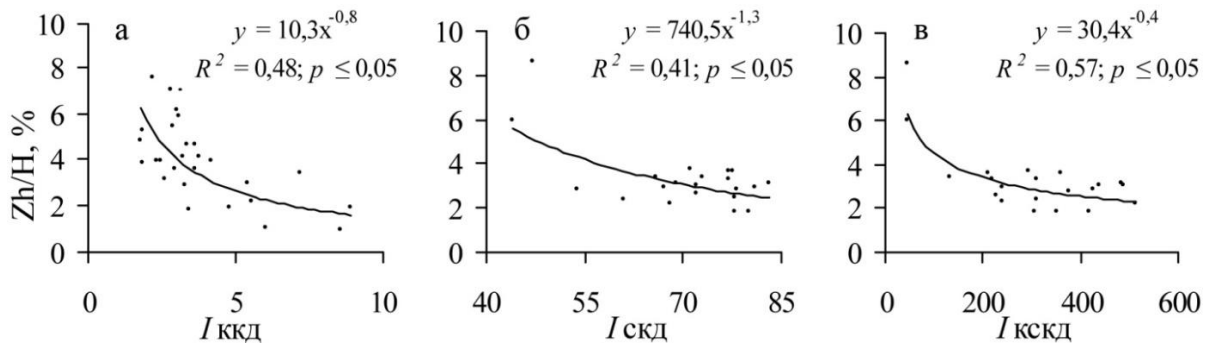


Рисунок 6.11 – Связь жизненности (Zh/H) подроста сосны в сосняке багульниково-кустарничково-сфагновом с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

6.5. Вековая динамика пирогенного возобновления сосны

Сравнительный анализ возрастной структуры и жизнеспособности подроста сосны после пожаров различной давности – от 4 до 170 лет – в сосняках багульниково-касандрово-сфагновых на верховых болотах в подзоне предлесостепи (рисунок 6.12) показывает следующее.

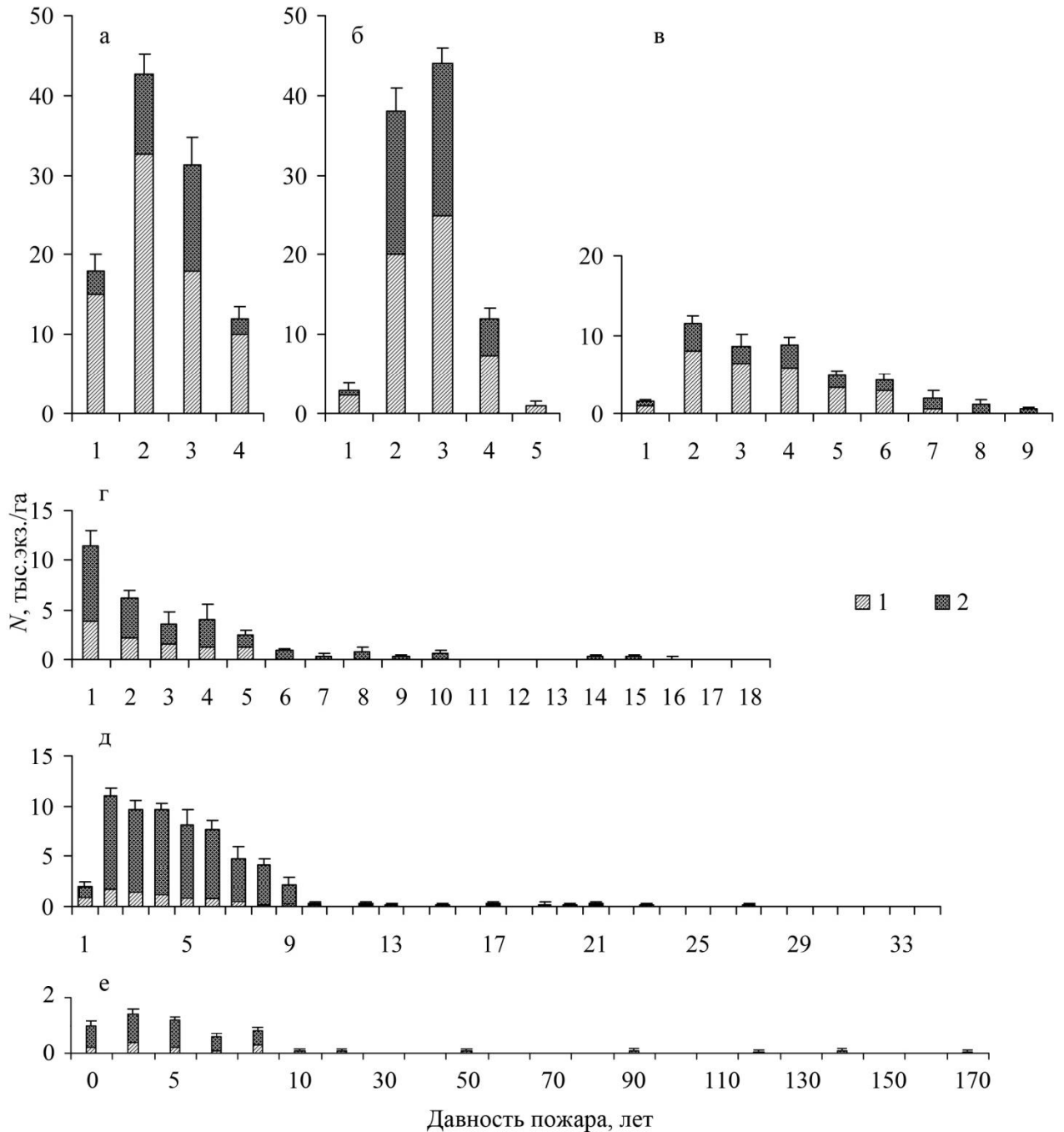


Рисунок 6.12 – Динамика численности и жизнеспособности подроста сосны на горях различной давности в сосняках багульниково-касандрово-сфагновых подзоны предлесостепи Западной Сибири. Давность пожара, лет: а – 4; б – 5; в – 9; г – 18; д – 34; е – 170. 1 – жизнеспособный, 2 – угнетенный подрост.

Как и в смежных суходольных сосняках бруснично-чернично-зеленомошных (см. главу 4, рисунок 4.7), большая часть (60–80%) общей численности погодичных генераций и жизнеспособного подроста сосны на всех ПП появляется в первые 4–5 лет (главным образом в первые 2–3 года) после пожара, когда, как показано выше (глава 5), комплекс факторов напочвенной среды наиболее благоприятен для его появления и укоренения. Позднее, особенно начиная с 6-го года, когда быстро возобновляющийся, растущий и смыкающийся покров *Polytrichum commune*, а позднее видов *Sphagnum*, обгоняя в росте по высоте всходы сосны, подавляет их фотосинтез, лишая доступа ФАР, процесс ее возобновления все более приостанавливается.

По мере увеличения давности пожара с 5 до 170 лет интегральная численность подроста сосны уменьшается с 98–105 до 5.8 тыс. экз./га, а количество жизнеспособного подроста – с 44–60 до 0.3 тыс. экз./га, что на порядок меньше минимального уровня численности подроста по лесоводственной шкале оценки [Санников и др., 2004] (см. табл. 1.). На сплошном сфагновом субстрате на кочках в «окнах» давно не затронутого огнем древостоя (с относительной полнотой 0.7) встречаются лишь отдельные крайне угнетенные экземпляры подроста (высотой не более 50–80 см в возрасте до 40–50 лет). Однако этот единичный на 50% угнетенный подрост, как по его общей численности, так и по жизненности не может служить основой нового поколения древостоя.

Результаты наших исследований подтверждают гипотезу Г.Е. Комина [1967, 2003] о том, что пожары в сосновых лесах на верховых болотах, стимулируя появление на них новых поколений сосны, способствуют смене болотообразовательного процесса на лесообразовательный. В засушливых континентальных климатических условиях Западной Сибири, по наблюдениям С.Н. Санникова [1992] и нашим, пожары на верховых болотах в древостоях до 250–300-летнего возраста повторялись в средней тайге (в бассейнах рек Пелым и Конда) через 100–250 лет, а в предлесостепи через 110–120 лет. Поэтому, вызывая «волны возобновления» сосны, они обеспечивали непрерывное воспроизводство

ее поколений. В период до начала интенсивного антропогенного освоения этих регионов (и особенно до потепления климата в последние 100 лет) пожары в лесах Сибири были реже [Sannikov, Goldammer, 1996; Арбатская, 1998; Иванова, 2005]. Однако в субконтинентальном климате, например, на верховых болотах в предлесостепи Русской равнины, интенсивные пожары (с образованием уплотненного торфяного горизонта) в послеледниковье повторялись в среднем через 428 лет [Пьявченко, 1958], а на юге Финляндии – через 283–406 лет [Tolonen, 1983]. При столь длительных межпожарных периодах, особенно в холодные периоды климата, падение уровня возобновляемости, полноты и жизненности популяций сосны в сосняках верховых болот ниже некоторого «критического уровня» может вызвать переход лесоболотных экосистем в безлесные верховые болота. По данным геоботаники [Пьявченко, 1963; Walter, 1968; Кац, 1971], они широко распространены в регионах Западной Сибири и Северной Европы.

Регрессионная связь ($R^2 = 0.42$) численности жизнеспособного подростка сосны с давностью пожара формализуется гиперболой (рисунок 6.13) и может служить общей моделью хронологической динамики естественного возобновления сосны обыкновенной на пирогенных верховых болотах Западной Сибири с увеличением давности пожара.

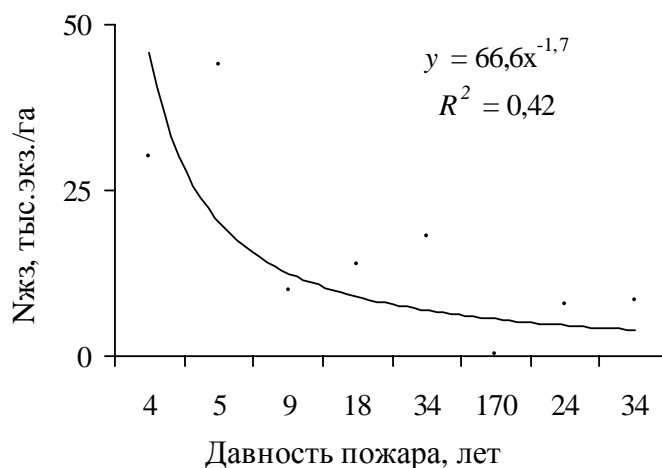


Рисунок 6.13 – Зависимость численности жизнеспособного подростка от давности пожара.

Снижение возобновляемости сосны с увеличением давности пожара сопровождается не менее закономерным уменьшением доли жизнеспособных особей ее подроста – с 45% на гари 5-летней давности до 30% на 34-летней и до 6% в давно не горелом сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом (см. таблицу 6.1). При этом доля жизнеспособного подроста плавно убывает от первых генераций к последующим, например, с 36 до 7% на гари 9-летней давности.

В общем, выявленные нами особенности возрастной структуры и жизнеспособности подроста сосны в сосняках на верховых болотах, свидетельствуют об ярко выраженных вспышках возобновления их ценопопуляций в первые 4–5 лет после низовых пожаров и о его последующем быстром падении по мере увеличения давности пожара. Таким образом, не менее отчетливо, чем для суходольных сосновых лесов, подтверждается общая гипотеза С.Н. Санникова [1983, 1992] «пирофитности» сосны обыкновенной.

6.6. Особенности пирогенного возобновления сосны на верховых болотах подзоны средней тайги

Численность, рост и жизнеспособность подроста. Средние параметры подроста сосны на ПП, заложенных на гаях в пирогенных зонально замещающих сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых, топозкологически аналогичных таковым в предлесостепи (таблица 6.1), позволяют заключить следующее.

Общая численность и численность жизнеспособного подроста сосны на гари такой же давности (34 года) и близкой абсолютной полноты древостоя ($2.3 \text{ м}^2/\text{га}$), как в предлесостепи, но примерно при полтора раза меньшем семеношении (45 тыс. семян/га/год) составляет 8.3 тыс. экз./га, что лишь на 21% меньше, чем в предлесостепи. Однако на гари 24-летней давности в 135-летнем более низкополнотном ($1.8 \text{ м}^2/\text{га}$) древостое, при более чем вдвое меньшем, чем в предлесостепи семеношении (26 тыс. семян/га/год) как общее обилие (15 тыс. экз./га), так и численность жизненного подроста (7.8 тыс. экз./га) примерно в 2 раза ниже, чем на гари 18-летней давности (Ершинское болото) в предлесостепи (34 и 14 тыс. экз./га соответственно). Выявленная меньшая возобновляемость

ценопопуляций сосны в средней тайге обусловлена, главным образом, их меньшей текущей вегетативной продуктивностью ($0.06-0.08 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$), а также абсолютной полнотой и, как следствие, семеношением.

Судя по возрастной структуре подроста (рисунок 6.14), как и в предлесостепи, большая его часть (50–60%) появляется лишь в первые 2–3 года после пожара, пока высота покрова политриховых, а тем более сфагновых мхов не превышает 7–9 см. Начиная с 4–5-го года численность жизненного подроста сосны быстро падает, а позднее появляются и выживают лишь немногочисленные особи, преимущественно на кочках с более редким (несомкнутым) покровом мхов *Sphagnum magellanicum* и *Sphagnum fuscum*.

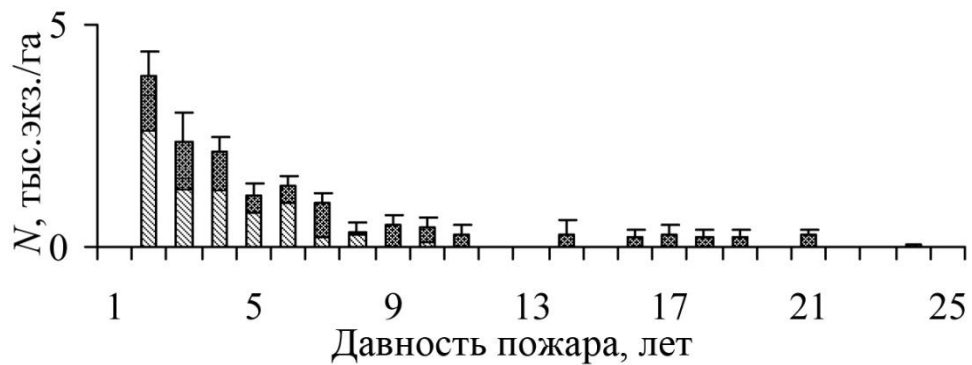


Рисунок 6.14 – Динамика численности и жизненности подроста на гари 24-летней давности в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом подзоны предлесостепи западной Сибири.

К особенностям возобновления сосны в пирогенных сосняках на верховых болотах средней тайги можно отнести также несколько более низкие параметры текущего годовичного прироста подроста по высоте стволиков и соответственно индексов их жизненности (например, соответственно 2.5 и 5.2% на гари 24-летней давности (см. таблицу 6.1). Однако эти различия статистически мало достоверны из-за недостаточного числа УП.

Влияние корневой и световой конкуренции древостоя. Микроэкосистемный анализ влияния индексов конкуренции древостоя-эдификатора на текущий прирост стволиков подроста сосны и индекс жизненности как и в зонально

замещающих типах леса предлесостепи, выявил достаточно тесные и достоверные связи (рисунок 6.15 и рисунок 6.16).

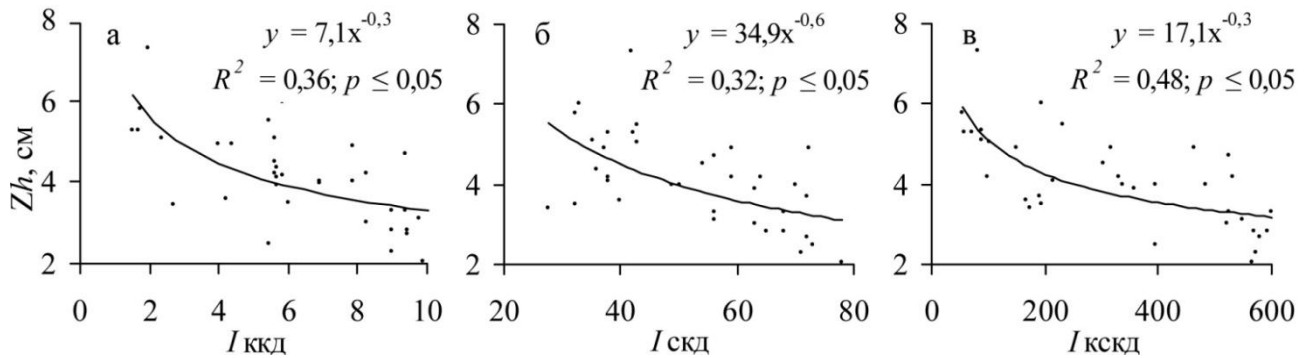


Рисунок 6.15 – Связь годовичного линейного прироста терминальных побегов (Zh) подростка сосны с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной (в) конкуренции с древостоем-эдификатором в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом на гари с давностью пожара 34 года подзоны средней тайги Западной Сибири.

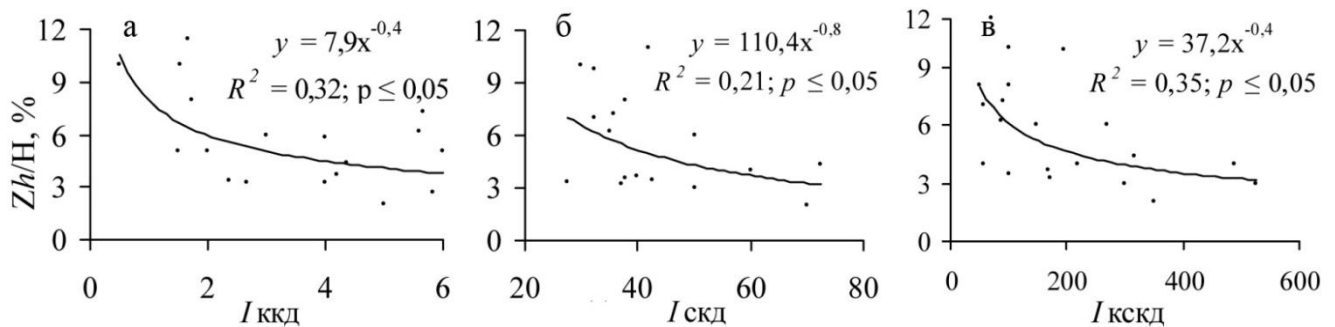


Рисунок 6.16 – Связь жизненности (Zh/H) подростка сосны с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной (в) конкуренции с древостоем-эдификатором в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом на гари с давностью пожара 34 года подзоны средней тайги Западной Сибири.

Более тесная и достоверная связь ($R^2 = 0.36$, $p \leq 0.05$) индекса Zh установлена индексом корневой конкуренции древостоя. Менее тесно, но также достаточно достоверно ($R^2 = 0.32$, $p \leq 0.05$) коррелирует прирост терминального побега подростка с $I_{скд}$. Однако наиболее тесно и достоверно данный параметр подростка связан индексом интегральной конкуренции древостоя $I_{кскд}$, отражающим совместное влияние на подросток корневой и световой конкуренции древостоя, менее тесные, но аналогичные тенденции прослеживаются и для показателя жизненности подростка сосны.

В целом, по сравнению с топоаналогичными биогеоценозами подзоны предлесостепи можно сделать вывод о значительном сходстве структуры и динамики пирогенного возобновления ценопопуляций сосны и влиянии комплекса факторов конкуренции древостоя на хорологические изменения его жизненно важных параметров.

Сопоставление средних параметров структуры, семенной продуктивности древостоев и возобновления ценопопуляций сосны (таблица 6.2) свидетельствует о статистически достоверных (на уровне $p \leq 0.05-0.001$) различий между изучавшимися подзонами.

Таблица 6.2 – Градиенты параметров структуры, семеношения древостоев и подроста сосны между зонально замещающими сосняками багульниково-кассандрово-сфагновыми подзон предлесостепи и средней тайги, пройденными пожаром 24–34 года назад.

Под-зона	Стати-стика	Древостой			Подрост					
		<i>Рабс</i>	<i>Ро</i>	<i>Нс</i>	<i>N</i>	<i>Nжз</i>	<i>Квэл</i>	<i>Кв</i>	<i>Zh</i>	<i>Zh/H</i>
Плс	Мх	2.7± 0.3	0.28	62±5	61±10	18±3	11	9	4.5±0.2	4.0±0.3
Тср	Мх	2.3± 0.3	0.25	45±2	19±3,1	8.3 ±1.3	7,4	6	4.6±0.5	5.1±0.9
	ΔМх	-0.4	-0.03	-17	-42	-10	-3.1	-3	+0.1	+1.1
	%	- 15	- 16	- 27	- 69	- 56	- 30	- 36	+ 2	+ 22
	<i>t_{st}</i>	4.39***	2.6*	6.13***	2.59**	2.25*	3.9**	2.6*	-	-

Примечание: Плс – предлесостепь, Тср – тайга средняя, Мх – среднее значение, ΔМх – изменение средних значений, *t_{st}* – критерий Стьюдента [Snedekor, Cochran, 1968], *p* – доверительный уровень статистических различий: * – ≤ 0.05 , ** – ≤ 0.01 , *** – ≤ 0.001 , " –" – нет достоверных различий; *Рабс* – абсолютная полнота, м²/га, *Ро* – относительная полнота, *Нс* – семеношение, тыс./га/год, *N* – общая численность подроста, тыс./га, *N жз* – численность жизненного подроста, тыс./га, *Квэл* – коэффициент возобновительной эффективности пожара, %, *Кв* – коэффициент выживания подроста в процентах от числа семян, налетевших за 3 года, %, *Zh* – средний прирост терминального побега за 3 года, см, *Zh/H* – жизненность, %.

По абсолютной и относительной полноте древостоев горелые сосняки на верховых болотах на 15–15.6%, а по семеношению на 27% уступают своим аналогам в предлесостепи ($t_{st} = 4.39-6.13$; $p \leq 0.001$). При этом на горях

одинаковой давности общая численность и в том числе жизненного подроста в средней тайге соответственно на 69 и 56% меньше, коэффициенты возобновительной эффективности и выживания подроста на 30 и 36% ниже, (градиент также статистически значим: $t_{st} = 2.25-3.9$; $p \leq 0.05-0.01$), а различия величин среднего погодичного прироста по высоте и индексам его жизненности недостоверны. В общем можно констатировать примерно в полтора раза менее интенсивное, чем в предлесостепи, возобновление ценопопуляций сосны на гари в топоэкологически аналогичном, но несколько менее продуктивном по урожайности семян и более изреженном пожаром древостое средней тайги.

6.7. Статистическая оценка градиентов структуры древостоев, среды и возобновления сосны в послепожарных и негорелых сосняках на суходолах и верховых болотах. Задача данного анализа – сравнение основных параметров структуры и функций древостоев, факторов почвенной среды самосева и естественного возобновления сосны в смежных давно не затронутых пожаром и недавно (5–10 лет назад) пройденных низовым пожаром сосняках на суходолах и смежных верховых болотах подзоны предлесостепи (таблица 6.3).

Анализ приведенных градиентов, прежде всего, между негорелыми и горелыми БГЦ позволяет заключить следующее.

На суходолах (тип леса «сосняк бруснично-черничный») по абсолютной (39.9 м²/га) и относительной (0.96) полноте частью изреженный пожаром древостой на низовой даже весьма интенсивной гари (с толщиной недогоревшего слоя подстилки всего 1.3 см) характеризуется достоверно (***) меньшими параметрами, чем на негорелом (42.1 м²/га и 1.15 соответственно). Вследствие послепожарного отпада наиболее тонкомерных деревьев менее достоверно уменьшились также число деревьев и текущий прирост древостоя. Но в то же время увеличились его средние высота и диаметр стволов (см. таблицу 4.1), а главное, достаточно достоверно (*) на 25% возросло семеношение древостоя.

Разреживание древостоя сопровождалось большим (на 22%) доступом ФАР к всходам и подросту сосны, а также кардинальной трансформацией структуры

Таблица 6.3 – Градиенты структуры и функций древостоев, факторов среды и возобновления сосны между послепожарными и давно негорелыми сосняками на суходолах и верховых болотах в подзоне предлесостепи.

Параметры БГЦ	Суходол			t_{st}	Болото		
	НГ	t_{st}	Г		Г	t_{st}	НГ
Структура и функции древостоев							
<i>Рабс</i>	42.1±6.2	3.1 **	39.9±4.7	19.6 ***	3.2±0.3	5.5 ***	6.6±0.5
<i>Ротн</i>	1.12	2.7 **	0.96	13.1 ***	0.34	4.2 **	0.65
<i>Д</i>	32.4±3.9	3.6 **	35.6±3.1	11.6 ***	8.2±0.5	4.9 *	7.7±1.3
<i>Н</i>	31.5±3.6	7.3 *	30.0±2.3	10.4 ***	7.7±1.1	6.2 *	7.2±0.6
<i>Нд</i>	541±61	2.8 **	460±44	7.7 ***	1058±84	3.1 *	1320±190
<i>Zv</i>	5.4±1.2	3.1 *	6.3±1.3	15.9 ***	0.18±0.02	2.7 **	0.15±0.01
<i>Нс</i>	303±54	5.1 *	379±76	9.3 ***	58±5	8.8 ***	89±7
<i>Вс</i>	–	56.0 ***	74±8	4.5 ***	52±5	2.9 ***	10
<i>ККД</i>	22.7±7.3	14.6 ***	138±55	7.9 ***	4.4±50.3	3.6 ***	1.6±0.2
<i>СКД</i>	89.5±3.1	9.9 ***	72±7.2	9.8 **	50±10	12.6 ***	71±15
Факторы напочвенной среды самосева							
<i>ФАР</i>	10.5±3	11.9 ***	27±2	8.8 ***	50±4	9.1 ***	29±4
<i>ОМ</i>	0	60.0 ***	97±3	17.8 ***	49±7	19.6 ***	0
<i>Мv</i>	0.06±0.01	9.8 ***	0.79±0.02	5.4 ***	0.10±0.01	7.3 ***	0.04±0.01
<i>ОИЭВ</i>	103.8±6	9.3 ***	209.7±11	3.0 **	283.9±12	10.3 ***	85.3±4.5
<i>ОИЭТ</i>	29±3	13.5 ***	48±5	4.1 **	47±4	5.6 **	37±2
<i>Рмхнг</i>	85±11	10.3 ***	10.8±1	15.6 ***	46±4	10.6 ***	72±5
<i>Рпмхг</i>	0	6.6 ***	11±1	20.8 ***	48±2	27.4 ***	1±0.2
<i>Ртр-кс</i>	36±11	14.5 ***	17±6	–	18±1	17.3 ***	80±6
Естественное возобновление ценопопуляции сосны							
<i>N</i>	22±7	74.4 ***	320±25	18.9 ***	105±12	15.5 ***	5.8±1
<i>Нжз</i>	13±3	72.2 ***	162±10	16.1 ***	60±4	9.8 ***	0.3±0.03
<i>Квэп</i>	–	21.2 ***	15	3.6 *	18	36.2 ***	–
<i>Сv</i>	10	70.2 ***	100	21.1 ***	63	12.4 ***	15
<i>Кв</i>	1.0	–	10.5	10.1 ***	17	21.5 ***	0.1
<i>A</i>	15–30	4.9 ***	8–10	6.3 ***	1–4	4.6 ***	20–45
<i>Н</i>	150±18	8.2 ***	99±11	13.5 ***	13±1	5.8 ***	40±8
<i>Zh</i>	2.8±0.5	25.4 ***	8.4±0.3	18.8 ***	3.2±0.2	3.3 *	2.1±0.5
<i>Zh/H</i>	1.9	35.8 ***	8.5	27.1 ***	25	24.3 ***	5.5

Примечание: БГЦ – биогеоценоз, НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром в последние 10 лет, t_{st} – критерий Стьюдента [Snedekor, Cochran, 1968], p – доверительный уровень статистических различий: * – ≤ 0.05 , ** – ≤ 0.01 , *** – ≤ 0.001 , " –" – нет достоверных различий. *Рабс* – абсолютная полнота, м²/га, *Ро* – относительная полнота, *Д* – диаметр древостоя, см, *Н* – высота древостоя, м, *Нд* – количество деревьев на 1 га, экз./га, *Zv* – текущий годичный прирост стволовой древесины по объему, м³/га/год, *Нс* –

семеношение, тыс./га/год, Vc – всхожесть, %, $KКД = \sum Zv/D$, СКД – перехват ФАР древостоем, ФАР – относительная фотосинтетически активная радиация (% от открытого места), OM – огневая минерализация, %, Mv – объемная масса верхнего слоя субстрата (% по объему), $ОИЭВ^*$ – относительная интегральная влажность субстрата (% от оптимальной влажности за период прорастания семян (15 суток) (см. гл. 7), $ОИЭТ$ – относительная интегральная температура субстрата, %, $Rmхнг$ – проективное покрытие на негари (%) зеленых мхов (*Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens* на суходоле и сфагновых мхов на болоте, $Rпмхг$ – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*) на гари, $Rтр-кс$ – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового подъяруса, N – общая численность подроста, тыс./га, $Nжз$ – численность жизненного подроста, тыс./га, $Kвэп$ – коэффициент возобновительной эффективности пожара, Cv – коэффициент вариации, %, $Kв$ – коэффициент выживания подроста в процентах от числа семян, налетевших за 3 года, %, A – возраст подроста, лет, H – высота подроста, см, Zh – средний прирост терминального побега за 3 года, см, Zh/H – жизненность, %.

напочвенного субстрата. Произошло статистически достоверное улучшение его возобновительных свойств – обеспечение 97-процентной огневой минерализации, а главное – увеличение объемной массы (на горях) и относительной интегральной влажности (вдвое). При этом резко изменилось соотношения доминант мохового покрова (в пользу пирогенных политриховых мхов) и вдвое уменьшилось проективное покрытие конкурентного травяно-кустарничкового яруса.

Следствием пирогенной трансформации структуры и семеношения древостоя, но главным образом огневой подготовки благоприятного гаревого субстрата, была резко выраженная вспышка возобновления ценопопуляций сосны. Она отражается высокодостоверным (***) увеличением общей численности и в том числе количества жизнеспособного подроста, а также коэффициентов его выживания (на порядок), возобновительной эффективности, текущего прироста терминальных побегов и индекса жизненности.

Не менее резкие экологические изменения, в общем стимулировавшие взрыв динамики численности подроста сосны произошли и удостоверяются значениями критерия Стьюдента (t_{st}) и под пологом сосняков на верховых болотах, пройденных низовым пожаром (см. таблицу 6.1). При этом характерно

более сильное и достоверное, чем в суходольных сосняках (примерно в 2–3 раза, по сравнению с допожарными параметрами) уменьшение абсолютной и относительной полноты, а также, соответственно, вегетативной и семенной продуктивности древостоев. Вероятно, это связано с большей степенью повреждения корневых систем деревьев на болотах, отличающихся строго поверхностным распределением.

Градиенты между после- и допожарным сосняками верховых болот по всем параметрам напочвенной среды, а также численности, выживания и роста всходов и подроста сосны статистически достоверны. Исключение, обусловленное недостаточной повторностью наблюдений, представляют собой лишь различия по диаметру и высоте деревьев. Незначительные градиенты по семенной и вегетативной продуктивности древостоев могут быть связаны с компенсирующим встречным влиянием их изреживания пожаром и повышения продуктивности оставшихся деревьев.

Особенностью высоких градиентов пирогенной напочвенной среды подроста сосны на верховых болотах является не только его почти вдвое большее (до 50% полной ФАР) световое довольствие, но и отсутствие сильной фитоценотической (корневой и световой) конкуренции подроста мелколиственных видов, характерной для суходольных гарей.

ГЛАВА 7. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ВЛАЖНОСТИ СУБСТРАТА НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН СОСНЫ

В 1955 г. академик В.Н. Сукачев, обсуждая программу стационарных биогеоценологических исследований, подчеркнул, что одной из ключевых проблем лесной экологии является детальное экологическое изучение условий прорастания семян в природных биогеоценозах. Это вполне подтверждено и показано многолетними исследованиями С.Н. Санникова и Н.С. Санниковой [1985] на Талицком стационаре в Припышминских борах-зеленомошниках. Ранее здесь были достигнуты некоторые успехи в разработке электрометрического и «весового» методов изучения и оценки влияния крайне нестабильной во времени и хронологически динамики влажности лесных напочвенных субстратов – зеленых мхов и хвойной подстилки [Санников и др., 1978; Захаров, 1983; Санникова, 1984]. Однако разработка полевого метода периодического взвешивания плоских цилиндрических «лизиметров», заполненных различными типами лесного напочвенного субстрата не была завершена.

Главнейшим минимум-фактором, лимитирующим успешность начальных решающих стадий процесса семенного возобновления ценопопуляций древесных растений является влажность субстрата – верхнего 2–3-сантиметрового слоя почвы, в котором происходят заделка, прорастание семян и первоначальное укоренение всходов [Aaltonen, 1948; Baker, 1950; Попов, 1954, 1957, 1960; Карпов, 1954; Slavik et al., 1957; Санников, Санникова, 1985; и др.]. Поэтому проблема экологии естественного лесовозобновления – это, прежде всего, проблема гидрологии различных типов лесного напочвенного субстрата.

Между тем, традиционные методы лесной экологии, включая разнообразные «весовые» и новейшие электрометрические, не обеспечивают достаточно точную и непрерывную регистрацию крайне динамичной влажности таких рыхлых, «воздухоёмких» типов лесного напочвенного субстрата, как лесная подстилка, слоевища мхов или лишайников [Boujousos, Mick, 1948; Попов, 1960; Каширо, 1976; Санников и др., 1979]. Образцы субстрата или растений, взятые из

разных пунктов, не представляют собой единый объект в динамике, а их отбор неизбежно нарушает структуру субстрата и ризосферу изученных растений. Конструктивный выход из тупиковой ситуации наметился в связи с появлением быстродействующих электронных весов, пригодных для периодического экспресс-определения массы образцов субстрата.

Задачей данной главы является краткое изложение результатов дальнейшего развития и апробации «лизиметрического» метода изучения динамики влажности и ее влияния на прорастание семян сосны на примере доминирующих моховых – не нарушенных и интенсивно обожженных – субстратов сосняков-зеленомошников и смежных сосняков сфагновых на верховом болоте.

7.1. Объекты и методология опытов. Идея метода заключается в совмещении зон изучения динамики прорастания семян и влажности различных типов лесного напочвенного субстрата, верхний слой которого в его естественном сложении помещается в плоский микроконтейнер («лизиметр»), вмонтированный в субстрат и периодически взвешиваемый на точных электронных весах.

Лизиметры цилиндрической формы диаметром 11 см, высотой 2–4 см (в зависимости от толщины изучаемых типов лесного напочвенного субстрата) изготовлены из пропиленовых труб с подклеенным дном из мелкопористой плотной ткани (батиста). Серии лизиметров в 4-кратной повторности установлены в ниши идентичного их размерам диаметра и глубины, вырезанные буром на фоне различных доминирующих типов субстрата на открытом инсолируемом дне участка.

В данном эксперименте изучалась сопряженная динамика влажности и прорастания семян сосны в четырех типов лесного субстрата – ненарушенного и обожженного покрова зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*) из суходольного сосняка бруснично-чернично-зеленомошного, а также ненарушенного и обожженного сфагнового покрова (*Sphagnum girgensonii*) из сосняка багульниково-кассандрово-сфагнового на верховом болоте.

Для предохранения от подсыхания подстиляющего слоя субстрата во время взвешивания лизиметров и поддержания капиллярного подтока влаги снизу на дно ниш уложены кружки из фильтровальной бумаги, слегка смачиваемые водой (по качку из пульверизатора после каждого взвешивания).

Маркированные лизиметры (с точно определенной сухой массой) заполнены выровненным слоем субстрата толщиной 1.5–1.8 см для обожженных зеленомошного и сфагнового и 2.6–3.7 см для ненарушенных зеленомошного и сфагнового субстратов соответственно. Объемная масса каждого лизиметра в ненарушенном естественном сложении и абсолютно сухом состоянии определена в 10-кратной повторности. Это необходимо для перевода их влажности, вначале рассчитываемой по отношению к их абсолютно-сухой массе в относительную объемную, наиболее информативную для сравнительной оценки влагообеспеченности растений [Попов, 1954].

Показано, что систематическая ошибка (уменьшение массы образца субстрата по отношению к ненарушенному покрову) при определении влажности верхнего 2-сантиметрового слоя покрова из зеленых и сфагновых мхов или хвоевой подстилки, даже на фоне бездождной погоды, не превышает 10–15%. Это означает, что субстрат в контейнерах достаточно интенсивно обмениваются с окружающим ненарушенным субстратом потоками гравитационной, капиллярной и парообразной влаги. Относительная величина ошибки возрастает по мере высыхания субстрата в бездождный период, но она может быть учтена в определении влажности путем введения соответствующей поправки в каждую дату наблюдений (по данным контрольных определений влажности окружающего лизиметр субстрата «весовым методом»).

В каждый лизиметр равномерно высеяно (на глубину 0.5–1.0 см) по 100 семян сосны обыкновенной суходольного происхождения (без крылаток) с лабораторной всхожестью 98%. Серии лизиметров вмонтированы в соответствующий фон естественного субстрата, наравне с его поверхностью. В первые 9 дней опыта, имитируя обильную естественную «возобновительную серию осадков» [Санников, 1992], все лизиметры синхронно и равномерно

поливали из мелкодисперсной лейки в количестве: 5 мм в первый, третий, пятый, девятый дни и 8 мм во второй день (в общей сумме – 28 мм). В дальнейшем они орошались лишь естественными дождями – на 8-й, 13–14-й и 17-й дни опыта – (в общей сумме 25 мм), количество которых измерено дождемерами (с диаметром приемной поверхности воронок 9 см в десятикратной повторности).

Ежедневные быстрые (в течение 10 сек) определения общей массы лизиметров (тара плюс образец субстрата) на электронных весах (АСОМ JW-1, с точностью 0.01 г), а затем численности появившихся проростков сосны проведены в течение 21 суток. Для защиты семян и всходов от животных-консументов они были защищены со всех сторон мелкоячеистой (0.5×0.5 см) металлической сеткой, (вкопанной в почву на глубину 15 см), а сверху – крупноячеистой (5 × 5 см) сеткой.

В отличие от климатической камеры, где могут быть заданы константные режимы факторов среды, естественная динамика содержания влаги в верхнем слое лесной подстилки, мохового или лишайникового покрова даже под пологом древостоя, а тем более на открытой гари или вырубке, крайне вариабельна [Санников, Санникова, 1985]. Это обусловлено мозаичностью структуры растительного покрова, выпадения дождевых осадков, колебаниями интенсивности их инфильтрации, испарения, суточных флюктуаций солнечной радиации, температуры, ветра и других факторов микроклимата.

Для интегральной оценки влияния влажности субстрата на прорастание семян в лесу ранее был предложен [Санников, Санникова, 1985] метод определения «относительной интегральной эффективной влажности» напочвенного субстрата (*ОИЭВ*). Она представляет собой отношение интегральной посуточной эффективной влажности субстрата (превышающей экологический минимум для начала прорастания семян) к величине его оптимальной интегральной эффективной влажности за весь период прорастания – обычно в течение 15–20 суток после выпадения серии дождей (см. рисунок 7.3).

Для определения *ОИЭВ* и выявления оптимумов и минимумов прорастания семян сосны обыкновенной, мы провели дополнительный опыт в климатической

камере Binger. Для каждого из изучавшихся типов субстрата было испытано 5 градаций влажности – 5, 10, 15, 25, 35, 50% – для горелых субстратов и 5, 10, 25, 35, 50, 70% – для ненарушенных (в 4-кратной повторности). В пластиковые контейнеры с субстратом высевали по 50 семян сосны. Влажность определяли через день путем взвешивания лизиметров на электронных весах.

В повторном полевом опыте изучались те же типы субстратов, но в 10-кратной повторности. Для лизиметров были использованы трубы меньшего диаметра (5 см). Одиночно меньший диаметр лизиметров, особенно в жаркие дни августа, привел к более быстрому высыханию субстратов и большому колебанию веса (коэффициент вариации влажности в некоторых вариантах достигал 34%). Поэтому мы рекомендуем минимальный диаметр лизиметров ≥ 11 см.

7.2. Результаты опыта и их обсуждение.

Динамика влажности и прорастание семян на зеленомошном покрове.

Верхний (0–2 см) слой субстрата из суходольного сосняка бруснично-чернично-зеленомошного представлен моховым покровом *Pleurozium schreberi*. При средней объемной массе этого субстрата в ненарушенном естественном сложении 0.06 ± 0.01 г/см³ экологический минимум объемной влажности для начала прорастания семян сосны, по данным опыта в климатической камере, составляет около 5%, а оптимум – 35%.

Динамика влажности зеленомошного субстрата и прорастания семян *Pinus sylvestris* (точнее появления проростков) на нем приведена на рисунке 7.1 и рисунке 7.2. При относительно невысокой синхронной изменчивости содержания влаги в четырех лизиметрах разных вариантов опыта C_v составляет $13.2 \pm 7.2\%$, точность определения влажности в большинстве случаев составляет 7–15%. Сравнительный анализ определений абсолютной влажности верхнего 2-сантиметрового слоя мха *Pleurozium schreberi* «весовым» методом (путем отбора и сушки образцов до абсолютно сухого состояния в алюминиевых бюксах), а также и ранее с помощью лизиметров [Захаров, 1983], показал достаточно сходные результаты. Систематическая ошибка уменьшения влажности

лизиметров за счет их подсыхания сбоку на разных стадиях после дождей не превышает 10–12%.

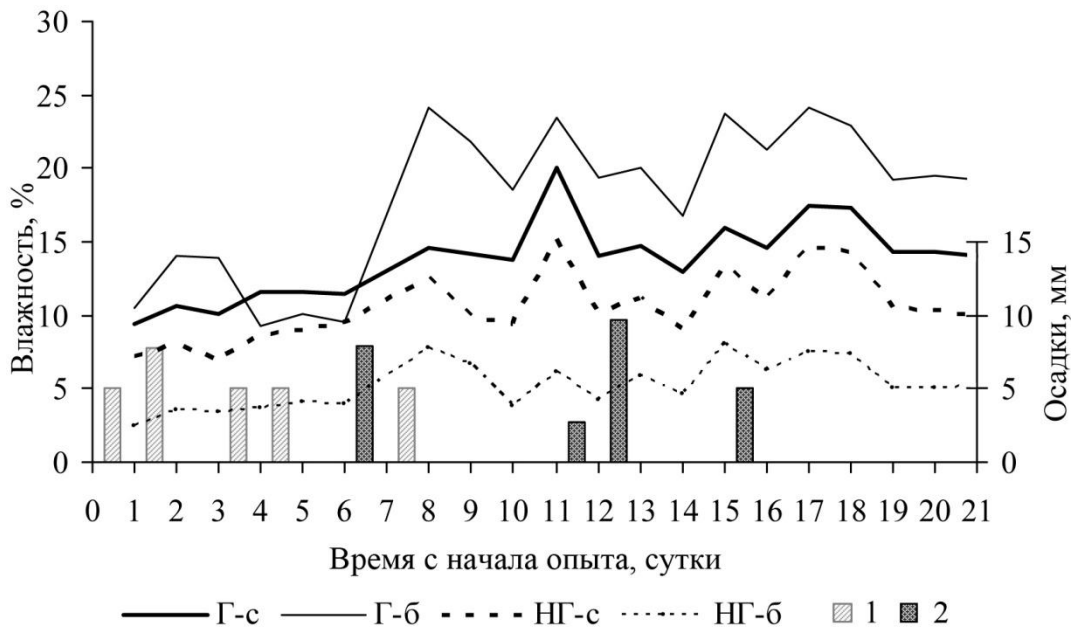


Рисунок 7.1 – Динамика осадков и объемной влажности различных типов субстрата. Типы напочвенных субстратов: НГ-с – негорелый суходольный (*Pleurozium schreberi*); Г-с – обожженный суходольный; НГ-б – негорелый болотный (*Sphagnum girgensohni*); Г-б – обожженный болотный. Тип осадков: 1 – полив; 2 – естественные.

Оценивая экологический режим увлажнения ненарушенного зеленомохового покрова, изученный в нашем опыте (рисунок 7.1), находим, что его влажность с первых дней опыта после серии поливов и дождей (в общем – 53 мм, т.е. около 70% месячной нормы осадков в августе) превышала экологический минимум для прорастания семян сосны (5.0%). На восьмые сутки с начала опыта она, несколько снижаясь в теплые солнечные дни (до 9%) на фоне редких осадков, стабилизировалась на уровне около 12–13% (эффективная влажность – 7–8%). При этом ОИЭВ субстрата за весь период прорастания семян (15 сут.) составила 25%, но оказалась достаточной для прорастания в конечном итоге лишь 32% семян сосны (рисунок 7.2).

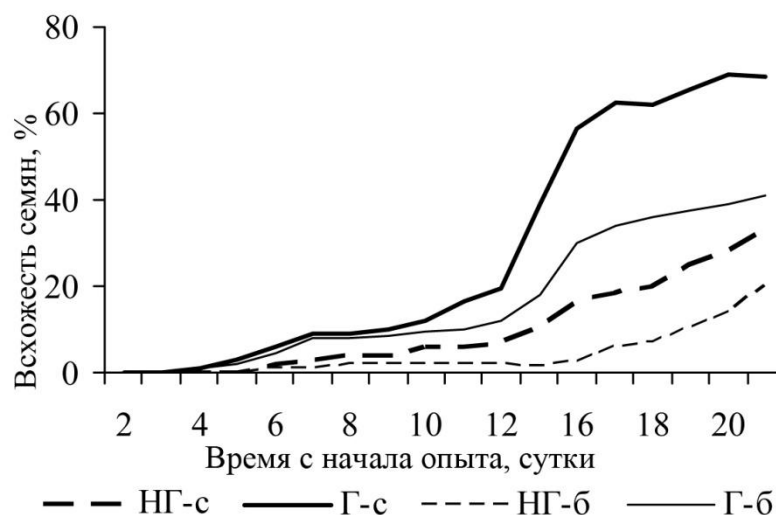


Рисунок 7.2 – Динамика прорастания семян сосны на различных типах лесного напочвенного субстрата.

Более благоприятный режим увлажнения и, как следствие, в 2.0–2.5 раза бóльшая всхожесть семян сосны (см. рисунок 7.1 и рисунок 7.2) установлены в интенсивно обожженном зеленомоховом субстрате (с толщиной выгоревшего слоя мха около 2 см, а недогоревшего – 1.7 см). Средняя объемная масса гаревого субстрата составляла 0.79 ± 0.02 г/см³, экологический минимум для начала прорастания семян – около 3%, а оптимум для него – 30%. Объемная влажность обожженного субстрата, после серии поливов и дождя на восьмые сутки опыта, колебалась на уровне $10.9 \pm 1.5\%$, а ОИЭВ за период прорастания семян (15 сут.) составила 48% (рисунок 7.3). Этот уровень влагообеспеченности стимулировал интенсивное появление проростков, начиная с 12-го дня и конечную всхожесть 69%. т.е. вполне успешный начальный этап возобновления сосны.

Динамика влажности и прорастание семян на сфагновом покрове. В связи с особенностями анатомической структуры сфагновых мхов [Mägdefrau, Wutz, 1951] их водопоглощающая и водоудерживающая способность намного выше, чем зеленых мхов. Поэтому динамика и степень стабильности режима влажности как ненарушенного, так и интенсивно обожженного сфагнового субстрата также специфичны (рисунок 7.1). Средняя объемная масса ненарушенного сфагнового субстрата составляет 0.04 ± 0.01 г/см³ с незначительными колебаниями от

0.037±0.006 до 0.044±0.004 (точность определения при 10-кратной повторности – 8.2%).

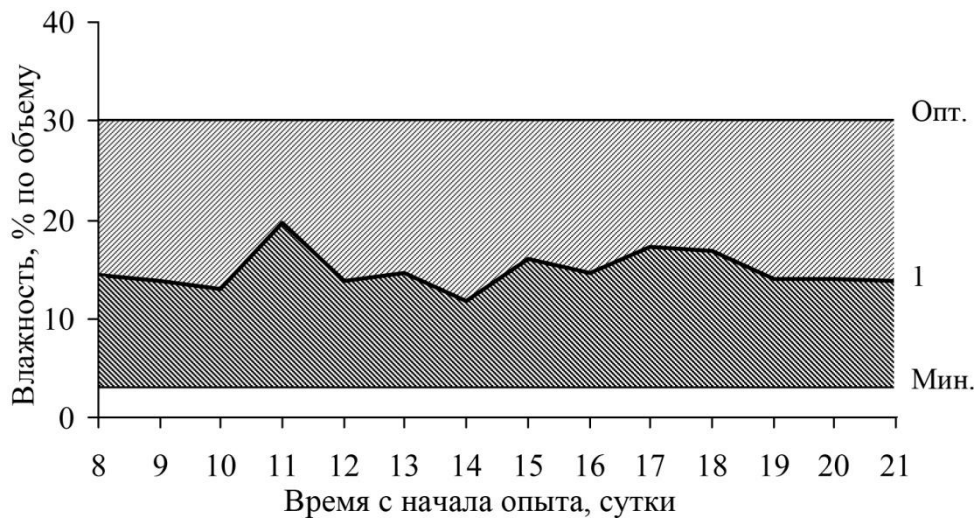


Рисунок 7.3 – Динамика эффективной влажности обожженного мохового субстрата *Pleurozium schreberi* в период прорастания семян сосны (толщина недогоревшего слоя мха – 1.7 см). Мин. – экологический минимум, опт. – экологический оптимум для прорастания семян сосны; 1 – динамика влажности субстрата в период прорастания (15 сут.).

Динамика объемной влажности ненарушенного сфагнового субстрата (см. рисунок 7.1) после «возобновительной серии» осадков характеризуется относительной стабильностью с колебаниями от 4.0 до 7.5% (в среднем – 5.6±0.8%). Точность ее определений с помощью 4 лизиметров равна 17.0±4.4%. В этом субстрате на фоне засушливой погоды уровень влагообеспечения прорастания семян сосны, несмотря на многократные поливы и дожди, оказался недостаточным. Их конечная всхожесть составила лишь около 20% (см. рисунок 7.2). Вероятно, на фоне антициклона при отсутствии инфильтрированной вглубь гравитационной воде и дефиците капиллярной семенам, зависшим между стеблями мхов, была мало доступна и имбибиционная (внутриклеточная), а также пленочная влага.

Тем не менее, судя по результатам проращивания семян в климатической камере, можно предположить, что экологическим минимумом для начала прорастания семян сосны является всего 3–4% объемной влажности. Оптимум объемного увлажнения покрова *Sphagnum girgensohnii*, вероятно, достигается

лишь при почти полном насыщении субстрата влагой непрерывных дождей – около 40%. Однако его объемная влажность за период прорастания семян была здесь крайне недостаточна (в среднем лишь $5.6 \pm 0.8\%$), и лишь после новой серии дождей на 13–17 сутки опыта зарегистрировано прорастание 20% семян.

Примерно в 2.5 раза бóльшими средними параметрами объемной массы (0.10 ± 0.01 г/см³), и как следствие, объемной влажности (17–23%) после завершения «возобновительной» серии поливов отличается от ненарушенного сфагнового интенсивно обожженный уплотненный «пироторфяной» [Ефремов и др., 2009] сфагновый субстрат (рисунок 7.1). Семена растений, заделанные в него, могут более тесно контактировать со всеми формами влаги, используя их для набухания и прорастания. Но, несмотря на мозаичность выгорания мхов, изменчивость влажности горелого сфагнового субстрата даже несколько ниже, чем необожженного ($C_v = 10.3 \pm 4.5\%$).

Для экологической оценки обожженного сфагнового субстрата можно принять следующие приблизительные параметры объемной влажности: минимум – 5%, оптимум – около 40%. В данном опыте его сравнительно высокая *ОИЭВ* (40.8%) обеспечила всхожесть 39% семян (см. рисунок 7.2). Резкое увеличение уровня водообеспеченности прорастания семян в «прожженном» сфагновом субстрате оказалось решающим экологическим фактором, вызвавшим их в 2 раза большую, по сравнению с негорелым субстратом, конечную всхожесть. По-видимому, семена в гаревом субстрате хорошо контактируют с различными формами влаги [Роде, 1965; Dasberg, 1971]. Различия в динамике численности проростков сосны между ненарушенным и гаревым сфагновыми субстратами статистически достоверны ($t_{st} = 6.2$, $p \geq 0,001$), во многом объясняя послепожарные вспышки естественного возобновления популяций сосны на верховых болотах [Санников, 1992; Чучалина, Санникова, 2014; Чучалина, Черепанова, 2014; Кочубей, Санникова, 2015а, б; Кочубей, 2017].

7.3. Выводы

1. Для сопряженного изучения динамичной влажности лесных напочвенных субстратов и ее влияния на прорастание семян хвойных в лесу обоснован оригинальный экспериментальный метод периодического быстрого взвешивания микромонолитов субстрата на электронных весах, помещенных в лизиметры, с синхронным определением всхожести семян.

2. Апробация метода на примере семян сосны обыкновенной в четырех типах ненарушенного и обожженного мохового субстрата в суходольном и заболоченном сосновых лесах показала простоту его применения, достаточную точность определения влажности различных типов субстрата (10–15%), быстроту получения и экологическую информативность результатов.

3. Экологическая оценка и интерпретация влияния крайне изменчивой в лесах влажности различных типов субстрата на прорастание семян с помощью индекса «относительной интегральной эффективной влажности» открывает возможность выявления новых количественных закономерностей лесовозобновления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге исследований по актуальной, но экологически недостаточно изученной проблеме влияния циклических пожаров и конкуренции древостоя на структуру, семеношение, напочвенную среду и естественное возобновление ценопопуляций сосны обыкновенной в смежных сосновых лесах на суходолах и верховых болотах двух подзон Западной Сибири нами получены следующие новые научные результаты.

Впервые на количественном уровне изучены экологические особенности влияния низовых пожаров на структуру и семеношение древостоев, лимитирующие факторы напочвенной среды и динамику численности подроста сосны в сосновых лесах на верховых болотах подзоны предлесостепи Западной Сибири, по сравнению с негорелыми и со смежными сосняками на суходолах, а также зонально замещающими сосняками подзоны средней тайги. При интенсивном пирогенном снижении абсолютной полноты болотного древостоя (на 60–80%) показано падение, а при слабом – повышение уровня семеношения. Установлена и показана решающая роль благоприятных для первых 2–3 генераций всходов сосны физико-химических и фитоценологических свойств «пироторфяного» субстрата, особенно устранения сильной световой конкуренции сфагновых мхов.

Как в смежных суходольных сосняках-зеленомошниках, так и в сосняках на верховых болотах установлена закономерная резкая пирогенная вспышка естественного возобновления сосны – увеличение общей численности (в 9–17 раз) и доли ее жизнеспособного подроста в первые 4–5 лет после пожара, что в целом подтверждает эволюционную теорию пирофитности вида *Pinus sylvestris* L. На основе микроэкосистемного подхода выявлены и математически формализованы достоверные связи общей численности подроста сосны с площадью огневой минерализации субстрата, и в меньшей мере численности ее жизнеспособного подроста с абсолютной полнотой древостоя на верховых болотах.

В пройденных пожаром сосняках верховых болот показана достоверно бóльшая интенсивность роста подроста по сравнению с негорелым. Впервые установлены и формализованы достоверные связи численности, текущего прироста терминальных побегов и жизнеспособности пирогенного подроста сосны с индексами корневой, менее тесные со световой конкуренцией древостоя и их наиболее тесная связь с индексом интегральной конкуренции древостоя.

Установлены статистически достоверные количественные различия (градиенты) между допожарными и пирогенными параметрами структуры, семеношения, конкуренции древостоев, факторов напочвенной среды, а также численности, роста и жизнеспособности подроста сосны в смежных сосняках на суходолах и верховых болотах.

Прослежен вековой тренд численности подроста сосны в зависимости от давности пожаров. Показано ее постепенное уменьшение вплоть до критического минимума на горях с давностью более 50 лет. Это подтверждает гипотезу о доминировании болотообразовательного процесса над лесообразовательным при длительном отсутствии пожаров.

Выявлены бóльшая степень изреживания древостоев пожарами, достоверно меньшие средние параметры семеношения, численности и жизнеспособности подроста сосны в пройденных пожаром зонально замещающих сосняках на верховых болотах подзоны средней тайги Западной Сибири. Показаны аналогичные по тесноте связи этих параметров с индексами корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя.

Разработан и апробирован полевой экспериментальный метод изучения и оценки динамики влажности лесных напочвенных субстратов и ее влияние на прорастание семян сосны.

К числу перспективных направлений дальнейших количественных экологических исследований по данной проблеме, наметившихся в итоге настоящей работы, можно отнести изучение влияния частоты и интенсивности пожаров, а также возобновительных свойств сфагнового и пироторфяного

субстратов на верховых болотах на естественное возобновление ценопопуляций сосны и взаимоотношений лесо- и болотообразовательного процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов, В.П. Сравнительный анализ горимости лесов юга Тюменской области за 1985–2004 гг. / В.П. Абрамов, С.В. Залесов // Научное творчество молодежи – лесному комплексу России. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2007. – Ч. 2. – С. 60–62.

Алисов, Б.П. Климат СССР / Б.П. Алисов. – Москва: Издательство Московского университета, 1956. – 126 с.

Антанайтис, В.В. Прирост леса / В.В. Антанайтис, В.В. Загребев. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 200 с.

Арбатская, М.К. Многолетняя изменчивость климата, прироста деревьев и частоты пожаров в тайге Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.К. Арбатская. – Красноярск, 1998. – 21 с.

Арефьева, З.Н. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах / З.Н. Арефьева // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. – Свердловск, 1963. – Вып. 36. – С. 39–55.

Арефьева, З.Н. Динамика аммиачного нитратного азота в лесных почвах Зауралья при высоких и низких температурах / З.Н. Арефьева, Б.П. Колесников // Почвоведение. – 1964. – № 3. – С. 84–86.

Архипов, С.А. Западно-Сибирская равнина / С.А. Архипов, В.В. Вдовин, Б.В. Мизеров, В.А. Николаев. – М.: Наука, 1970. – 451 с.

Афонин, А.Н. Веб-ГИС для решения задач эколого-географического анализа и моделирования: новые возможности / А.Н. Афонин, С.Ю. Севрюков, П.А. Соловьев, Н.Н. Лунева // Вестник СПбГУ. Серия 7. Геология. География. – 2016. – № 4. – С. 97–111.

Беспалова, Т.Л. Природный парк «Кондинские озера». Экологическое состояние, использование природных ресурсов, охрана окружающей природной среды Тюменской области / Т.Л. Беспалова. – Тюмень, 2001. – С. 111–113.

Беспалова, Т.Л. Мониторинговые исследования на территории природного парка окружного значения «Кондинские озера» / Т.Л. Беспалова // Вопросы практической экологии: сб. материалов конференции. – Пенза, 2002. – С. 25–27.

Беспалова, Т.Л. Экологически безопасное природопользование на особо охраняемой природной территории (на примере природного парка «Кондинские озера»): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Т.Л. Беспалова. – Омск, 2012. – 19 с.

Богдановская-Гиенэф, И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива) / И.Д. Богдановская-Гиенэф. – Л.: Наука, 1969. – 187 с.

Борисов, А.А. Климаты СССР / А.А. Борисов. – М.: Просвещение, 1967. – 295 с.

Борисов, А.А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем / А.А. Борисов. – Л.: Изд-во Ленинград ун-та, 1975. – 471 с.

Боч, М.С. Экосистемы болот СССР / М.С. Боч, В.В. Мазинг. – Л.: Наука, 1979. – 188 с.

Буряк, Л.В. Лесообразовательный процесс в нарушенных пожарами светлохвойных насаждениях юга Сибири: дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.02 / Людмила Викторовна Буряк. – Красноярск, 2015. – 332 с.

Буряк, Л.В. Послепожарное естественное возобновление в лесах Средней Сибири / Л.В. Буряк, В.А. Иванов, Е.О. Бакшеева, О.П. Каленская, А.В. Толмачев // Вестник КрасГАУ. – 2014. – Вып. 12. – С. 124–129.

Буряк, Л.В. Лесообразовательный процесс в нарушенных пожарами светлохвойных насаждениях Нижнего Приангарья / Л.В. Буряк, В.А. Иванов, Л.В. Зленко // Фундаментальные исследования. – 2015а. – № 2–8. – С. 1709-1714.

Буряк, Л.В. Влияние пожаров на возобновление хвойных насаждений заповедника Центральносибирский / Л.В. Буряк, Д.С. Зарубин, Е.А. Кукавская, О.П. Каленская, В.А. Иванов, А.В. Толмачёв // Хвойные бореальные зоны. – 2015б. – Т. XXXIII № 3-4. – С. 122–127.

Буш, К.К. Эффект осушения в зависимости от условий лесопроизрастаний и гидротехнических условий / К.К. Буш // Мелиорация сельскохозяйственных угодий северо-запада СССР: сб. статей. – Петрозаводск: ГИЗ Карельск. АССР, 1962.

Буш, К.К. О перспективах изучения осушенных лесов / К.К. Буш // Гидролесомелиоративные исследования. – Рига, 1970. – С. 101–117.

Веретенников, А.В. Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве / А.В. Веретенников. – М.: Наука, 1968. – 215 с.

Веретенников, А.В. Метаболизм древесных растений в условиях корневой аноксии / А.В. Веретенников. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1985. – 151 с.

Веселкин, Д.В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с корневой конкуренцией древостоя / Д.В. Веселкин // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах: сб. науч. трудов. – Екатеринбург, 2001. – С. 113–126.

Веселкин, Д.В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (*Pinaceae* Lindl.): дисс. ... докт. биол. наук / Денис Васильевич Веселкин. – Екатеринбург, 2013. – 370 с.

Волкова, В.С. Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое / В.С. Волкова. – М.: Наука, 1977. – 237 с.

Волкова, Е.М. Морфолого-биологические особенности и изменчивость сосны обыкновенной, произрастающей в условиях олиготрофных болот средней и южной тайги: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.М. Волкова. – Москва, 2000. – 21 с.

Вомперский, С.Э. О методике наблюдения за почвенно-грунтовыми водами при гидролесомелиоративных исследованиях / С.Э. Вомперский // Лесной журнал. – 1964. – № 1. – С. 49–52.

Вомперский, С.Э. Биологические основы эффективности лесоосушения / С.Э. Вомперский. – М.: Наука, 1968. – 312 с.

Гальперин, М.И. Лесотаксационные таблицы для древостоев сосны подзоны южной тайги Зауралья (в пределах Свердловской области) / М.И. Гальперин, С.В. Соколов. – Свердловск: УЛТИ, 1971. – 25 с.

Гальперин, М.И. Лесотаксационные таблицы для Челябинской области / М.И. Гальперин, И.Ф. Коростелёв. – Свердловск: УЛТИ, 1981. – 18 с.

Годовалов, Г.А. Районирование лесов Свердловской области / Г.А. Годовалов, С.В. Залесов, Е.Н. Лежнина. – Аграрный вестник Урала. – 2011. – № 8. – С. 38–39.

ГОСТ 13056.6-97. Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести. – М.: ИПК Издательство стандартов, 1998. – 27 с.

Глебов, Ф.З. Болота и заболоченные леса лесной зоны Енисейского левобережья / Ф.З. Глебов. – М.: Наука, 1969. – 132 с.

Глебов, Ф.З. Фитоценотическая характеристика, гидротермический режим и почвенная микрофлора некоторых типов болотных лесов Томского стационара в связи с микрорельефом / Ф.З. Глебов, С.Р. Александрова // Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. – С. 44–94.

Глебов, Ф.З. Взаимодействия лесообразовательного и болотообразовательного процессов / Ф.З. Глебов // Теория лесообразовательного процесса. – Красноярск, 1991. – С. 30–32.

Демаков, Ю.П. Возрастная структура и выживаемость древостоев на олиготрофных болотах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Международное сотрудничество в лесном секторе: баланс образования, науки и производства. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2009. – С. 30–35.

Демаков, Ю. П. Сосняки сфагновые Марийского Полесья: структура, рост и продуктивность: монография / Ю. П. Демаков, М. Г.Сафин, С. М. Швецов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2012. – 276 с.

Долгова, Л.С. Почвы Зауральской лесостепи в пределах восточных районов Свердловской области / Л.С. Долгова // Тр. Почв. ин-та АН СССР. – 1954. – Т. 43. – С.199–289.

Дружинин, Н.А. Лесоводственно-экологическое обоснование ведения лесного хозяйства в осушаемых лесах: дис. ... докт. с.-х. наук / Н.А. Дружинин. – С.–П., 2006. – 348 с.

Евдокименко, М.Д. Пирогенные трансформации сосновых лесов в Забайкалье / М.Д. Евдокименко // Лесоведение. – 2008. – № 4. – С. 20–27.

Елина, Г.А. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии / Г.А. Елина, О.Л. Кузнецов, А.И. Максимов. – Л.: Наука, 1984. – 128 с.

Елпатьевский, М.П. Лесная осушительная мелиорация / М.П. Елпатьевский. – М.: Л.: Гослесбумиздат, 1957. – 123 с.

Елпатьевский, М.П. Методические указания по осушению вырубок / М.П. Елпатьевский, В.К. Константинов, И.В. Тихомиров. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1965.

Елпатьевский, М.М. Осушение и освоение заболоченных лесных земель / М.М. Елпатьевский, М.П. Елпатьевский, В.К. Константинов. – Москва: Лесная промышленность, 1970. – 230 с.

Елпатьевский, М.М. Лесохозяйственное освоение болот / М.М. Елпатьевский, В.Н. Кирюшкин, В.К. Константинов. – Москва: Лесная промышленность, 1978. – 134 с.

Ефремов, С.П. Восстановительная динамика болотных сосняков послепожарного генезиса / С.П. Ефремов, Т.Т. Ефремова, А.В. Пименов, Т.С. Седельникова // Генетическая типология, динамика и география лесов России: сб. статей. – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – С. 108–112.

Ефремова, Т.Т. Гумус и структурообразование в лесных торфяных почвах Западной Сибири: автореф. дис. ... докт. биол. наук / Т.Т. Ефремова. – Новосибирск, 1990. – 39 с.

Ефремова, Т.Т. Структурообразование в торфяных почвах / Т.Т. Ефремова – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1992. – 191 с.

Жудра, И. Об осушительных мелиорациях в центральных губерниях и о влиянии канализации на лесную растительность / И. Жудра // Лесной журнал. – 1886. – Вып. 1.

Залесов, С.В. Естественное лесовосстановление на вырубках Тюменского севера / С.В. Залесов // Леса России и хозяйство в них. – 1995. – № 18. – С. 281–287.

Залесов, С.В. Лесная пирология: учебн. пособие / С.В. Залесов. – Екатеринбург: УГЛТА, 1998. – 296 с.

Залесов, С.В. Лесная пирология: учебник для студентов лесотехнических вузов / С.В. Залесов. – Екатеринбург: Изд-во «Баско», 2006. – 312 с.

Залесов, С.В. Надземная фитомасса живого напочвенного покрова в осушенных сосняках до и после лесного пожара / С.В. Залесов, А.В. Тукачева // Вестник башкирского государственного аграрного университета. – 2016. – № 1 (37). – С. 101–106.

Захаров, А.И. Динамика влажности горючих материалов и возникновение пожаров от гроз (в условиях Тюменской области): дис. ... канд. биол. наук / А.И. Захаров. – Л., 1983. – 178 с.

Захаров, А.И. Метеоусловия и прогноз возникновения пожаров в различных типах Припышминских боров / А.И. Захаров, С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова // Природа и лесное хозяйство Припышминских боров. – Екатеринбург, 1997. – С. 29–31.

Зворыкина, К.В. Влияние растительности нижних ярусов сосняка черничного и корневой конкуренции древостоя на развитие подроста сосны / К.В. Зворыкина // Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. – Москва: Наука, 1969. – С. 181–204.

Згуровская, Л.Н. Строение, рост и некоторые функции корневых систем медленнорастущего и быстрорастущего подроста ели (*Picea excels Link.*) в зависимости от рубок ухода / Л.Н. Згуровская // Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1962. – Т. 53.

Земцов, А.А. Болота Западной Сибири: их роль в биосфере / А.А. Земцов, Л.И. Инишева. – Томск: ТГУ, 2000. – 72 с.

Злобин, Ю.А. Оценка качества подроста древесных растений / Ю.А. Злобин // Лесоведение. – 1970. – № 3. – С. 96–102.

Зубарева, Р.С. Лесная растительность Припышминских боров Зауралья / Р.С. Зубарева // Природные условия и леса лесостепного Зауралья: сб. науч. работ. – Свердловск, 1960. – Вып. 19. – С. 97–125.

Иванов, В.А. Пожары от гроз в лесах Сибири / В.А. Иванов, Г.А. Иванова. – Новосибирск: Наука, 2010. – 161 с.

Иванов, Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара / Н.Н. Иванов. – М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 1.– 223 с.

Иванова, Г.А. Зонально-экологические особенности лесных пожаров в сосняках средней Сибири: автореф. дис. ... докт. биол. наук / Г.А. Иванова. – Красноярск, 2005. – 40 с.

Иванова, Н.С. Восстановительно-возрастная динамика растительности после сплошных рубок в темнохвойных лесах Южного Урала / Н.С. Иванова // Генетическая типология, динамика и география лесов России: сб. статей. – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – С. 97–101.

Иванова, Н.С. Тенденции трансформации нижних ярусов горных темнохвойных лесов Южного Урала / Н.С. Иванова // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – № 4. – С. 583–597.

Ивашкевич, Б.А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность / Б.А. Ивашкевич. – Хабаровск: ДВ ОГИЗ, 1933. – 169 с.

Изюмский, П.П. Таксация тонкомерного леса / П.П. Изюмский. – М.: Лесная промышленность, 1972. – 88 с.

Ильичёв, Ю. Н. Естественное лесовосстановление на гарях Среднеобских боров / Ю. Н. Ильичёв, Н. Т. Бушков, В. В. Тараканов. – Новосибирск: Наука. – 2003. – 196 с.

Ильичев, Ю.Н. Начальный этап лесовозобновления на концентрированных вырубках в гарях / Ю.Н. Ильичев, Н.Т. Бушков // Лесное хозяйство. – 2005. – № 5. – С. 34.

Ильичев, Ю.Н. Лесовозобновление на вырубках по гарям Приобских боров лесостепной зоны: проблемы и перспективы / Ю.Н. Ильичев, Н.Т. Бушков, И.В. Маскаев. – Новосибирск: Наука, 2009. – 257 с.

Иматова, И.А. Состояние и рост подроста сосны на осушенных сфагновых болотах Среднего Урала: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Ирина Александровна Иматова. – Екатеринбург: УГЛТУ, 1997. – 244 с.

Ипатьев, В. А. О реабилитации мелиорированных техногенно-загрязненных лесных экосистем / В. А. Ипатьев. – Минск: Белорусская наука, 2007. – 67 с.

Ипатьев, В.А. Ведение лесного хозяйства на осушенных землях / В.А. Ипатьев, Л.П. Смоляк, И.К. Блинцов. – Л.: Лесная промышленность, 1984. – 144 с.

Калинин, В.М. Природный парк «Кондинские озера / В.М. Калинин. – Екатеринбург: ООО «УИПЦ», 2012. – 398 с.

Карпов, В.Г. О влиянии среды степных боров на устойчивости подроста сосны к засухе / В.Г. Карпов // Учен. зап. ЛГУ, 1954. – Вып. 166. – № 9. – С. 3–33.

Карпов, В.Г. Возрастная структура популяций и динамика численности ели / В.Г. Карпов, А.В. Пугачевский, П.П. Трескин // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. – Л.: Наука, 1983. – С. 35–54.

Кац, Н.Я. Болота земного шара / Н.Я. Кац. – М.: Наука, 1971. – 295 с.

Каширо, Ю.П. Методы и аппаратура для изучения внешней среды древесных растений на их начальных этапах онтогенеза / Ю.П. Каширо // Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1976. – Вып. 100. – С. 56–98.

Климат России // под. ред. Н.В. Кобышевой. – С.-П.: ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ, 2001. – 655 с.

Козловский, И. Б. Ход роста основных лесообразующих пород СССР: справочник / И.Б. Козловский, В.М. Павлов. – М.: Лесная промышленность, 1967. – 326 с.

Колесников, Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока / Б.П. Колесников. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 261 с.

Колесников, Б.П. Влияние низового пожара на структуру древостоя и возобновление древесных пород в сосняках черничнике и бруснично-черничном / В.П. Колесников, Н.С. Санникова, С.Н. Санников // Горение и пожары в лесу: сб. статей. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН ССР, 1973. – С. 301–321.

Коллист, П.И. Влияние осушения глубоких переходных болот на условия естественного возобновления: автореф. дис. ... канд. биол. наук / П.И. Коллист. – Тарту, 1953.

Комин, Г.Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северо-таежных заболоченных сосняков Зауралья / Г.Е. Комин // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья: Труды Института экологии растений и животных УФАИ СССР. – Свердловск, 1967а. – Вып. 53. – С. 207–221.

Комин, Г.Е. Некоторые особенности строения разновозрастных древостоев заболоченных сосняков / Г.Е. Комин // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. – Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1967б. – С. 19–26.

Комин, Г.Е. Цикличность в динамике лесов Зауралья: автореф. дис. ... докт. биол. наук / Г.Е. Комин. – Свердловск, 1978. – 39 с.

Комин, Г.Е. Возрастная структура древостоев в лесах России / Г.Е. Комин. – Сочи: ФГУ «НИИгорлесэкол», 2003. – 219 с.

Конойко, М.А. Выпуклые болота верхового типа Белоруссии (их образование и развитие): автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.А. Конойко. – Минск, 1974. – 23 с.

Конойко, М.А. О происхождении прослоек торфа повышенной степени разложения в верховых залежах Белоруссии / М.А. Конойко, А.П. Пидопличко. – ДАН БССР, 1961. – Т. 5. – № 9. – с. 462–464.

Константинов, В.К. К определению запасов влаги в почве по глубине стояния почвенно-грунтовых вод / В.К. Константинов // Почвоведение. – 1966. – № 2.

Константинов, В.К. Эксплуатация лесоосушительных систем / В.К. Константинов. – М.: Лесная промышленность, 1979. – 152 с.

Константинов, В.К. Эксплуатация и совершенствование осушительных систем в лесном хозяйстве: дис. ... докт. с.-х. наук / В.К. Константинов. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1982. – 543 с.

Корчагин, А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере / А.А. Корчагин // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. – 1954. – Т. 9. – С. 75–149.

Кочубей, А.А. Влияние пожаров и конкуренции древостоя на возобновление сосны на верховых болотах Западной Сибири / А.А. Кочубей // Лесная наука, молодежь, будущее: международная школа-конференция молодых ученых. – Гомель, 2017. – С. 109–112.

Кочубей, А.А. Ход естественного возобновления хвойных видов в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном на гарях разной давности / А.А. Кочубей, Е.В. Егоров / Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: материалы Всероссийской молодежной научно-практической конференции. – Екатеринбург, 2014. – С. 39–42.

Кочубей, А.А. Динамика поселения, выживания и численности подроста сосны на гарях в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых / А.А. Кочубей, Н.С. Санникова // Леса Евразии – Большой Алтай: материалы XV Международной конференции молодых ученых. – М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2015а. – С. 60–63.

Кочубей, А.А. Экспериментальный метод изучения влияния динамики влажности субстрата на прорастание семян *Pinus sylvestris* / А.А. Кочубей, Н.С. Санникова // III (XI) Международная Ботаническая Конференция молодых ученых. – Санкт–Петербург, 2015б. – С. 119.

Кощев, А.Л. Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним / А.Л. Кощев. – М., Изд-во Ан СССР, 1955.

Кощев, А.Л. Влияние корневых систем соснового древостоя на возобновление подроста под пологом и на вырубке по болоту / А.Л. Кощев // Труды Ин-та леса и древесины СО АН РАН. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – Т. 53.

Куваев, В. Б. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / В.Б. Куваев. – Тула: Гриф и К, 2001. – 583 с.

Кузнецов, О.Л. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: автореф. дис. ... докт. биол. наук / О.Л. Кузнецов. – Петрозаводск, 2006. – 53 с.

Курбатский, Н.П. Техника и тактика тушения лесных пожаров/ Н.П. Курбатский. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 155 с.

Лакин, Г.Ф. Биометрия: учеб, пособие для биол. спец. вузов / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. школа, 1980. – 352 с.

Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: «Высшая школа», 1990. – 350 с.

Лисс, О.Л. Болота Западно-Сибирской равнины / О.Л. Лисс, Н.А Березина. – М.: МГУ, 1981. – 208 с.

Луганский, Н.А. Научное обоснование способов возобновления и формирования молодняков на вырубках сосновых лесов Урала: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук / Н.А. Луганский. – Алма-Ата, 1974. – 56 с.

Луганский, Н.А. Структура и динамика сосновых древостоев на Среднем Урале / Н.А. Луганский, З.Я. Нагимов. – Екатеринбург: УрГУ, 1994. – 140 с.

Луганский, Н. А. Лесоведение : учебное пособие для студентов / Н. А. Луганский, С. В. Залесов, В. Н. Луганский. - Екатеринбург: УГЛТУ, 2010. – 432 с.

Мазепа, В.С. Климатогенная динамика верхней границы леса на полярном урале за последние полторы тысячи лет / В.С. Мазепа, С.Г. Шиятов // Динамика экосистем в голоцене: сб. материалов II Российской научной конференции. – Екатеринбург, 2010. – С. 129–134.

Мазинг, В.В. Пожары на верховых болотах и смены растительности на болотных гарях / В.В. Мазинг // Ученые записки Тартуск. Ун-та, 1960. – № 93. – С. 96–122.

Мазинг, В.В. Изменения растительности верховых болот под влиянием человека / В.В. Мазинг, У.А. Валк // Лесоводственные исследования. – Тарту, 1968. – Вып. 6. – С. 66–92.

Маковский, В.И. Формирование растительности верхнего горного пояса Южного Урала в Голоцене / В.И. Маковский, Н.К. Панова // Развитие

лесообразовательного процесса на Урале: сб. статей. – Свердловск, 1977. – С. 3–17.

Маковский, В.И. Типология заболоченных и болотных лесов Тавда-Куминского междуречья / В.И. Маковский, Н.И. Шадрин // Южно-таежные леса Западно-Сибирской равнины. – Свердловск, 1972. – С. 131–163.

Мезенцев, В.С. Атлас увлажнения и теплообеспеченности Западно-Сибирской равнины / В.С. Мезенцев. – Омск, 1961. – 67 с.

Мелехов, И.С. Влияние пожаров на лес / И.С. Мелехов. – М.-Л.: Гослестехиздат, 1948. – 122 с.

Мелехов, И.С. Лесоведение / И.С. Мелехов. – М.: Изд-во Лесн. пром-ть, 1980.

Мелехов, И.С. Лесная пирология / И.С. Мелехов. – М., 1985. – Вып. 5. – 60 с.

Миронов, М.П. Влияние низовых пожаров на устойчивость сосновых насаждений / М.П. Миронов, С.В. Залесов, А.Е. Дубинин // Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2004. – Вып. 25. – С. 101–114.

Мищикина, Ю.Д. Эколого-географические особенности структуры ценопопуляций вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) в сосновых лесах Притоболья Западной Сибири и Русской равнины: дисс. ... канд. биол. наук: 06.03.02. / Юлия Дмитриевна Мищикина. – Екатеринбург, 2016. – 110 с.

Моисеев, П.А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале: дисс. ... докт. биол. наук / П.А. Моисеев. – Екатеринбург, 2011. – 39 с.

Молчанов, А.А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1967. – 104 с.

Молчанов, А. А. Леса и лесное хозяйство Архангельской области / А.А. Молчанов, И.Ф. Преображенский. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 238 с.

Морозов, Г. Ф. Учение о лесе / Г.Ф. Морозов. – М.: Лесная промышленность, 1970. – Т. 1. – 556 с.

Муратова, Е.Н. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока / Е.Н. Муратова, Т.С. Седельникова, Т.В. Карпюк, О.С. Владимирова, А.В. Пименова, Н.А. Михеева, Е.В. Бажина, О.В. Квитко // Сибирский экологический журнал. – 2005. – Т. 12. – № 4. – С. 573–583.

Надеждин, Б.В. Об условиях почвообразования в Припышминских борах Свердловской области / Б.В. Надеждин // Природные условия и леса лесостепного Зауралья: сб. науч. работ. – Свердловск, 1960. – Вып. 19. – С. 37–49.

Национальный атлас почв Российской Федерации / С. Шоба, Г. Добровольский, И. Алябина и др. – Астрель: АСТ Москва, 2011. – 632 с.

Никитин, К.Е. Техника и методика обработки лесоводственной информации / К.Е. Никитин, А.З. Швиденко. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 272 с.

Орлова, В.В. Климат СССР. Вып. 4. Западная Сибирь. / В.В. Орлова. – Л.: Гидрометеиздат, 1962. – 360 с.

Ольховка, И.Э. Анализ горимости лесов и лесопожарной районирование юга Тюменской области / И.Э. Ольховка, В.П. Абрамов, С.В. Залесов // Лесной вестник. Forestry bulletin. – 2007. – № 8. – С. 46–49.

Панова, Н.К. История развития лесной растительности на Урале в голоцене / Н.К. Панова // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье: сб. науч. трудов. – Екатеринбург, 1996. – С. 26–49.

Панова, Н.К. Динамика растительности предлесостепного Зауралья в голоцене / Н.К. Панова, В.И. Маковский, В.А. Хижняк // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье: сб. науч. трудов. – Екатеринбург, 1996. – С. 94–101.

Панова, Н.К. Голоценовая динамика развития болот в предлесостепи Западной Сибири и южной тайге Зауралья / Н.К. Панова, Т.Г. Антипина // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее: Мат-лы. 3 междунар. полевого симпозиума. – Новосибирск, 2011. – С. 63–64.

Парпан, Т.В. Біоекологічні особливості ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в лісових біогеоценозах Передкарпаття (генеза, відновлення, прогноз): автореф. дисс. ... канд. біол. наук / Т.В. Парпан. – Дніпропетровськ, 2004. – 19 с.

Петрова, И.В. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной / И.В. Петрова, С.Н. Санников. – Екатеринбург: УрО РАН, 1996. – 159 с.

Петрова, И.В. Репродуктивная изоляция и генетическая дифференциация суходольных и болотных популяций *Pinus sylvestris* L. Западной Сибири и Русской равнины / И.В. Петрова, С.Н. Санников, О.Е. Черепанова // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: Материалы 4-го Международного совещания. – Барнаул, 2015. – С. 54–56.

Петрова, И.В. Экологический анализ структуры и возобновления популяций сосны на суходоле и верховом болоте / И.В. Петрова, Н.С. Санникова, А.А. Чучалина // Тобольск научный–2012: IX Всероссийская научно-практическая конференция. – Тобольск, 2012. – С. 139–142.

Пидопличко, А. П. Торфяные месторождения Белоруссии: (генезис, стратиграфия и районирование) / А. П. Пидопличко. – Минск: Изд-во акад. наук БССР, 1961. – 192 с

Писаренко, А.И. Лесовосстановление / А.И. Писаренко. – М.: Лесн. пром-ть, 1977. – 255 с.

Побединский, А.В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья / А.В. Побединский. – М.: Наука, 1965. – 268 с.

Подшивалов, В.А. Естественное возобновление на крупных гарях в сосновых лесах подзоны северной тайги Тюменской области: дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Владимир Андреевич Подшивалов. – Екатеринбург, 2000. – 128 с.

Попов, Л.В. Водные и тепловые свойства подстилки и ее влияние на возобновление сосны и ели: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.В. Попов. – М., 1954. – 25 с.

Попов, Л.В. Методы определения влажности почв / Л.В. Попов // Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол. – 1960. – Вып. 7.

Попов, Л.В. О влиянии влажности субстрата на всхожесть семян сосны и ели / Л.В. Попов // Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол. – 1957. – Вып. 5. – С. 116–121.

Попова, Э.П. О продолжительности пирогенного воздействия на свойства лесных почв / Э.П. Попова // Горение и пожары в лесу сб. науч. статей. – Красноярск: Ин.-т леса и древесины СО АН СССР, 1979. – Ч. 3. – С. 110–116.

Пьявченко, Н.И. К познанию природы грядово-мочажинных болотных комплексов карельского типа / Н.И. Пьявченко // Тр. Ин-та АН СССР, 1953. – Т. 13. – С. 130–147.

Пьявченко, Н.И. Торфяники русской лесостепи / Н.И. Пьявченко. – М., 1958. – 91 с.

Пьявченко, Н.И. Лесное болотоведение / Н.И. Пьявченко. – М.: АН СССР, 1963. – 191 с.

Пьявченко, Н.И. Некоторые итоги стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в Западной Сибири / Н.И. Пьявченко // Взаимоотношения леса и болота. – М., 1967. – С. 7–42.

Пьявченко, Н.И. Об изучении болотных биогеоценозов / Н.И. Пьявченко // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Л., 1972. – С. 5–14.

Пьявченко, Н.И. Некоторые результаты стационарного изучения взаимовлияния леса и болот в подзоне средней тайги / Н.И. Пьявченко, З.А. Сибирева // Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР, 1962. – Т. 53. – С. 174–203.

Пятецкий, Г.Е. Осушение верховых болот / Г.Е. Пятецкий // Лесное хозяйство. – 1965. – № 11.

Пятецкий, Г.Е. Интенсивность осушения некоторых типов верховых болот южной Карелии / Г.Е. Пятецкий // Сб. науч.- исслед. работ по лесному хоз-ву. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1971. – Вып. 13. – С. 197–205.

Пятецкий, Г.Е. Влажность осушенных почв и ее связь с уровнем грунтовых вод / Г.Е. Пятецкий // Почвенные исследования в Карелии. – Петрозаводск, 1974. – С. 50–66.

Раковская, Э.М. Общий обзор. Европейская часть и островная Арктика: в 2 ч. Физическая география России / Э.М. Раковская, М.И. Давыдова. – М: Владос, 2001 – Ч. 1. – 286 с.

Рихтер, Г.Д. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь / Г.Д. Рихтер. – М.: Издательство Академии наук, 1963 г. – 488 с.

Роде, А.А. Основы учения о почвенной влаге / А.А. Роде. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – 661 с.

Романов, А. А. О климате Карелии / А.А. Романов. – Петрозаводск, 1956.

Романов, Е.М. Выращивание семян древесных растений / Е.М. Романов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. – 499 с.

Рубцов, В.Г. Влияние осушения на лесовозобновление в сфагновых сосняках / В.Г. Рубцов // Лесное хозяйство. – 1955. – № 5. – С. 16–18.

Рубцов, В. Г. Осушительная мелиорация как мера обеспечения лесовозобновления / В.Г. Рубцова // Труды института леса АН СССР. – М., 1959. – Т. 49. – С.124–128.

Санников, С.Н. Естественное возобновление сосны на сплошных вырубках в Припышминских борах / С.Н. Санников // Вопросы развития лесного хозяйства на Урале: Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960. – Вып. 16. – С.81–106.

Санников, С. Н. Экологические особенности главнейших типов микросреды естественного возобновления сосны на сплошных вырубках / С.Н. Санников // Физиология и экология древесных растений. – Свердловск, 1965. – Вып. 43. – С. 231–242.

Санников, С.Н. Экологическая оценка естественного возобновления сосны в Припышминских борах-зеленомошниках: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Санников Станислав Николаевич. – Свердловск, 1966. – 30 с.

Санников, С.Н. Выживаемость и рост всходов хвойных пород в различных типах микросреды вырубков / С.Н. Санников // Экология. – 1970а. – № 1. – С. 60–68.

Санников, С.Н. К характеристике эоклимата и режима увлажнения субстрата в основных типах микросреды в Притавдинских борах / С.Н. Санников // Экология. – 1970б. – № 3. – С. 58–67.

Санников, С.Н. Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типов леса / С.Н. Санников // Лесообразовательные процессы на Урале: сб. науч. статей. – Свердловск, 1970в. – Вып. 67. – С. 175–181.

Санников, С.Н. Естественное возобновление на сплошных вырубках и вырубках-гарях в Притавдинских сосновых лесах / С.Н. Санников // Южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины: сб. науч. статей. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1972. – С. 217–238.

Санников, С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье / С.Н. Санников // Горение и пожары в лесу: сб. науч. статей. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973. – С. 236–277.

Санников, С.Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса / С.Н. Санников // Экология. – 1974. – № 1. – С. 5–12.

Санников, С. Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье / С.Н. Санников // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье: Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1976. – Вып. 101. – С. 124–165.

Санников, С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов / С.Н. Санников // Экология. – 1981. – № 6. – С. 10–20.

Санников, С. Н. Циклически-эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников // Экология. – 1983. – №1. – С. 10–20.

Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной: монография / С.Н. Санников. – М.: Наука, 1992. – 264 с.

Санников, С.Н. Принципы построения рядов ординации географически замещающих топозкологически аналогичных типов леса / С.Н. Санников //

Генетическая типология, динамика и география лесов России. – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – С. 172–177.

Санников, С.Н. Возрастные изменения интенсивности фотосинтеза у сосны обыкновенной / С.Н. Санников, Л.Н. Добринский, Ю.М. Малафеев, Н.С. Санникова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. – С. 9–12.

Санников, С.Н. Электрометрический метод определения влажности лесной подстилки / С.Н. Санников, А.И. Захаров, И.Г. Хомяков // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С. 54–57.

Санников, С.Н. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса: монография / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. – М.: Наука, 1985. – 149 с.

Санников, С.Н. Рекомендации по содействию естественному возобновлению главных лесообразующих пород в равнинных лесах Западной Сибири на зонально-лесотипологической основе / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова, Д.С. Санников. – Екатеринбург, 1999. – 65 с.

Санников, С.Н. Рекомендации по содействию естественному возобновлению главных пород на гарях в лесах Западной Сибири / С.Н. Санников, В.А. Подшивалов, Д.С. Санников. – Екатеринбург, 2000. – 35 с.

Санников, С.Н. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк) / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 199 с.

Санников, С.Н. Эволюционные аспекты пирэкологии светлохвойных видов / С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Лесоведение. – 2009. – № 3. – С. 3–10.

Санников, С.Н. Градиенты среды смежных суходольных и болотных популяций *Pinus sylvestris* / С.Н. Санников, О.Е. Черепанова, Т.Т. Ефремова, И.В. Петрова // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем; сб. науч. статей. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – С. 74–83.

Санников, С.Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. – 270 с.

Санников, С.Н. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема / С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Сибирский лесной журнал. – 2014. – №1. – С. 21–30.

Санников, С.Н. Припышминские боры: прошлое, настоящее, будущее / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова, Д.С. Санников // Эко-потенциал. – 2014. – № 3 (7). – С. 7–22.

Санников, С.Н. Система рубок и возобновления сосновых лесов на эколого-географической основе / С.Н. Санников, Д.С. Санников // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 6. – С. 3–16.

Санников, С.Н. Дивергенция биогеоценозов в пределах типов сосновых лесов на гарях и вырубках / С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова, А.А. Кочубей, Д.С. Санников // Экология. – 2017. – № 4. – С.8–19.

Санникова, Н.С. Влияние влажности субстрата на прорастание семян сосны различных географических групп популяций / Н.С. Санникова // Экология. – 1975. – № 4. – С. 93–95.

Санникова, Н.С. Низовой пожар как фактор появления, выживания и роста всходов сосны / Н.С. Санникова // Обнаружение и анализ лесных пожаров. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1977. – С. 110–128.

Санникова, Н.С. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны / Н.С. Санникова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С. 21–26.

Санникова, Н.С. Экологические особенности естественного возобновления сосны под пологом сосновых лесов Среднего и Южного Зауралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Санникова Нелли Серафимовна. – Свердловск, 1984. – 16 с.

Санникова, Н.С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений / Н.С. Санникова. – Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992. – 64 с.

Санникова, Н.С. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов / Н.С. Санникова // Экология. – 2003. – № 2. – С. 90–95.

Санникова, Н. С. Особенности возобновления сосны после пожаров под пологом боров лесостепи Западной Сибири / Н.С. Санникова // Лесоведение. – 2009. – № 4. – С. 58–65.

Санникова, Н.С. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах / Н.С. Санникова, Е.И. Локосова / Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – С. 73–94.

Санникова, Н.С. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез / Н.С. Санникова, С.Н. Санников, И.В. Петрова, Ю.Д. Мищихина, О.Е. Черепанова // Экология. – 2012. – № 6. – С. 403–409.

Санникова, Н.С. Микроэкосистемный анализ структуры и возобновления популяций сосны на суходоле и верховом болоте / Н.С. Санникова, И.В. Петрова, А.А. Чучалина // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2012. – № 5 (37). – С. 230–233.

Седельникова, Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae Lindl. (репродуктивные и кариотические особенности): дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Тамара Станиславовна Седельникова. – Красноярск, 2008. – 323 с.

Седых, В.Н. Карликовые леса Западной Сибири / В.Н. Седых // ИНТЕРЭКСПО ГЕО-СИБИРЬ. – Новосибирск: Изд-во Сибирский гос. ун-т геосистем и технологий, 2010. – Т. 3. – № 2. – С. 219–222.

Селянинов, Г.Т. Климатическое районирование СССР для сельскохозяйственных целей / Г.Т. Селянинов. – М., 1955.

Сибирева, З.А. Изменение всхожести семян сосны и ели в зависимости от продолжительности их замачивания и кислотности среды / З.А. Сибирева // Труды Ин-та леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. XXXI. – С. 240–247.

Смолоногов, Е. П. Комплексное районирование лесных территорий в целях организации наиболее рациональных систем ведения лесного хозяйства / Е.П.

Смолоногов // Леса Урала и хозяйство в них. – Свердловск, 1968. – Вып. 2. – С. 153–155.

Смолоногов, Е.П. Справочные таблицы для таксации лесов северной и средней тайги западной Сибири / Е.П. Смолоногов, В.С. Иванов, В.Н. Седых, И.В. Чашихин. – Свердловск: УФАН СССР-Зап.-Сиб. лесоустр. предприятие, 1970. – 100 с.

Смоляк, Л.П. Возобновление леса на осушенных торфяно-болотных почвах Полесья БССР / Л.П. Смоляк // Тр. ин-та леса АН СССР. – М., 1955. – Т. 31. – С. 89–98.

Смоляницкий, Л.Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов / Л.Я. Смоляницкий / Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62. – № 9. – С. 1262–1272.

Сукачев, В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5–49.

Тетенькин, А.Е. Строение и рост северотаежных сосняков Зауралья: автореф. дисс. ... с.-х. наук / А.Е. Тетенькин. – Красноярск: изд. ИЛИД, 1969. – 21 с.

Ткаченко, М.Е. Общее лесоводство / М.Е. Ткаченко. –Л.: Гослестех-издат, 1939. – 746 с.

Тюрин, А.В. Основы хозяйства в сосновых лесах: опыт построения хозяйства по районам на основании исследований в Брянских лесах / А.В. Тюрин. – М.: Новая деревня, 1925. – 144 с.

Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 762 с.

Фалалеев, Э.Н. Ход роста основных лесобразующих пород Сибири: учеб. пособие / Э.Н. Фалалеев, Е.Л. Беззаботнов, М.А. Данилин. – Красноярск, 1975.

Фирсова, В.П. Об изменении физико-химических свойств некоторых почв Урала под влиянием лесных пожаров / В.П. Фирсова // Изв. вузов. Лесн. журн. – 1960. – № 1. – С. 13–20.

Фирсова, В.П. Динамика воднорастворимых веществ в лесных дерново-подзолистых почвах Припышминского борового массива / В.П. Фирсова // Почвоведение. – 1964. – № 9. – С. 59–69.

Фирсова, В. П. Лесные почвы Свердловской области и их изменение под влиянием лесохозяйственных мероприятий / В.П. Фирсова // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1969. – 151 с.

Хантемиров, Р.М. Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири в голоцене : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Р.М. Хантемиров. – Екатеринбург, 2009. – 43 с.

Храмов, А.А. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья (структура и биологическая продуктивность) / А.А. Храмов, В.И. Валуцкий. – Новосибирск: Изд-во «Наука», 1977. – 222 с.

Цветков, В.Ф. Лесовозобновление: природа, закономерности, анализ, прогнозирование / В.Ф. Цветков. – Архангельск: Арх. гос. техн. ун-т, 2008. – 212 с.

Цветков, В.Ф. О направлениях формирования сосновых молодняков на Кольском полуострове / В.Ф. Цветков // Естественная среда и биологические ресурсы Крайнего Севера. – Л., 1975. – С. 55–64.

Цветков, В.Ф. Типы формирования насаждений как представительные ряды динамики типа леса / В.Ф. Цветков // Генетическая типология, динамика и география лесов России: сб. науч. трудов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – С. 69–72.

Цветков, П.А. Пирогенные свойства лиственницы Гмелина в северной тайге Средней Сибири: автореф. дис. ... докт. биол. наук / П.А. Цветков. – Красноярск, 2005. – 40 с.

Цветков, П.А. Очерк истории отечественной лесной пирологии / П.А. Цветков // Сибирский лесной журнал. – 2015а. – № 5. – С. 3–25

Цветков, П.А. Проблема лесных пожаров в Сибири / П.А. Цветков // Мониторинг, моделирование и прогнозирование опасных природных явлений и

чрезвычайных ситуаций: сб. мат-лов V всероссийской научно-практической конференции. – Красноярск, 2015б. – С. 21–29.

Цветков, П.А. Исследования природы пожаров в лесах Сибири / П.А. Цветков, Л.В. Буряк // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 3. – С. 25–42.

Черепанова, О.Е. Эколого-географическая дифференциация генетической и фенотипической структуры суходольных и смежных болотных популяций *Pinus sylvestris* L. в Западной Сибири и Среднем Зауралье: дис. ... канд. биол. наук: 06.03.02 / Черепанова Ольга Евгеньевна. – Екатеринбург, 2013. – 20 с

Чертовской, В.Г. Долгомощные вырубki, их образование и облесение / В.Г. Чертовской. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 134 с.

Чижов, Б.Е. Регулирование травяного покрова при лесовосстановлении / Б.Е. Чижов. – М.: ВНИИЛМ, 2003. – 173 с.

Чижов, Б.Е. Охрана и рекультивация таежных экосистем при нефтегазодобыче / Б.Е. Чижов. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2011. – 259 с.

Чиндяев, А.С. Лесоводственная эффективность осушения болотных лесов Среднего Урала / А.С. Чиндяев. – Екатеринбург: УГЛТА, 1995. – 185 с.

Чиндяев, А.С. Главные рубки в болотных древостоях Среднего Урала / А.С. Чиндяев, М.А. Матвеева // Лесной журнал. – 1996. – № 4–5. – С. 40–45.

Чиндяев, А.С. Естественное возобновление в болотных лесах Среднего Урала / А.С. Чиндяев, И.А. Иматова, В.В. Александров, А.Р. Иматов. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2008. – 110 с.

Чудников, П.И. Влияние пожаров на возобновление лесов Урала / П.И. Чудников. – М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931. – 160 с.

Чудников, П.И. Талицкое учебно-опытное лесничество. Исторический и естественно-исторический очерк / П.И. Чудников // Труды по лесному опытному делу Талицкого лесного техникума. – Свердловск, 1930. – 70 с.

Чумаков, Л.С. Растительные сообщества травянисто-кустарникового яруса болотных сосняков с разным почвенно-гидрологическим режимом / Л.С. Чумакова, И.О. Безручко // Сахаровские чтения 2010 года: экологические проблемы XXI века. – Минск, 2010. – Ч.1. – С. 257.

Чумаков, Л.С. Моховой покров в сосняках багульниковых на олиготрофных болотах в разных экологических условиях / Л.С. Чумаков // Мониторинг окружающей среды: сб. материалов II международной науч.-практ. конф. – Брест: БрГУ, 2013. – С. 142–145.

Чучалина, А.А. Возобновление древесных видов хвойных после низовых пожаров в предлесостепи Западной Сибири / А.А. Чучалина // Биология – наука XXI века: 17-я международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. – Пущино. – 2013а. – С. 574.

Чучалина, А.А. Влияние низовых пожаров на возобновление хвойных видов в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном / А.А. Чучалина, Н.С. Санникова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2013. – № 3. – С. 13–16.

Чучалина, А.А. Численность, возрастная структура и жизненность подроста сосны в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги / А.А. Чучалина, Ю.Д.Мищикина // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2013. – № 1 (39). – С. 14–17.

Чучалина, А.А. Численность, жизненность и возрастная структура подроста сосны в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги / А.А. Чучалина // Молодежь и наука на севере: материалы докладов II Всероссийской (XVII) молодежной научной конференции. – Сыктывкар. – 2013б. – Т.1. – С. 149–151.

Чучалина, А.А. Динамика численности подроста сосны на гари в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом предлесостепи Западной Сибири / А.А. Чучалина, Н.С. Санникова // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы III (V) Всероссийской молодежной конференции. – Новосибирск: Изд-во «Академиздат». – 2014. – С. 105–106.

Чучалина, А.А. Особенности возобновления подроста сосны (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири / А.А. Чучалина, О.Е. Черепанова // Симбиоз – Россия 2014: материалы

VII Всероссийского конгресса молодых биологов. – Екатеринбург: Изд-во урал. ун-та. – 2014. – С. 6–8.

Шанин, С.С. Строение сосновых и лиственничных древостоев Сибири / С.С. Шанин. – М.: Лесн пром-сть, 1965. – 106 с.

Шварева, Ю.Н. Климат Западно-Сибирской равнины в погодах / Ю.Н. Шварева. – М.: Наука, 1976. – 115 с.

Шварева, Ю.Н. Некоторые особенности климата Западной Сибири в погодах / Ю. Н. Шварева, О. В. Соромотина // Природные ресурсы и размещение производительных сил Тюменского Приобья. – Тюмень: Изд-во Тюменского государственного университета, 1980. – С. 69–80

Шиманюк, А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках / А.П. Шиманюк. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 355 с.

Шумилова, Л. В. Ботаническая география Сибири / Л.В. Шумилова. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1962. – 440 с.

Aaltonen, V. T. Boden und Wald mit besonderer Berücksichtigung des nordeuropäischen Waldbaues / V. T. Aaltonen. – В.: Parey, 1948. – 468 s.

Agren, J. Natural age and size of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* on a mire in the inland part of northern Sweden / J Agren, L. Lsaksson, O. Zackrisson. – Holarct. Ecol. – 1983. – № 6. – S. 22–237.

Baker, F.S. Principles of silviculture / F.S. Baker. – N.Y. etc.: McGraw-Hill, 1950. – 340 p.

Boujocos, G.J. A comparison of electrical resistance units for making a continuous measurement of soil moisture under field conditions / G.J. Boujocos, A.N. Mick // Plant Physiology. – 1948. – V. 23. – p. 532–543.

Brumelis, G. Age and spatial structure of natural *Pinus sylvestris* stands in Latvia / G. Brumelis, D. Elferts, L. Liepina, I. Luce, G. Tabors, D. Tjarve. – Scandinavian Journal of Forest Research. – 2005. – № 20. – p. 471–480.

Brumelis, G. Stand structure and spatial pattern of regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural treed mire in Latvia / G. Brumelis, M. Strazds, Ž. Eglava. – Silva Fennica. – 2009. – 43(5). – p. 767–781.

Dasberg, S. Soil water movement to germination seed / S. Dasberg // J. Exp. Bot. – 1971. – № 73. – p. 22.

Goldammer, J.G. Preliminary Assessment of the Fire Situation in Western Russia in 2010 by the Global Fire Monitoring Center / J.G. Goldammer // International Forest Fire News. – 2010. – No. 40. – p. 20–42.

Hegyi, F. A. Simulation model for managing jack-pine stands / F. Hegyi // Growth model for tree and stand simulation. – Stockholm, 1974. – P. 74–80.

Kimmins, J.P. Forest ecology / J.P. Kimmins. – New-York; London: Macmillan, 1987. – V. VII.

Laar, A. Konkurrenzdruck und Zuwachs von Pinus radiata / A. Laar. – Forswiss Zbl., 1973. – Bd 92. – H. 5. – S. 261–268.

Lehto, J. Tutkimuksia männyn lyontaisesta uulistumisesta Etelä-Suomen kangasmailla / J. Lehto // Acta Forest. – Fenn., 1956. – Vol. 66. – P. 96–107.

MacLean, D.A. Effects of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks on the productivity and stability of balsam fir (*Abies balsamea*) forests / D.A. MacLean // Productivity and stability of forest ecosystems. – Krasnoyarsk: Institute of Forest SB USSR Acad. of Sc., 1983. – P. 131–133.

Mägdefrau, K. Die Wasserkapazität der Moos und Flechtendecke des Waldes / K. Mägdefrau, A. Wutz. – Forstw. Zbl., 1951. – Bd. 70. – H. 2. – S. 103–117.

Mälkonen, E. T. Impact of prescribed burning on soil fertility and regeneration of Scots pine / E. Mälkonen, T. Levula // Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Dordrecht-Boston-London: Kluwer Academic Publishers, 1996. – Pp. 453–464.

Müller, K.M. Aufbau, Wuchs und Verjüngung der Südosteuropäischen Urwälder / K.M. Müller. – Hannover: Schaper, 1929. – 322 S.

Nichols, H. The post-glacial history the vegetation and climate at Ennadai Lake, Keevatin and Lynn Lake, Manitoba (Canada) / H. Nichols // Aiszeitalter Ggw., 1967. – Vol. 18. – P. 176–197.

Nilsson, M-C. Time-restricted seed regeneration of Scots pine in sites dominated by feather moss after clearcutting / M-C. Nilsson, I. Steijlen, O. Zackrisson // Canadian Journal of Forest Research. – 1996. – № 26. – p. 945–953.

Ohlson, M. Fatal interactions between Scots pine and Sphagnum mosses in bog ecosystems / M. Ohlson, R.H. Økland, J.-F. Nordbakken, B. Dahlberg // *Oikos*. – 2001. – № 94. – p. 425–423.

Olberg, A. Beiträge zur Problem der Kiefernaturverjüngung / A. Olberg. – Frankfurt. M.: Sauerlanders, 1957. – 127 s.

Prieditis, N. Status of wetland forests and their structural richness in Latvia / N. Prieditis // *Environmental Conservation*. – 1999. – № 26. – p. 332–346.

Rowe, J.S. Fire in the boreal forest / J.S. Rowe, G.W. Scotter // *Quarter. Res.* – 1973. – Vol. 3. – P. 444–464.

Ruuhijärvi, R. Ecological gradients as the basis of Finnish mire type system / R. Ruuhijärvi, T. Lindholm // *The Finnish Environment*. – 2006. – Vol. 23. – P. 119–126.

Sannikov, S.N. Fire ecology of pine forests of Northern Eurasia / S.N. Sannikov, J.G. Goldammer // *Fire in ecosystems of boreal Eurasia*. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publish., 1996. – P. 151–176.

Shvidenko, A.Z. Models for growth of pine stands in territories of Northern Eurasia / A.Z. Shvidenko, E. Samarskaia, S. Venevsky, S. Nillson // *Working Paper WP-96-164*. – Laxenburg: NASA, 1996. – P. 1–99.

Shvidenko, A. Fire situation in Russia / A. Shvidenko, J.G. Goldammer // *International Forest Fire News*. – 2001. – No. 24. – p. 41–59.

Slavik, B. Ecologie kotlikove obnovi smišeneho lesa // B. Slavik, J. Slavikova, J. Enik. – Praha: Rozpr. ČSAV, 1957. – Roč. 67. – S. 2–257.

Snedecor, G.W. Statistical methods / G.W. Snedecor, W.G Cochran. – Sixth edition. – Allied pacific, 1968. – 381 p.

Stern, K. Vollständige Variancen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen / K. Stern // *Silva Genet.*, 1966. – Bd. 15. – H. 1. – S. 6–11.

Tamm, C.O. Möjligheterna att öka Skogsväxten genom markförbättrande åtgärder / C.O. Tamm // *Svenska skogsvärdsfören. Tidskr.* – Stockholm. 1962. – 60 (2).

Tolonen, K. The post-glacial fire record / K. Tolonen // *The role of fire in northern circumpolar ecosystem*. – Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore: J. Wiley & sons, 1983. – P. 21–44.

Tolonen, K. Über die Entwicklung der Moore im finnischen Nordkarelien / K. Tolonen // Ann. Bot. Fenn. – 1967. – № 5. – P. 17–33.

Valk, U. Estonian peatbogs and their types / U. Valk // Estonian wetland and their life. – Tallin, 1974. – P. 139–159.

Vanselow, K. Theorie und Praxis der natürlichen Verjüngung im Wirtschaftswald / K. Vanselow. – Radebeul; B.: Neumann, 1957. – 367 s.

Veselkin, D.V. Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas / Russian Journal of Ecology. – 2010. – T. 41. – № 2. – C. 139–146.

Viereck, L.A. The effect of fire in black spruce ecosystems of Alaska and Northern Canada / L.A. Viereck // The role of fire in northern circumpolar ecosystems. – SCOPE-18. Chi Chester etc. – Wiley, 1983. – P. 201–220.

Viro, P.S.G. Prescribed burning in forestry / P.S.G. Viro // Communic. Inst. Forest. – Fenniae, 1969. – Vol. 67. – N. 7.

Walter, H. Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung / H. Walter. – Jena: Fischer, 1968. – Bd. 2: Die gemässigten und arktischen Zonen. – 1005 S.

Wein, R. W. An overview of fire in Northern ecosystems / R. W. Wein, D. A. Mac Lean // The role of fire in Northern Circumpolar ecosystems. – Chi hester etc.: Wiley, 1983. – P. 1–18.

Yefremova, T.T. Ecological effects of peat fire on forested bog ecosystem // T.T. Yefremova, S.P. Yefremov // Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Dordrecht, Boston, London: Kluver Acad. Publish., 1996. – P. 350–357.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таксационная и биогеоценологическая характеристика ПП

Таблица 1. Общая характеристика типов леса и структуры БГЦ на пробных площадях объектов исследований на суходолах и верховых болотах подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири.

№	ЭДР БГЦ	Дп, лет	Место- нахождение	Древостой					Факторы напочвенной среды					Параметры подроста					
				А, лет	Р, м ² /га	Н, м	D, см	Nс, тыс.э кз./га	ФАР	Tn, см	OM, %	P, %		N, тыс./г а	N ж/з, тыс./ га	А, лет	Н, см	Zh, см	Сос- тав
												мхнг	тр- куст						
Предлесостепь, суходолы																			
Тип леса-сосняк бруснично-чернично-зеленомошный; местоположение по рельефу - средняя часть дренированных склонов на рыхло-песчаной, слабо-дерново-подзолистой свежей почве. Состав- 10С. Доминанты ЖНП: мхи - плеурозиум шребери, дикранум; тр-куст – брусника, черника, плаун сплюснутый, зимолубка, кошачья лапка.																			
Плс1-С	Г	6	Тугулы мский лесхоз, Южное лесн-во	165	38.7 ±4.5	28.5 ±1.8	34.8 ±2.3	576± 95	28±2	1.5± 0.4	75.8 ±5	11.4 ±1	-	230±1 2	185± 15	4-6	52± 6.3	7.6± 1	10С
Плс2-С		10		170	39.9 ±4.7	30.0 ±2.3	35.6 ±3.1	612± 86	27±1	1.4± 0.7	47.8 ±5.5	10.8 ±1	17±6	320±2 5	162± 10	8- 10	99± 11.4	8.4* ±0.3	
Плс3-С		34		125	36.7 ±2.9	26.5 ±2.7	35.8 ±7	309± 24	25±1	2.5± 0.2	35.3 ±3.3	68.8 ±4	30.1± 5	42.5± 3	8.5±1 .4	22- 27	129 ±5	6.5± 0.2	
Плс4-С	НГ	80		80	21.1 ±3.4	27.8 ±1.6	24.4 ±2.3	456± 58	20±2	7.8± 0.5	25.4 ±0.7	78.3 ±6	25±3	<u>0.4</u> 0.4 5С5Е	<u>0</u> 0.2	<u>10</u> 30	<u>20</u> 126	<u>2.0</u> 4.2	
Плс5-С		135		135	42.1 ±6.2	31.5 ±3.6	32.4 ±3.9	421± 54	10.5±3	8.5± 0.4	8.3± 0.4	85±1 1	36±1 1	<u>21.5±</u> <u>7</u> 2.8±1	<u>12.8±</u> <u>3</u> 1.8±1	15- 30	<u>150</u> 720	<u>2.8</u> 5.1	
Предлесостепь, болото																			
Тип леса – сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый; местоположение по рельефу- крайне влажные, очень плохо дренированные замкнутые глубокие западины. Почва торфяная мокрая. Состав- 10С. Доминанты ЖНП: мхи-сфагнум узколистый, сф. фускум, сф. магелланикум; тр-куст– багульник, хамедафна, клюква.																			
Плс1-Б	Г	4	Тугулы мский лесхоз, Южное и Луговск ое лесн- во	170	3.2± 0.3	7.7± 1.1	8.2± 0.5	115± 21	50±4	-	48.6 ±5	46±4	18±1	105±1 2	60±4	1-4	13± 1	3.2± 0.2	10С
Плс2-Б		5		120	4.7± 0.6	5.1± 0.8	7.7± 0.5	110± 27	67±6	-	49± 7	51±6	49± 1.2	98±13	44±7	2-3	15± 1	3.7± 0.3	
Плс3-Б		9		180	3.3± 0.4	7.9± 0.9	9.1± 0.3	61±9	53±4	-	48± 6	48±2	54± 0.9	43±2	28±1	3-8	22± 1	2.3± 0.2	
Плс4-Б		18		130	2.4± 0.2	5.2± 0.4	5.8± 0.3	59±4	35±3	-	35± 3	40±3	47± 3.2	34±2	14±1	13- 17	59± 4	3.1± 0.2	

Плс5-Б		34		200	2.7± 0.3	8.3± 1.3	9.6± 0.1	62±5	58±4	–	25± 0.7	41±4	56± 1.7	61±10	18±3	27– 32	121 ±5	4.5± 0.2	
Плс6-Б	НГ	170	--/--	170	6.6± 0.5	7.2± 0.6	7.7± 1.3	89±7	29±4	–	0	72±5	80±6	5.8±1	0.34± 0.03	≥20 -50	40± 8	2.1± 0.5	10С
Средняя тайга, суходолы																			
Тип леса - сосняк бруснично-чернично-зеленомошный; местоположение по рельефу - средняя часть дренированных склонов на свежих, периодически сухих песчаных почвах. Доминанты ЖНП: мхи - плеуразиум шребери; тр-куст – брусника, зимлюбка, кошачья лапка.																			
Тсп1-С		24	ПП "Конди нские озера", ХМАО	140	10.8 ±5	17.4 ±3.0	22.7 ±4.3	292± 27	36±2	1.5± 0.3	–	60.9 ±3	40.4± 3	54.5± 15	29.4± 8	20	116 ±3	5.0± 1.5	10С
Тсп2-С		24	Окрест. г. Урай. ХМАО	130	19.8 ±9	16.2 ±4	24.6 ±6.4	225± 30	28± 1.4	2.1± 0.4	?–	59.4 ±2	46.8± 4	27.8± 9	13.3± 4.5	20- 23	144 ±5	8.6± 2	10С
Средняя тайга, болото																			
Тип леса – сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый; местоположение по рельефу- крайне влажные, очень плохо дренированные замкнутые глубокие западины. Почва торфяная мокрая. Состав- 10С. Доминанты ЖНП: мхи- <i>Sphagnum sp</i> ; тр-куст–багульник, хамедафна, клюква, голубика, морошка.																			
Тсп1-Б	Г	24	ПП "Конди нские озера", ХМАО	135	1.8± 0.2	4.7± 0.3	5.3± 0.2	26±2	36±2	–	–	45±2	89±3	15±1. 5	7.8±1 .3	15- 23	113 ±7	2.4± 0.2	10С
Тсп2-Б	Г	34	Окрест. г. Урай. ХМАО	150	2.3± 0.3	4.9± 0.2	5.6± 0.2	45±2	37±2	–	–	62±1	36±0. 5	19±3. 1	8.3±1 .1	26- 33	102 ±9	4.6± 0.5	10С

Примечание: ЭДР – эколого-динамический ряд биогеоценоза; БГЦ – биогеоценоз; Дп – давность пожара; А – возраст древостоя; Pa – абсолютная полнота; H – высота древостоя, м; D – диаметр стволов древостоя, см; Nc – семеношение; ФАР – фотосинтетическая активная радиация; OM – огневая минерализация; Тп – толщина подстилки, см; P – общее проективное покрытие; Рмхнг – проективное покрытие (%) мхов, Рпмх – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*), Ртр-кс – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового покрова; N – общая численность подроста; Nжз – численность жизненного подроста; Квэп – коэффициент возобновительной эффективности пожара; Квст – коэффициент встречаемости подроста на учетных площадках от числа всех УП; Кв – коэффициент выживания подроста в процентах от числа семян, налетевших за 3 года; H – общая высота стволика подроста; Zh – средний прирост терминального побега подроста за 3 года; Zh/H – жизненность; Pк – общее проективное покрытие крон подроста; Cv – коэффициент вариации.