

*На правах рукописи*

Кочубей Алёна Анатольевна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ ПОЖАРОВ НА ВОЗ-  
ОБНОВЛЕНИЕ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) НА ВЕРХОВЫХ БО-  
ЛОТАХ И СУХОДОЛАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Специальность 06.03.02 – лесоведение,  
лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2017

Работа выполнена в ФГБУН Ботанический сад  
Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель:	доктор биологических наук Петрова Ирина Владимировна
Официальные оппоненты:	Буряк Людмила Викторовна, доктор сельскохозяйственных наук, доцент, ФГБОУ ВО Сибирский государственный университет науки и технологии им. акад. М.Ф. Решетнева, Институт лес- ных технологий, кафедра лесоводства, профессор;  Зарубина Лилия Валерьевна, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, ФГБОУ ВО «Вологодская государственная молочнохозяй- ственная академия имени Н.В. Верещагина», кафедра лесного хозяйства, доцент.
Ведущая организа- ция:	Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), Красноярск.

Защита диссертации состоится 27.09.2017 г. в 10<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета Д212.281.01 при ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» по адресу: 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37, ауд. 401.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» ([www.usfeu.ru](http://www.usfeu.ru))

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » августа 2017 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
канд. с.-х. наук, доцент

Магасумова Альфия Гаптрауфовна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследований.** Естественное возобновление ценопопуляций главных лесообразующих видов, в частности сосны обыкновенной, – ключевой процесс в лесах, определяющий их исходную структуру, всю последующую динамику и лесоводственную программу [Санников, 1992]. Его экологические факторы разносторонне изучены и теоретически обобщены в суходольных лесах России [Тюрин, 1925; Ткаченко, 1955; Шиманюк, 1955; Побединский, 1965; Луганский, 1974; Санников, 1992; Санников и др., 2004]. В то же время экологические особенности возобновления сосны, особенно под влиянием пожаров, в менее продуктивных и коммерчески ценных сосняках на верховых болотах почти не изучались. Между тем, именно они определяют структуру, стабильность и тенденции динамики этих специфичных лесных экосистем на фоне колебаний климата, пожаров и техногенных нарушений среды.

В Западной Сибири лесоболотные урочища, занимающие свыше половины ее территории, представляют собой колоссальные биоресурсы органического вещества (торфа), пресной воды (соизмеримые с ее запасами в оз. Байкал), флоры и фауны. Они играют важнейшую роль в сохранении регионального и глобального экологического баланса биосферы [Вомперский, 1994]. Абсолютно доминирующим лесообразующим видом на верховых болотах является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), формирующая здесь чистые, хотя и мало продуктивные леса Vб бонитета, представляющие собой пока еще почти не нарушенные человеком природные экосистемы. Актуальность изучения их структуры, возобновления и стабильности возрастает в связи с потеплением климата и участившимися пожарами.

**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 лесоосушения на факторы почвенно-гидрологической среды и продуктивность древостоев. Еще менее исследованы факторы и процессы изменения их структуры и продуктивности, а также динамики численности, роста и жизнеспособности подроста под влиянием пожаров. Между тем, их познание – необходимая основа для разработки 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 напочвенной 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 предлессостепи и средней тайги Западной Сибири.

**Задачи диссертации:** 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 почвенной 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 почвенного субстрата и ее влияния на прорастание семян сосны.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Сформулированные в диссертации 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 жизнеспособности подроста сосны обыкновенной, что подтверждает теорию ее пирогенности.

2. Ключевым экологическим фактором, создающим благоприятный субстрат для появления, выживания и роста подроста 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 подроста 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 жизненности подроста 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 подроста в первые 4–5 лет в сфагновых сосняках на верховых болота, что вполне подтверждает теорию «пирофитности» вида *Pinus sylvestris* [Санников, 1983, 1992]. На основе микроэкологического 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 напочвенной среды, а также численности, роста и жизненности подроста сосны в смежных сосняках на горячих суходолах 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 горячих 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 почвенной 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 почвенных 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, школах, конгрессах различного уровня: 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.); Леса Евразии – Большой Алтай (г. Барнаул, 13–20 сентября 2015 г.); Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач (г. Екатеринбург, 7–10 октября 2014 г.); Симбиоз – Россия 2014 (г. Екатеринбург, 6–11 октября 2014 г.); Перспективы развития и проблемы современной ботаники (г. Новосибирск, 10–14 ноября 2014 г.); Проблемы и перспективы исследований растительного мира (г. Ялта, 13–16 мая 2014 г.); Симбиоз – Россия 2013 (г. Иркутск, 19–23 августа 2013 г.); Молодежь и наука на севере (г. Сыктывкар, 22–26 апреля 2013 г.); Биология – наука XXI века (г. Пущино, 21–26 апреля 2013 г.); Исследование природы лесных растительных сообществ на заповедных территориях Урала (г. Екатеринбург, 14–15 ноября 2012 г.); 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, сборе 90% натуральных материалов, камеральной статистической обработке данных, анализе, обобщении и интерпретация результатов.

**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, а также – кандидату биологических наук О.Е. Черепановой, кандидату биологических наук Ю.Д. Мицхиной, 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 иностранных языках. Текст изложен на 172 страницах, иллюстрирован 15 таблицами и 45 рисунками.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Приведен краткий обзор состояния отечественных и некоторых зарубежных исследований по проблеме экологии и естественного возобновления сосны обыкновенной и влияния на него пожаров в сосняках на верховых болотах и суходолах.

Отмечено, что в продуктивных и интенсивно вырубаемых суходольных сосновых лесах России экологические факторы, в том числе режимы и роль пожаров в возобновлении сосны, особенно в Западной Сибири [Санников, 1992; Залесов, 1995; Санников и др., 2004; Буряк, 2015] исследованы достаточно разносторонне и полно. В то же время в низко продуктивных сосняках на верховых болотах, почти не осваиваемых рубками, особенности возобновления сосны почти не изучены. Исключением являются лишь многочисленные исследования по влиянию гидромелиорации на почвенно-гидрологические факторы среды, рост и отчасти возобновление сосны.

Экологические исследования структуры и функций лесоболотных экосистем были организованы лишь на немногих стационарах. Однако исследования с целью количественного изучения структуры и семеношения древостоев, факторов почвенной среды для самосева и процессов возобновления ценопопуляций сосны, а также влияния на него пожаров на верховых болотах (типа «рям») нигде поставлены не были.

## ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РЕГИОНОВ ИЗУЧЕНИЯ

Приведена географическая ординация и топоэкологическая классификация пар изучавшихся смежных пробных площадей (ПП) в местных профилях типов леса – сосняков бруснично-чернично-зеленомошных на суходолах и багульниково-кассандрово-сфагновых на олиготрофных верховых болотах – в общей схеме зонально замещающих топоэкологически аналогичных типов сосновых лесов Западной Сибири [Санников, 1974].

На основе климатических карт и климадиаграмм вегетационного периода выявлены его большая теплообеспеченность при меньших значениях гидротермического коэффициента (ГТК) в подзоне предлесостепи, по сравнению со средней тайгой.

По данным пожарной статистики отмечено повышение горимости лесов в направлении с севера на юг Западной Сибири. Выявлен резкий рост площади и числа пожаров в последние 50 лет.

Приведены описания и сводная таблица основных параметров лесотипологической и таксационно-морфологической структуры, семеношения и лесовозобновления на 15 пробных площадях.

## ГЛАВА 3. КЛАССИФИКАЦИЯ БИОТОПОВ, ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Методические принципы. К методическим подходам, определяющим выбор и общую схему сравнительного эколого-географического анализа объектов изучения, относятся: 1. *Лесотипологический (парный)* – сравнительный анализ влияния пожаров на параметры структуры и семеношение древостоев, среды и подроста сосны в парах ее ценопопуляций на суходолах и смежных верховых болотах. 2. *Ценопопуляционно-микроэкосистемный* – математико-статистический анализ влияния на факторы среды, семеношение и возобновление ценопопуляций сосны изменений структуры и конкуренции древостоя в пределах отдельных биогеоценозов [Санникова, 1992]. 3. *Дифференциации типов леса на эколого-динамические ряды развития биогеоценозов (ЭДР БГЦ)* – две альтернативные серии динамики их возобновления и возрастного развития – послепожарную (пирогенную) и беспожарную (апирогенную в давно не горелых БГЦ) [Санников, 1970]. 4. *Ценогеографический* – сравнительный анализ влияния пожаров и факторов конкуренции древостоя на семеношение и возобновление сосны в зонально замещающих топоэкологически аналогичных типах леса [Санников, 1974].

Классификация и географическая ординация типов местообитаний. В соответствии с целью и методическими принципами работы применена следующая трехступенчатая классификация типов биотопов для естественного возобновления ценопопуляций сосны [Санников, 1992]: 1. Коренной тип леса. 2. Эколого-динамический ряд динамики биогеоценозов: 1) послепожарный (пирогенный, условно – «гарь») и 2) длительно беспожарный (апирогенный, условно – «негарь»). 3. Тип микробиотопа для прорастания семян и развития самосева, определяемый преобладающим типом напочвенного субстрата: 1) на нена-



рушенном живом или мертвом (моховом, лишайниковом или подстилке); 2) на интенсивно обожженном органическом субстрате; 3) на «минерализованной» поверхности почвы (обнаженной от верхнего живого или мертвого органического слоя).

Ценопопуляционно-микроэкосистемный анализ. Основным методическим принципом экологического изучения естественного возобновления ценопопуляций сосны был их микроэкосистемный анализ на репрезентативных пробных площадях. Сущность микроэкосистемного анализа заключается в выявлении достоверных математико-статистических связей между хорологическими изменениями в пределах одного биогеоценоза (БГЦ) параметров напочвенной среды и подроста сосны, с одной стороны, и структуры, семеношения и конкуренции древостоя-эдификатора с другой. С этой целью, по методике Н.С. Санниковой [1992], на ключевых ПП (КПП) площадью 0.3–0.5 га в БГЦ заложены серии по 30–40 и более круговых учетных площадок (КУП), с радиусом 10 м в сосняках на суходолах и 5 м на верховых болотах, систематически размещенных на расстоянии 10–15 м друг от друга. Каждая из них характеризуется спецификой всех компонентов БГЦ, ценопопуляции сосны и может рассматриваться как элементарная «микроэкосистема». Ключевые пробные площади 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»). Всего заложено 9 КПП, в том числе 5 в подзоне предлесостепи и 4 в подзоне средней тайги. Кроме того, для выявления тенденций возобновления сосны в связи с увеличением давности пожаров заложено 6 дополнительных ПП (ДПП).

На каждой КУП проведен сплошной пересчет всех живых деревьев с измерением диаметра их стволов на высоте 1.3 м (с точностью 1 см) и расстояния от центра КУП. Для определения параметра текущего среднего прироста каждого дерева ( $Z_v$ ), необходимого для расчета индекса его корневой конкуренции (ККД), у 30 модельных деревьев, отобранных на ПП из 5 ступеней диаметра стволов, измерена высота (с точностью 20 см, высоотомером Silva) и построена кривая высот древостоя. На ее основе у 30 деревьев взяты радиальные керны древесины стволов, на которых определен их средний за последние 5 лет годичный прирост по радиусу и площади сечения ствола. По полученным данным подобрана наиболее подходящая по разряду высот и параметрам текущего прироста модельных стволов ( $Z_v$ ) объемная таблица и построена кривая его связи с диаметром деревьев, использованная для его определения у каждого дерева на всех КУП.

Индекс ККД отдельного дерева вычислен как отношение  $Z_v/D$ , где  $D$  – расстояние дерева от центра площадки, где учтены параметры среды, семеношения и подроста сосны. По Н.С. Санниковой [1979, 1992], влияние параметра  $Z_v$ , отражающего общую конкурентную мощность дерева, гиперболически уменьшается по мере удаления от него. Общий индекс корневой конкуренции древостоя на КУП, т. е. деревьев, конкурирующих с подростом в ее центре,

определен как сумма индексов конкуренции всех деревьев на КУП:  $I_{ккд} = \sum Zv/D$ .

Индекс «световой» конкуренции древостоя ( $I_{скд}$ ) – перехвата им фотосинтетически активной радиации (ФАР) по отношению к подросту и растениям нижнего яруса фитоценоза – 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.

Индекс общей, интегральной конкуренции древостоя ( $I_{кскд}$ ), отражающий совместное влияние на подрост его корневой и световой конкуренций, определен как произведение  $I_{кскд} = I_{ккд} \times I_{скд}$ . Влияние всех трех индексов конкуренции древостоя на семеношение, факторы среды и параметры подроста проанализировано на основе пакета программы Statistica 10.0 и Excel.

#### Изучение семеношения, факторов среды и параметров возобновления.

*Семеношение древостоя* изучено в основном по методу Я. Лехто [Lehto, 1956] в суходольных лесах и на прогоревших участках «свежих» гарей в болотных сосняках как произведение среднего числа полных семян в шишках, учтенных на площадке размером  $1 \times 1$  м, на среднее годовое количество шишек за послепожарный период. В давно негоревших древостоях Vб бонитета шишки подсчитаны визуально на 30 средних по диаметру ствола деревьях на ПП.

*Факторы среды.* Комплекс параметров напочвенной среды для самосева и подроста сосны определен на «микрощадках» размером  $1 \times 1$  м, расположенных в центрах КУП.

Определение доли (%) ненарушенного мохового и обожженного типов субстратов выполнено с помощью портативной 25-клеточной сетки Раменского (размером  $1 \times 1$  м) по шкале 4%. Средняя толщина недогоревшего слоя мхов и подстилки на суходолах измерена линейкой.

На верховых болотах основным критерием степени огневой минерализации поверхности почвы служила ее относительная площадь (ОМ, %), тесно связанная с проективным покрытием пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum*).

В центре всех КУП в день с облачностью 10 баллов в 12–14 ч дня люксметром «ТКА ПКМ (31)» синхронно измерена интенсивность общей ФАР, которую выражали в процентах от интенсивности света на открытом месте.

*Параметры подроста.* На каждой КУП у каждого экземпляра подроста 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 считали особи с текущим годовым линейным приростом стволика не менее 5% от его общей высоты [Злобин, 1970; Санников, 1966, 1992]. Параметр жизнеспособности подроста определен как отношение  $Zh/H$ , (%), где  $Zh$  – средний годовой прирост его терминальных побегов (за 3 года),  $H$  – общая высота стволика.

Камеральная обработка полевых данных. Для всех основных параметров, учтенных на каждой учетной площадке ПП, вычисляли среднюю величину ( $M_x$ ) и ошибку среднего ( $\pm m$ ). Оценка достоверных различий смежных пар КПП

проведена с помощью критериев Стьюдента ( $t_{st}$ ), а достоверности полученных регрессионных связей ( $R^2$ ) – параметром доверительного уровня достоверности связи  $p$  [Лакин, 1980].

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

В настоящей работе ПП на суходолах заложены в связи с необходимостью сравнительного парного анализа градиентов структуры древостоев и возобновления сосны между смежными БГЦ на болотах и суходолах (как контроль).

Интенсивный низовой пожар 10-летней давности в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных вызвал уменьшение густоты высокополнотных (абсолютная полнота – 40–43 м<sup>2</sup>/га, относительная – 1.0–1.1) 125–165-летних древостоев сосны – с 540 до 350–478 деревьев/га, абсолютной полноты – до 39.9 м<sup>2</sup>/га (т.е. до относительной полноты 0.96). За последние 6 лет средний диаметр стволов возрос с 34.8 до 35.6 см, а текущий прирост древостоя на КУП – с 6.1 до 6.3 м<sup>3</sup>/га/год. В 140-летнем зонально замещающем сосняке подзоны средней тайги на 24-й год после пожара полнота древостоя упала с 30.0–30.3 м<sup>2</sup>/га до 10.8–19.8 м<sup>2</sup>/га, число деревьев сократилось на 68–71%, а их средний диаметр возрос на 8%.

Средний за 10 лет после пожара урожай полных семян в 170-летнем сосняке достиг максимума – 605±86 тыс. семян/га/год. Это подтверждает гипотезу С.Н. Санникова [1983] о пирофитности сосны обыкновенной, в частности факт пирогенного повышения ее семеношения на 3–4-й годы после пожара.

Микроэкосистемный анализ выявил среднюю ( $R^2 = 0.36$ ), хотя и слабо достоверную связь семеношения с абсолютной полнотой древостоя, аппроксимируемую куполообразной параболой с максимумом урожаев семян при полноте 35–50 м<sup>2</sup>/га (относительной около 0.7). Ранее эта форма связи с максимумом при относительной полноте 0.6–0.7 была установлена Н.С. Санниковой [1984] в сосняке бруснично-лишайниковом.

Градиентный анализ главнейших факторов напочвенной среды между контрольным (свыше 135 лет негоревшим) и 6 лет назад пройденным пожаром выявил достоверные различия по всем главнейшим факторам, лимитирующим прорастание семян, выживание, рост и жизнеспособность всходов и подростов сосны: улучшение относительной ФАР, толщины и объемной массы органического субстрата и его гидротермического режима; состава доминант и проективного покрытия живого напочвенного покрова.

Общая численность подростов сосны на 10-й год после пожара составила 320±25 тыс. экз./га, и в том числе жизненного – 162±10 тыс. экз./га, на порядок превышая таковую на негорелом участке (21.5±7 и 12.8±3 тыс. экз./га соответственно), где в составе подростов появляется и ель (2.8±1 тыс. экз./га). На 34-й год после пожара общая численность подростов под влиянием сильной корневой и световой конкуренцией древостоя в несколько раз меньше, чем в первые 10 лет (42.5±3 тыс. экз./га), но, в общем, также более чем достаточна для восста-

новления древостоя. Более 70% подроста появляется в первые 5 лет после пожара. Позднее, в связи с восстановлением подстилки и зеленых мхов ( $P = 68\text{--}85\%$ ), появление жизненных всходов сосны быстро падает, и пирогенный цикл возобновления завершается. По мере увеличения давности пожара с 6 до 80 лет численность и жизненность подроста соответственно уменьшается с  $185 \pm 15$  до  $12.8 \pm 3$  тыс. экз./га и с 14.6% до 1.9 %.

Микроэкосистемный анализ подтвердил выводы предшествующих исследований [Санников, Санникова, 1985]. Показано, что численность подроста уменьшается по мере увеличения толщины недогоревшего слоя подстилки, его высота и текущий прирост по ней на гари достоверно выше, чем до пожара и достоверно связаны с индексами корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя. Кроме того, выявлена тесная связь с этими индексами жизненности подроста  $Zh/H$ . Аналогичные связи установлены нами и в зонально замещающих суходольных сосняках подзоны средней тайги (Урай, Арантур).

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

Пожар представляет собой экологическую катастрофу в лесу, резко изменяя все компоненты биогеоценозов и среды лесовозобновления [Санников, 1981, 1992; Sannikov, Goldammer, 1996; Цветков, 2005, 2015a].

На 4-й год после интенсивного низового пожара в 170-летнем сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом густота древостоя уменьшилась с 1320 до 1058 деревьев (на 20%), а на 34-й – до 373 деревьев на 1 га (72% от допожарной). Абсолютная полнота древостоя упала более чем вдвое, – с 6.6 до 2.7 м<sup>2</sup>/га, относительная – с 0.65 до 0.28, а средние диаметр и высота стволов вследствие «пожарного отбора» тонкомерных деревьев возросли соответственно на 20 и 13% (таблица 1). Более интенсивно – до относительной полноты 0.21–0.25 – оказались изреженными на 24–34-й годы после пожара 135–150-летние зонально замещающие сосняки верховых болот средней тайги Западной Сибири.

Семеношение почти на всех ПП, разреженных пожаром до полноты около 0.3, уменьшилось на 20–41% – до 59–62 тыс. семян/га/год, по сравнению с негорелыми БГЦ (89–98 тыс. семян/га/год), но на 5-летней гари с полнотой древостоя 0.57 было на 12% выше, чем в негорелом сосняке. Здесь, как и на других ПП, выявлена его достоверная параболическая связь с абсолютной полнотой древостоя куполообразной формы с максимумом урожаев семян (240 тыс. семян/га/год) при полноте 4.5 м<sup>2</sup>/га.

В сильно изреженных пожарами (до полноты 0.21–0.25) низкобонитетных зонально замещающих сосняках средней тайги семеношение в 2–3 раза ниже, чем в местных негорелых, и в 2–5 раз меньше, чем в предлесостепи.

Таблица 1 – Средние параметры подроста сосны на горях и в негорелом БГЦ 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	Pa, м <sup>2</sup> /га Po	Nc, тыс./га/ год	ОМ, %	ФАР, %	P, %		N, тыс./га	Nжз тыс./га	K вЭп	Kв, %	А, лет	Zh, см	Zh/H, %
							мхсф пмх	тр-кс							
Предлесостепь															
Г	4	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	17	1-4	3.2±0.2	25.0± 0.7
	5	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	13	2-3	3.7±0.3	26.3± 1.2
	9	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	15	3-8	2.3±0.2	10.6±0.5
	18	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	3.1±0.2	5.2±0.3
	34	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	9	27- 32	4.5±0.2	4.0± 0.3
НГ	170	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	–	0.1	≥20- 50	2.1±0.5	5.5± 1.2
Тайга средняя															
Г	24	135	$\frac{1.8 \pm 0.2}{0.21}$	26±2	–	36±2	45±2	89 ±3	15±1.5	7.8±1.3	–	10	15- 23	2.4±0.2	2.5± 0.3
	34	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	6	26- 33	4.6±0.5	5.1± 0.9

Примечание: ЭДР – эколого-динамический ряд биогеоценоза; БГЦ – биогеоценоз; НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром; Дп – давность пожара; А – возраст древостоя; Pa – абсолютная полнота; Po – относительная полнота; Nc – семеношение; ОМ – огневая минерализация; ФАР – фотосинтетическая активная радиация; P – общее проективное покрытие; мхсф – сфагновые мхи; пмх – пирогенные политриховые мхи (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*); тр-кс – травяно-кустарничковый подъярус; N – общая численность подроста; Nжз – численность жизненного подроста; Kвэп – коэффициент возобновительной эффективности пожара; Kв – коэффициент выживания подроста в процентах от числа семян, налетевших за 3 года; А – средний возраст подроста сосны; Zh – средний прирост терминального побега подроста за 3 года; Zh/H – жизненность.

Под влиянием низового пожара, мозаично (на кочках) минерализующего верхний 10–15 см сфагнового покрова, происходит коренное улучшение типа субстрата для прорастания семян, укоренения, выживания и роста всходов и подроста сосны.

На гари важнейшие, лимитирующие появление и выживание самосева сосны факторы: относительная ФАР – почти вдвое, влажность субстрата (ОИЭВ) – в 5 раз, а содержание элементов минерального питания также значительно выше, чем на негорелом участке в первые 2–3 года после пожара [Yefremova, Yefremov, 1996; Санников и др., 2010].

Под влиянием минерализации, пиролиза и спекания продуктов горения торфа формируется специфический уплотненный «пироторфяной горизонт» [Yefremova, Yefremov, 1996] с большей объемной массой и зольностью. Его преимуществами для возобновления сосны являются отсутствие конкурентного сфагнового покрова (открытый доступ к нему семян и предпочитаемый режим среды для появления и укоренения всходов) (рисунок 1а).

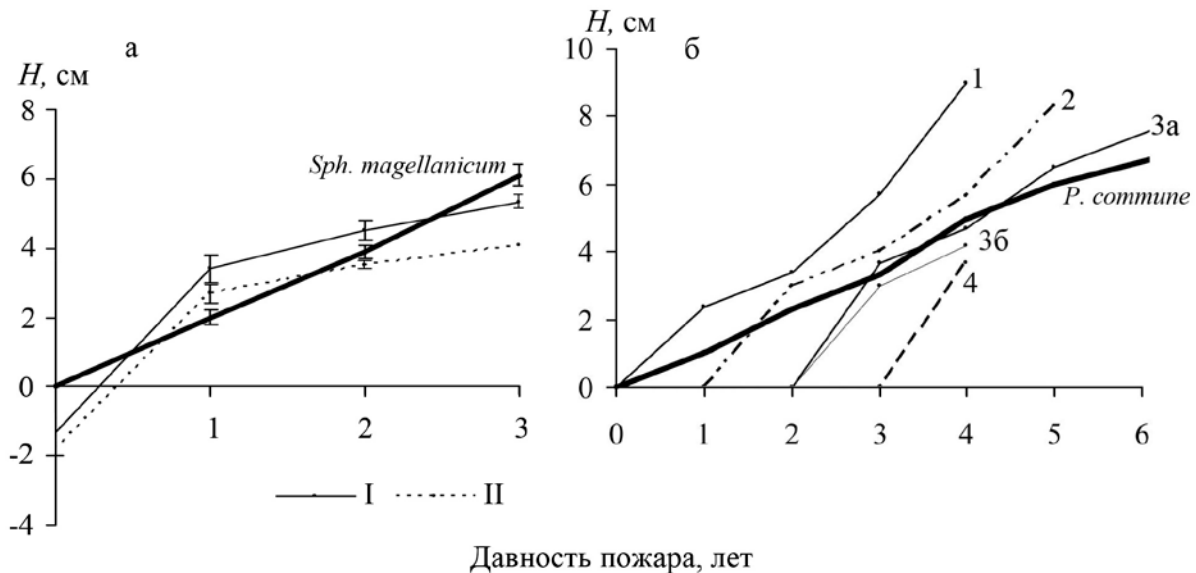


Рисунок 1. – Соотношения в ходе роста по высоте стеблей сфагнового мха (*Sphagnum magellanicum*) (а), пирогенного *Polytrichum commune* (б) со всходами сосны. I – жизнеспособные всходы сосны; II – угнетенные всходы сосны.

Генерации всходов сосны: 1 – первого года, 2 – второго года, 3 – третьего года (3а – здоровые, 3б – угнетенные), 4 – четвертого года после пожара.

Нами экспериментально установлено, что всходы из семян сосны, высеянных (с крылатками) в сомкнутый сфагновый покров *Sphagnum magellanicum* на кочках верхового болота, в первый год роста успешно выносят свои семядоли над его поверхностью и выживают. Однако к концу второго, а тем более третьего года жизни, в два раза отставая в скорости ежегодного прироста по высоте – 1.0–1.5 см – от сфагнового мха (1.8–2.2 см), оказываются под его сомкнутым пологом (в зоне относительной ФАР менее 3–5%) и почти полностью отмирают. Таким образом, даже при достаточном налете семян сосны, на большей части (свыше 70–75%, см. таблицу 1) поверхности верхового болота, покрытой сфагновыми мхами, эффективное возобновление сосны исключено их

конкуренцией (см. рисунок 1а). Появление и выживание отдельных жизненных всходов возможно лишь на некоторых кочках с редким и медленно растущим покровом мхов (не более 5–7% общей площади БГЦ).

Достаточно интенсивный низовой пожар, хотя бы мозаично выжигающий верхний 5–10-сантиметровый слой сфагновых мхов, вызывает образование экологически принципиально иного, «гаревого» типа напочвенного субстрата. Этот «пироторфяной» субстрат (термин Т.А. Ефремовой [1992]) в первые 1–3 года вполне благоприятен для массового прорастания семян, укоренения, выживания и роста всходов сосны не только по своим физико-химическим, но и фитоценотическим свойствам. На этой стадии сукцессий живого напочвенного покрова еще невысокая (до 4–5 см высотой) и несомкнутая поросль пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum*), сменивших сплошной сфагновый покров, почти не обгоняет по высоте и не перекрывает появляющиеся всходы сосны (рисунок 1б). Превосходя их или, по крайней мере, не отставая от них по высоте и получая достаточно света, они успешно укореняются и выживают, формируя ювенильное поколение сосны. Однако более поздние генерации всходов, попадая под уже смыкающийся покров кукушкина льна высотой более 5–7 см и испытывая дефицит ФАР, угнетаются и отмирают. Таким образом, пирогенный цикл возобновления завершается.

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

Общая численность подроста сосны в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых полнотой 0.34–0.35, пройденных низовым пожаром 4–9-летней давности (43–105 тыс. экз./га) в 11–18 раз, а количество жизненного подроста (10–60 тыс. экз./га) – на порядки величин выше, чем в сосняке, не горелом 170 лет (см. таблица 1). Таким образом, как и во всех суходольных типах сосняков [Санников, Санникова, 1985], низовой пожар, минерализующий верхний слой сфагнового покрова, вызывает бурную вспышку естественного возобновления ценопопуляций сосны обыкновенной на верховых болотах, что вполне подтверждает гипотезу пиропитности этого вида [Санников, 1983, 1992].

На гари 5-летней давности подрост сосны приурочен лишь к участкам с «огневой минерализацией» сфагнового покрова (рисунок 2), с которой установлена достоверная связь ( $R^2 = 0.41$ ). Микроэкосистемный анализ показал также, что плотность жизненного подроста слабо связана с абсолютной полнотой древостоя ( $R^2 = 0.28–0.34$ ), но более тесно и достоверно ( $R^2 = 0.47$ ) – с индексом его корневой конкуренции. Это обусловлено тем, что индекс корневой конкуренции обоснован экофизиологически, в отличие от полноты, и отражает не только объем деревьев, но и потребление ими влаги и элементов минерального питания из почвы [Санникова, 1992].

Анализ возрастной структуры подроста на всех ПП с давностью пожара не свыше 50 лет, свидетельствует о том, что более 60–80 % его общей численности появляется лишь в первые 1–3 года после него. Позднее, когда мох

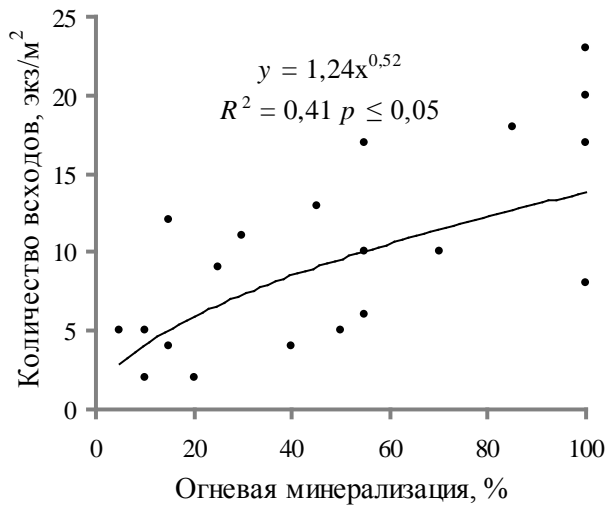


Рисунок 2 – Зависимость количества всходов сосны от площади выгорания (ОМ, %) покрова сфагновых мхов на гари 5-летней давности в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом предлесостепи Западной Сибири.

В пределах гари в одном БГЦ на верховом болоте, как и ранее на суходоле в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном, показана достоверная связь текущего прироста терминальных побегов подроста сосны с индексом корневой ( $R^2 = 0.47$ ), в меньшей мере «световой» ( $R^2 = 0.38$ .) конкуренции древостоя-эдификатора. Однако наиболее тесная корреляция выявлена с индексом интегральной конкуренции древостоя ( $R^2 = 0.55$ ), отражающим совместное влияние на растения нижнего яруса лесных фитоценозов его корневой и световой конкуренции (рисунок 3). Это свидетельствует о приоритетной роли конкуренции корней древостоя, сосредоточенных, как и большая часть подроста сосны, в кочках [Вомперский, 1968].

Средний в пройденных пожаром 4–9 лет назад сосняках на верховых болотах индекс жизнеспособности подроста сосны  $Zh/H$  (10.6–26.3%) также в 2–5 раз больше, чем в 170 лет не горелом контрольном (5.5 %, см. таблицу 1).

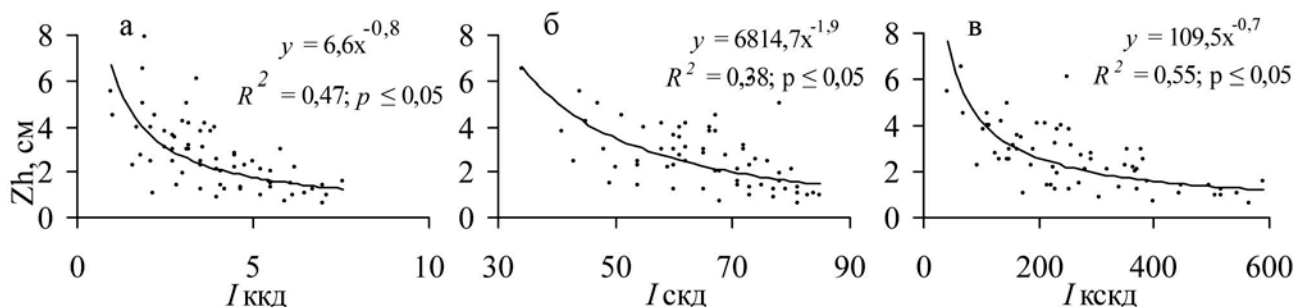


Рисунок 3 – Связь годового линейного прироста терминальных побегов ( $Zh$ ) подроста сосны в сосняке багульниково-кустарничково-сфагновом с индексами корневой (а), световой (б) и интегральной конкуренции (в) древостоя-эдификатора на пробной площади с давностью пожара 34 года в подзоне предлесостепи Западной Сибири.

кукушкин лен высотой более 5–7 см перекрывает появляющиеся всходы сосны, они уже не могут выйти на его поверхность и погибают от дефицита ФАР.

Сравнительный анализ хода роста подроста сосны на гари 5-летней давности и в давно негорелом сосняке при близкой абсолютной полноте древостоя на учетных площадках показал, что, как и на суходоле, начиная уже с третьего года жизни, средняя высота пирогенного подроста достоверно выше, чем на ненарушенном сфагновом субстрате. При близкой конкуренции древостоя это связано с большей обеспеченностью самосева зольными элементами.



Анализ диаграмм возрастной структуры подростка сосны на гарях различной давности – с 4 до 170 лет (рисунок 4) – показывает, что в вековой динамике по мере ее увеличения его общая численность клинально уменьшается со 105 до 5.8 тыс. экз./га, при этом количество жизнеспособного подростка падает – с 60 до 0.3 тыс. экз./га, (что на порядок меньше минимального уровня численности подростка по лесоводственной шкале оценки [Санников и др., 2004]), а доля его жизненных особей – уменьшается с 45 до 5% (см. рисунок 4). Это обусловлено резким уменьшением численности новых жизненных поколений всходов сосны (начиная с третьего года после пожара), а также выжившего подростка послепожарных поколений. На незначительной части поверхности кочек (5–7% общей площади ПП) с менее сомкнутым сфагновым покровом в «окнах» древостоя давно не затронутого огнем сосняка встречаются единичные крайне

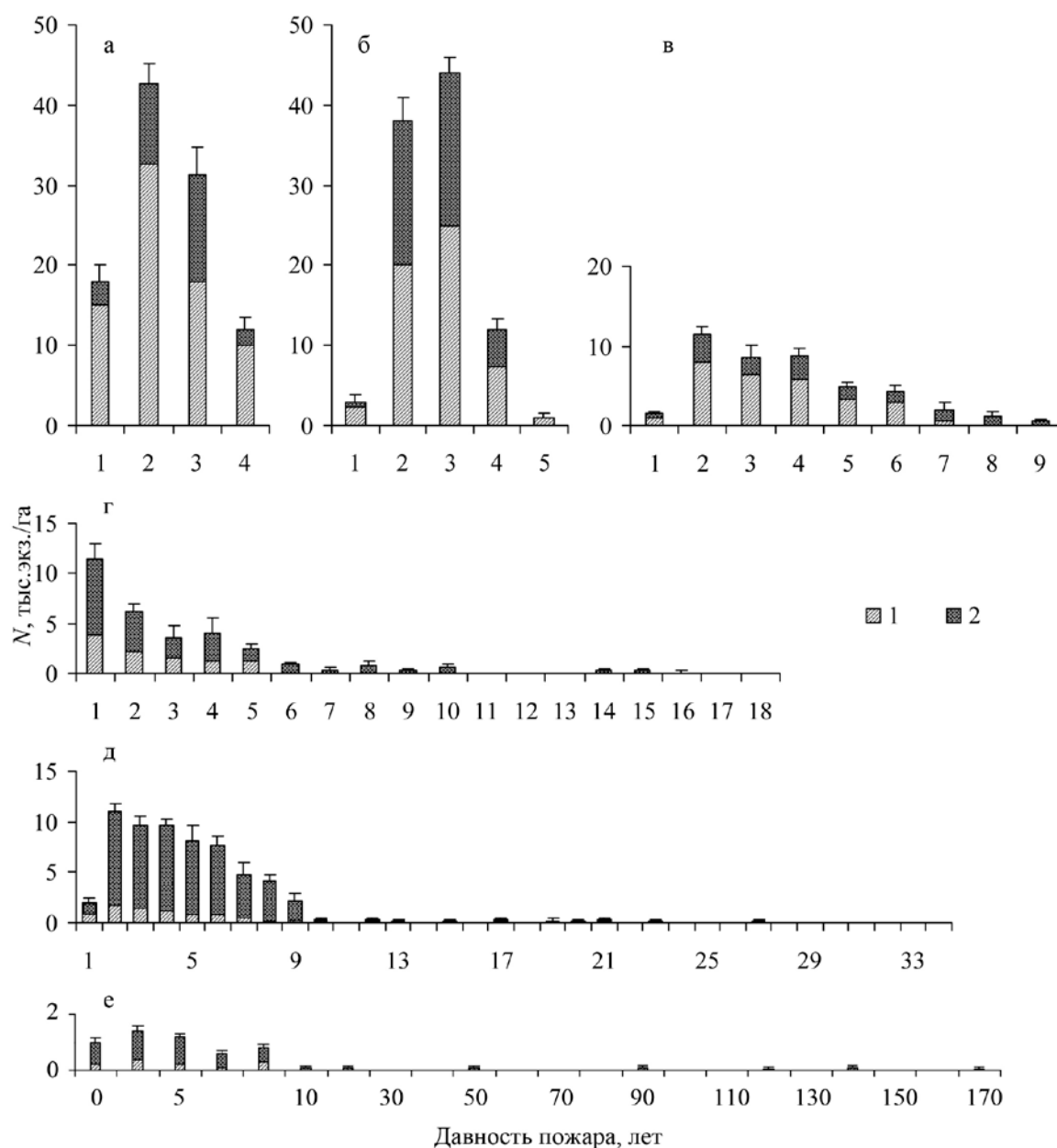


Рисунок 4 – Динамика численности и жизнеспособности подростка сосны на гарях различной давности в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых подзоны предлесостепи Западной Сибири. Давность пожара, лет: а – 4; б – 5; в – 9; г – 18; д – 34; е – 170. 1 – жизнеспособный, 2 – угнетенный подрост.

угнетенные экземпляры подроста сосны, которые не могут служить основой нового поколения древостоя. В общем, подтверждается гипотеза Г.Е. Комина [1967] о том, что длительное отсутствие пожаров сосняках на верховых болотах способствует смене лесообразовательного процесса на болотообразовательный.

Результаты сравнительного анализа статистической достоверности градиентов между параметрами структуры и семеношения древостоев, лимитирующих факторов напочвенной среды и возобновления ценопопуляций сосны на гарях 4–10-летней давности, с одной стороны, и в давно не горелых сосняках на суходолах и смежных верховых болотах, с другой, приведены в таблице 2. Судя по величинам критерия Стьюдента  $t_{st}$ , по всем параметрам блока структуры и функции древостоев, за исключением различий по средней высоте и диаметру стволов, градиенты между негорелым БГЦ и гарями вполне достоверны на доверительном уровне ( $p \geq 0.95–0.99$ ). Более высокие уровни статистической достоверности градиентов ( $p \geq 0.99–0.999$ ) в направлении оптимизации для самосева на гарях найдены и по параметрам напочвенной среды для всходов и подроста, кроме «относительной интегральной эффективной температуры» субстрата, которая все же на гари на 27% благоприятнее, чем на «негари». И, наконец, статистически надежное резкое улучшение выявляется по всему блоку параметров естественного возобновления пирогенных ценопопуляций сосны (кроме  $K_{вэп}$  на гарях и  $Zh$  на болоте), по сравнению с давно не подверженными пожарам (см. таблицу 2). Таким образом, отчетливая оптимизация основных факторов среды и всех параметров возобновления сосны подтверждается на высоко достоверном статистическом уровне.

Анализ параметров возобновления сосны на гарях 34-летней давности близкой абсолютной полноты (2.3 м<sup>2</sup>/га) в зонально замещающих сосняках верховых болот подзоны средней тайги (Урай) показал (см. таблицу 1), что при меньшем здесь в 1.5 раза уровне семеношения древостоя общая численность подроста сосны (19 тыс. экз./га) примерно в три раза меньше, а количество жизнеспособного подроста (8.3 тыс. экз./га) более, чем вдвое меньше, чем в предлесостепи (61 и 18 тыс. экз./га соответственно). В возрастной структуре пирогенного подроста также доминируют генерации первых трех лет после пожара.

Микроэкосистемный анализ параметров численности жизненного подроста, текущего прироста терминальных побегов и индекса жизненности подроста впервые для подзоны средней тайги выявил, что, как и в подзоне предлесостепи, они тесно и достоверно детерминированы ( $R^2 = 0.32–0.48$ ) факторами корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора.

Градиентный анализ показал, что при одинаковой (34 года) давности пожара, близкой полноте (2.3–2.7 м<sup>2</sup>/га) и на 38% меньшем семеношении древостоя, общая численность и количество жизненного подроста сосны, а также коэффициент его выживания в средней тайге статистически достоверно (в 2–3 раза) ниже, чем в предлесостепи. Вероятно, это обусловлено здесь не только меньшей вегетативной и семенной продуктивностью древостоев, но и меньшей теплообеспеченностью периода вегетации.

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

Примечание: БГЦ – биогеоценоз, НГ – БГЦ, не затронутый пожаром, Г – БГЦ, пройденный низовым пожаром,  $t_{st}$  – критерий Стьюдента [Snedekor, Cochran, 1968],  $p$  – доверительный уровень статистических различий: \* –  $\leq 0.05$ , \*\* –  $\leq 0.01$ , \*\*\* –  $\leq 0.001$ , " –" – нет достоверных различий. *Рабс* – абсолютная полнота, м<sup>2</sup>/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, м<sup>3</sup>/га/год, *Нс* – семеношение, тыс./га/год, *Вс* – всхожесть, %, *ККД* –  $\sum Zv/D$ , *СКД* – перехват ФАР древостоем, *ФАР* – относительная фотосинтетически активная радиация (% от открытого места), *ОМ* – огневая минерализация, %, *Мv* – объемная масса верхнего слоя субстрата (% по объему), *ОИЭВ\** – относительная интегральная влажность субстрата (% от оптимальной влажности за период прорастания семян (15 суток), *ОИЭТ* – относительная интегральная температура субстрата, %, *Рмхнг* – проективное покрытие на негари (%) зеленых мхов (*Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens* на суходоле и сфагновых мхов на болоте, *Рпмхг* – проективное покрытие (%) пирогенных политриховых мхов (*Polytrichum juniperinum*, *Pol. piliferum*) на гари, *Ртр-кс* – проективное покрытие (%) растений травяно-кустарничкового подъяруса, *N* – общая численность подроста, тыс./га, *Нжз* – численность жизненного подроста, тыс./га, *Квэп* – коэффициент возобновительной эффективности пожара, *Сv* – коэффициент вариации, %, *Кв* – 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, %.

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

Главнейшим фактором, лимитирующим успешность прорастания семян и естественного возобновления древесных растений, является крайне изменчивая динамика влажности таких преобладающих типов лесных напочвенных субстратов, как моховой или лишайниковый покров и подстилка [Попов, 1954; Санников, Санникова, 1985]. Традиционные «весовые» и электрометрические методы не обеспечивают экологический мониторинг динамики этих субстратов и нарушают их структуру. Ранее была начата разработка метода изучения динамики их влажности путем взвешивания «лизиметров» на торсионных весах, заполненных слоем того или иного субстрата [Санников, Захаров, 1978; Санникова, 1984]. В развитие этого метода нами разработана и испытана методика полевого синхронного изучения динамики влажности и прорастания семян сосны в лизиметрах (диаметром 7–10 см с дном из батиста), вмонтированных в фоновый тип субстрата и периодически взвешиваемых на точных электронных весах. Оценка степени соответствия режима увлажнения субстратов оптимуму требований семян для прорастания дана по индексу относительной интегральной эффективной влажности (*ОИЭВ*, %) субстрата, обоснованному Н.С. Санниковой [1984], определяемому как доля (%) его интегральной влажности (выше экологического минимума) от оптимальной. Сравнительное изучение динамики объемной влажности и прорастания семян сосны выполнено в ненарушенном и интенсивно обожженном субстрате с суходола и с верхового болота. Опыты проведены в течение 21 суток с регистрацией дождевых осадков (или полива посевов) на общем засушливом фоне летнего антициклона. Получены следующие результаты (рисунок 5).

Объемная влажность верхнего слоя (0–2 см) ненарушенного зеленомохового покрова *Pleurozium schreberi* (с объемной массой 0.06 г/см<sup>3</sup>) за 15-дневный период прорастания семян сосны колебалась на уровне около 10–12% (относительная интегральная эффективная влажность *ОИЭВ* – 29% от оптимума, определенного в климатической камере). Этого было достаточно для прорастания лишь 33% семян сосны. В то же время в интенсивно обожженном зеленомоховом субстрате (с толщиной недогоревшего органического слоя 1.5 см и объемной массой на порядок большей (0.79 г/см<sup>3</sup>) содержание влаги (15–17%) было на 40%, а *ОИЭВ* (56%) почти вдвое выше, чем в негорелом субстрате. Это обеспечило прорастание 69% семян сосны, т.е. вполне успешный старт ее возобновления на гари.

В верхнем (0–4 см) ненарушенном слое сфагнового субстрата (с объемной массой всего 0.04 г/см<sup>3</sup>) объемная влажность на фоне антициклона и редких осадков в период прорастания семян (см. рисунок 5) колебалась в пределах 5–7 % (*ОИЭВ* – 7.5%), что вызвало прорастание всего 20% семян. В то же время в интенсивно прожженном субстрате (с вдвое большей объемной массой – 0.10 г/см<sup>3</sup>) содержание влаги (17–24%, в среднем 22%, *ОИЭВ* – 40%) было в 3.6 раза выше, чем в негорелом. Это обеспечило дружное прорастание 39% семян сосны.

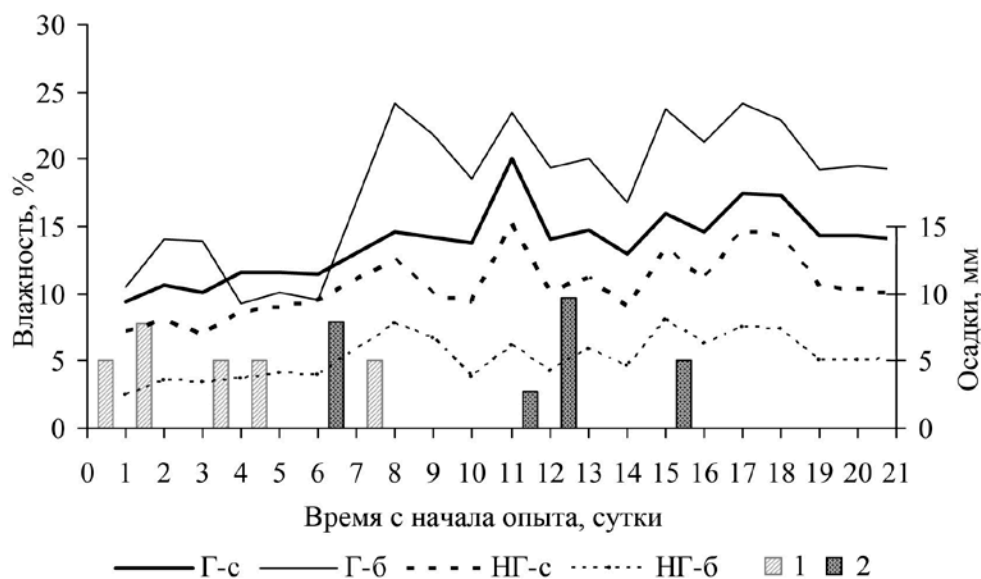


Рисунок 5 – Динамика осадков и объемной влажности различных типов субстрата. Типы напочвенных субстратов: НГ-с – негорелый суходольный (*Pleurozium schreberi*); Г-с – обожженный суходольный; НГ-б – негорелый болотный (*Sphagnum girgensohni*); Г-б – обожженный болотный. Тип осадков: 1 – полив; 2 – естественные.

В целом, апробация метода быстрого и точного взвешивания микромонолитов лесных напочвенных субстратов с синхронным определением всхожести семян показала достаточную простоту, точность определения (10–15%), возможность непрерывного мониторинга их объемной влажности, а в сочетании с индексами *ОИЭВ* и высококую экологическую информативность.

## 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 жизненности 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 прораствание 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

### **В журналах и изданиях, рекомендованных ВАК РФ:**

1. Санников, С.Н. Дивергенция биогеоценозов в пределах типов сосновых лесов / С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова, А.А. Кочубей,

Д.С. Санников // Экология. – 2017. – № 4. – С. 282–291.

2. 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 (41). – С. 13–16.

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

4. 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.

**В прочих изданиях:**

5. Кочубей, А.А. Влияние пожаров и конкуренции древостоя на возобновление сосны на верховых болотах Западной Сибири / А.А. Кочубей // Лесная наука, молодежь, будущее: Материалы междунар. школы-конф. молодых ученых. – Гомель, 2017. – С. 109–112.

6. Кочубей, А.А. Экспериментальный метод изучения влияния динамики влажности субстрата на прораствание семян *Pinus sylvestris* / А.А. Кочубей, Н.С. Санникова // III (XI) Междунар. Ботаническая Конф. молодых ученых: тезисы докладов. – СПб, 2015. – С. 119.

7. Кочубей, А.А. Динамика поселения, выживания и численности подроста сосны на горях в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых / А.А. Кочубей, Н.С. Санникова // Леса Евразии – Большой Алтай: Материалы XV Междунар. конф. молодых ученых. – М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2015. – С. 60–63.

8. Кочубей, А.А. Экологический анализ особенностей возобновления подроста сосны (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири / А.А. Кочубей // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: Материалы Всеросс. молодеж. науч.-практ. конф. – Екатеринбург, 2014. – С. 36–38.

9. Кочубей, А.А. Ход естественного возобновления хвойных видов в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном на горях разной давности / А.А. Кочубей, Е.В. Егоров // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: Материалы Всеросс. молодеж. науч.-практ. конф. – Екатеринбург, 2014. – С. 39–42.

10. Черепанова, О.Е. Изменчивость морфологических особенностей годичного побега *Pinus sylvestris* L. на суходолах и смежных олиготрофных и мезотрофных болотах / О.Е. Черепанова, А.А. Кочубей // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: Материалы Всеросс. молодеж. науч.-практ. конф. – Екатеринбург, 2014. – С. 112–114.

11. Чучалина\*, А.А. Особенности возобновления подроста сосны (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги

---

• - Кочубей А.А. до замужества Чучалина А.А.

Западной Сибири / А.А. Чучалина, О.Е. Черепанова // Симбиоз – Россия 2014: Материалы VII Всеросс. конгресса молодых биологов. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2014. – С. 6–8.

12. Кочубей, А.А. Динамика численности подроста сосны на гари в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом предлесостепи Западной Сибири / А.А. Кочубей, Н.С. Санникова // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы III (V) Всеросс. молодеж. конф. с участием иностранных ученых. – Новосибирск: Изд-во «Академиздат», 2014. – С. 105–106.

13. Чучалина\*, А.А. Экспериментальный полевой метод изучения влияния влажности субстрата на прорастание семян / А.А. Чучалина // Проблемы и перспективы исследований растительного мира: Материалы междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых. – Ялта, 2014. – С. 132.

14. Чучалина\*, А.А. Лизиметрический метод изучения динамики влажности и прорастания семян сосны / А.А. Чучалина // Исследования природных и социально-экономических систем Урала. Инновационные процессы и проблемы развития естественнонаучного образования: Материалы II Всеросс. науч.-практ. конф. – Екатеринбург: ФГБОУ ВПО Урал. гос. пед. ун-т, 2013. – С. 93–98.

15. Чучалина\*, А.А. Экологические особенности естественного возобновления сосны на гарях в сосновых лесах Зауралья и Забайкалья / А.А. Чучалина, Н.С. Санникова // Симбиоз-Россия 2013: Сб. тезисов VI Всеросс. с междунар. участием Конгресса молодых ученых-биологов. – Иркутск, 2013. – С. 247–249.

16. 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 Всеросс. (XVII) молодеж. науч. конф. (с элементами научной школы). – Сыктывкар, 2013. – Т.1. – С. 149–151.

17. Чучалина\*, А.А. Возобновление древесных видов хвойных после низовых пожаров в предлесостепи Западной Сибири / А.А. Чучалина // Биология – наука XXI века: Сб. тезисов 17-ой междунар. Пущинской школы-конф. молодых ученых. – Пущино, 2013. – С. 574.

18. Чучалина\*, А.А. Оценка семеношения и факторов конкуренции древостоя сосны обыкновенной по отношению к подросту на суходоле и смежном верховом болоте на территории национального парка Припышминские боры / А.А. Чучалина // Исследование природы лесных растительных сообществ на заповедных территориях Урала: Статьи межрегион. науч.-практ. конф. – Екатеринбург: ООО «УИПЦ», 2013. – С. 151–157.

19. 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: Материалы IX Всеросс. (с междунар.) науч.-практ. конф. – Тобольск, 2012. – С. 139–142.

Подписано в печать 26.07.2017 г. Объем 1.0 авт.л. Заказ № \_\_\_\_\_. Тираж 100. 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37. ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет». Отдел оперативной полиграфии.