

Адаптация лиственницы Гмелина к пожарам в северной тайге Средней Сибири

П. А. ЦВЕТКОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

АННОТАЦИЯ

Рассматривается адаптация лиственницы Гмелина на уровне особи, насаждения и лесной формации в северной тайге Средней Сибири. Установлено, что при низкой огнестойкости особей и пожароустойчивости насаждений вид отличается высокой пирофитностью, благодаря чему удерживает свой ареал. Выявлено, что на ранних стадиях послепожарных сукцессий лиственница проявляет свойства пирогенного эксплерента, при этом реализуется r -отбор. Когда период лесовосстановления в основном заканчивается, эксплерентное состояние сменяется на пациентное со свойствами, характерными для K -отбора. Представления об адаптивных реакциях к пирогенному фактору на уровне дерева (огнестойкость), насаждения (пожароустойчивость) и лесной формации (пирофитность) объединены в целостный адаптивный комплекс (пирогенные свойства), определяющий условия выживания вида.

Формирование и развитие лесных экосистем протекает под воздействием периодически повторяющихся пожаров. Древесные породы под их влиянием в процессе эволюции выработали адаптивные реакции на разных уровнях организации жизни – от клеточного до экосистемного. Воздействие пирогенного фактора обусловило у них ряд приспособлений, обеспечивающих послепожарное выживание. Такие адаптации можно рассматривать как некие пирогенные свойства, сформировавшиеся в результате длительного влияния пожаров и поддерживаемые периодическим их повторением. В связи с этим под пирогенными свойствами мы будем понимать совокупность ответных адаптивных реакций древесной породы на воздействие лесного пожара. Предметом нашего рассмотрения являются организменный, популяционный и экосистемный уровни.

На уровне отдельной особи пирогенные свойства характеризуются понятием “огнестойкость”, которое подразумевает степень устойчивости дерева либо его органов к

термическому воздействию [1]. На уровне насаждения для оценки потенциальной повреждаемости его огнем используется понятие “пожароустойчивость” [2]. На уровне лесной формации устойчивость к пожару определяет понятие “пирофитность” [3] как способность породы адаптироваться к условиям гари.

Опираясь на эти представления, мы охарактеризовали пирогенные свойства лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в северной тайге Средней Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на территории Эвенкийской, Путоранской и Котуйской лесорастительных провинций [4]. Объектами служили низкопродуктивные лиственничники V–Vб классов бонитета, со средней высотой 10–12 м, диаметром 8–12 см, полнотой 0,3–0,4 и запасами древесины 15–50 м³/га. В напочвенном покрове доминировали кустарнички, зеленые мхи, кустистые лишайники.

На стволах деревьев замеряли высоту нагара, по цвету луба устанавливали его поврежденность. Запасы горючих материалов определяли по методике [5], учет естественного возобновления – по методике [6]. Жизненное состояние ценопопуляций подроста рассчитывали по методике [7]. Толщину коры измеряли по кружкам модельных деревьев, вырезанным у шейки корня на высоте 1,3 м и далее – на четвертях высоты дерева (Н): 1/4Н, 1/2Н и 3/4Н. Обработку материалов проводили на компьютере с использованием электронной таблицы “Excel”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Способы адаптации, выработанные древесными породами в процессе филогенеза, разделяют на пассивные и активные [8]. К пассивным относятся морфологические параметры дерева. От них в первую очередь зависит чувствительность особи к непосредственному термическому воздействию. Активными являются физиологические способы адаптации, которые в основном определяют послепожарную жизнеспособность. В связи с этим, характеризуя огнестойкость как адап-

тацию к пожару на уровне особи, необходимо установить основные факторы, ее определяющие. В обобщенном виде они представлены на рис. 1.

Из приведенной схемы следует, что огнестойкость зависит от непосредственного термического воздействия на дерево и послепожарной жизнеспособности. Непосредственное воздействие, в свою очередь, определяется условиями среды и параметрами кроны, ствола, корней. Послепожарная жизнеспособность обусловлена факторами, характеризующими состояние этих частей дерева после термического воздействия.

Условия среды в совокупности определяют вид, силу и интенсивность пожаров. Практика показывает, что в северотаежных лиственничниках возникают, как правило, лишь низовые пожары, что объясняется редкостью древостоев. В связи с этим мы исследовали влияние на деревья только низовых пожаров.

Степень непосредственного повреждения кроны в значительной мере обусловлена фазой вегетации, а также ее морфологическими параметрами. Фаза вегетации важна в связи с различной чувствительностью ассими-



Рис. 1. Схема огнестойкости дерева.

Т а б л и ц а 1

Статистические показатели параметров кроны

Параметр кроны	Среднее значение, м	Ошибка средней, м	Стандартное отклонение, м	Коэффициент вариации, %	Значение, м		Точность наблюдения, %	Достоверность
					минимальное	максимальное		
Расстояние до кроны от поверхности почвы, м	5,23	0,32	1,23	24	2,1	6,9	6	16
Протяженность кроны, м	5,49	0,42	1,63	30	1,9	7,5	8	13

ляционного аппарата к тепловому воздействию в разные сроки вегетационного периода. Исследованиями [8] установлено, что хвойные растения обладают повышенной огнестойкостью в середине вегетации по сравнению с ее началом. В северной тайге распускание хвои лиственницы в основном завершается к середине июня. На этот же период приходится начало пика числа пожаров. В результате такого совпадения вероятность гибели неокрепшей хвои от теплового воздействия существенно повышается.

Морфологические параметры крон приведены в табл. 1. Очевидно, что низкое расположение ветвей повышает вероятность повреждения и гибели при пожаре. Кроны при этом отличаются большой ажурностью. Установлено, что под их пологом освещенность в 1,5–3 раза больше, чем в типичных таежных древостоях [9]. Отсюда следует, что эдификаторная роль лиственничников в силу их разреженности и ажурности крон незначительная. Несмотря на то что хвоя лиственницы в пологе редко способна сгорать пламенем из-за ее высокой влажности (150–300 %) [10] и незначительного содержания эфирных

масел (0,13–0,27 %) [11], низко расположенные ветви и свисающие с них эпифитные лишайники способствуют поднятию огня в крону и ее повреждению. При этом происходит подавление фотосинтеза, для которого температуры в 48–50 °С являются сублетальными, а 50–60 °С – летальными [8]. Наши наблюдения показали, что кроны около 50 % деревьев после низовых пожаров средней силы имели пожелтевшую хвою. Таким образом, ажурная крона лиственницы Гмелина на севере отличается низкой огнестойкостью.

Огнестойкость ствола зависит прежде всего от толщины коры, которая является основным термозащитным средством, а толщина коры определяется породой, возрастом и диаметром ствола. Определенное значение имеют ее смолистость, трещиноватость и слоистость, наличие на ней мхов и лишайников, а также высота дерева, очищенность от сучьев и имеющиеся на стволе травмы.

Средние значения толщины коры и сопутствующие статистические показатели у 180–200-летних деревьев приведены в табл. 2. Наибольший интерес при этом представляет

Т а б л и ц а 2

Статистические показатели толщины коры

Статистические показатели	На высоте (Н)				
	шейки корня	1,3 м	1/4Н	1/2Н	3/4Н
Среднее значение, см	2,2	0,8	0,6	0,5	0,4
Ошибка средней, см	0,14	0,06	0,04	0,05	0,02
Стандартное отклонение, см	0,527	0,245	0,175	0,179	0,093
Коэффициент вариации, %	24	30	31	35	23
Минимальное значение, см	1,4	0,5	0,3	0,3	0,3
Максимальное » »	3,1	1,2	0,9	0,8	0,6
Точность, %	6	8	8	9	6
Достоверность	16	13	13	11	17

кора на стволе от шейки корня до высоты 1,3 м, так как именно эта часть больше всего подвергается воздействию низового пожара. В отличие от других регионов, где толщина коры у комля лиственницы достигает 10–12 и даже 15–20 см, в северных лесах она меньше практически на порядок. Так, максимальная ее величина у шейки корня составила всего 3,1 см, а на высоте 1,3 м – 1,2 см, при средних значениях $(2,2 \pm 0,14)$ и $(0,8 \pm 0,06)$ см соответственно. Такая кора не способна защитить ствол от ожога. По нашим наблюдениям, после пожаров средней силы у 50–75 % деревьев стволы повреждены пожаром. Степень повреждения луба при этом составляет от 25 до 100 % длины периметра. Кроме того, особенностью лиственницы в условиях севера является отслаивание коры, покрытие ее эпифитными мхами и лишайниками, что способствует поднятию пламени по стволу. Установлено, что высота нагара на стволах деревьев в среднем в 1,7–2 раза превышает высоту пламени. Зависимость высоты нагара от высоты пламени аппроксимируется уравнением:

$$Y = 1,316x + 0,418,$$

где Y – высота нагара, м; x – высота пламени, м.

С возрастом толщина коры увеличивается незначительно, в среднем с 0,5 см у 20–25-летних лиственниц до 2,2 см у 200-летних. Учитывая, что средний диаметр составляет всего 8–12 см, пожары средней и даже слабой силы нередко приводят к гибели деревьев. При этом из-за повышенной теплоемкости черной от нагара коры температура луба на солнечной стороне бывает на 5–8 °C выше, чем у здоровых деревьев, что затрудняет восстановительные процессы [8].

Таким образом, стволы лиственницы Гмелина в условиях севера характеризуются морфологическими параметрами, слабо адаптированными к воздействию пожаров, что обуславливает их низкую огнестойкость и является региональной особенностью.

Повреждаемость пожаром корней определяется их размерами, глубиной залегания, толщиной коры, смолистостью и наличием травм. Многолетняя мерзлота и горный рельеф, как известно, обуславливают формирование поверхностной корневой системы. По-

верхностные корни в большей степени подвергаются воздействию пожаров. Установлено [12], что при этом повреждаются не только скелетные корни, но и мелкие физиологически активные окончания. Это часто приводит к усыханию деревьев. В результате, по нашим наблюдениям, у 5–20, иногда 40 % деревьев имеется обнажение корневых лап, что способствует обгоранию их при пожарах. Толщина коры на лапах обычно составляет 0,3–0,5 см. Выявлено, что около 80–90 % корневых лап оказались поврежденными пожаром при поражении у них камбия 25–100 % периметра лапы.

Итак, устойчивость древесной породы к непосредственному термическому воздействию при пожаре обусловлена в первую очередь ее морфологическими показателями. Учитывая особенности строения кроны, ствола, корней при близком залегании многолетней мерзлоты и их повреждение в результате прямого воздействия пожара, можно утверждать, что лиственница Гмелина в северной тайге характеризуется чрезвычайно низкой огнестойкостью. Причем с возрастом дерева она повышается незначительно в силу небольших изменений морфологических параметров (толщины коры, поднятости кроны и т.д.). Отмеченные свойства являются характерной региональной особенностью, так как в средней и южной тайге лиственница считается самой огнестойкой породой [13, 14].

Послепожарная жизнеспособность, как следует из рис. 1, зависит от ряда факторов, обуславливающих ту или иную степень огнестойкости. Решающей при этом является пластичность метаболизма, которая определяет возможность восстановления жизнеспособности [8]. Следовательно, послепожарное состояние дерева в значительной степени регулируется нарушением обмена веществ. Важным защитным средством при травмах считается смоловыделение. По смолистости древесины лиственница занимает третье место после сосны и кедра [13]. Огневые повреждения у нее заполняются водорастворимой камедью. В связи с этим она слабо противостоит инфекциям, что отрицательно влияет на послепожарное состояние деревьев.

Таким образом, огнестойкость отражает меру чувствительности особи к воздействию огня и характеризует степень ее адаптации



Рис. 2. Схема пожароустойчивости насаждения.

к пожару. Данное качество обусловлено как биологическими свойствами вида, так и географическим положением места его произрастания.

Пожароустойчивость как адаптация на уровне насаждения в схематичном виде представлена на рис. 2. Мы ее рассматриваем не как стойкость к возникновению пожара, а как устойчивость к воздействию огня. Она зависит от видовой, возрастной и пространственной структур насаждения, от состояния древостоя.

Влияние видовой структуры на пожароустойчивость обусловлено различной огнестойкостью древесных пород и растений подчиненных ярусов. Возрастная структура характеризует изменение пожароустойчивости насаждений с возрастом, пространственная – определяется ярусностью и мозаичностью лесного покрова. При этом вертикальная сомкнутость способствует переходу низового пожара в верховой. Мозаичность же проявляется в неоднородности растительности на занятой ею территории. В целом структура насаждения обуславливает запасы, фракционный состав, состояние и расположение горючих материалов в лесном биогеоценозе, что, в свою очередь, характеризует условия возникновения, распространения и развития пожара. Вид и силу его в значительной степени регламентирует пожароустойчивость насаждения.

Исходное состояние древостоя существенно предопределяет пожароустойчивость всего насаждения. Чем ниже его жизненность, тем ниже и пожароустойчивость, так как ослабленные деревья и древостои более чувствительны к воздействию пожаров.

Рассмотрим пожароустойчивость лиственничников в подзоне северной тайги Средней Сибири. Исследованные насаждения представлены монодоминантными, разновозрастными древостоями. Одновидовая их структура из лиственницы Гмелина, отличающейся здесь низкой огнестойкостью, понижает и пожароустойчивость насаждений. Особенностью строения северных лесов является преобладание тонкомерного древостоя, составляющего 54–82 % [15] и при пожарах гибнущего в первую очередь. В зависимости от силы пожара отпад здесь варьирует от 20 до 70 % [16], достигая 85–95 %.

Дифференциация деревьев по высоте формирует вертикальную сомкнутость, что обычно способствует переходу огня низового пожара в кроны. В северотаежных лиственничниках это происходит довольно редко и, как правило, без продвижения пламени по пологу в силу редкостойности насаждений.

Подрост из лиственницы и подросток из ольхи кустарниковой, березы карликовой, шиповника, ивы под пологом древостоев редкие и самостоятельных ярусов (за исключе-

**Запасы напочвенных лесных горючих материалов в лиственничниках
кустарничково-мохово-лишайниковых**

Напочвенные ЛГМ	Запасы НЛГМ* в лесорастительных провинциях		
	Эвенкийская	Путоранская	Котуйская
Травы и кустарнички	0,1/1,9	0,1/1,2	0,1/0,8
Опад	0,2/3,7	0,1/1,2	0,6/5,0
Кустистые лишайники	0,4/7,4	0,5/6,1	0,3/2,5
Зеленые мхи	0,8/14,8	0,6/7,3	0,6/5,0
Лесная подстилка	3,3/61,1	5,1/62,2	9,0/74,4
Валеж	0,6/11,1	1,8/22,0	1,5/12,3
Всего	5,4/100	8,2/100	12,1/100
Опадо-подстилочный коэффициент	16,5	51,0	15,0

*В числителе – абсолютно сухая масса, кг/м², в знаменателе – %.

ние ольхи) обычно не образуют. Они не отличаются высокой устойчивостью к огню, поэтому при пожарах сгорают.

Живой напочвенный покров представляет собою мощный слой из кустарничков, зеленых мхов и кустистых лишайников. Мхи и лишайники являются высокогигроскопичными горючими материалами, относятся к проводникам горения, при пожарах загораются в первую очередь и обладают чрезвычайно низкой устойчивостью к огню. Кустарнички сгорают совместно с ними, усиливая общую интенсивность горения.

Известно, что хвоя лиственницы на поверхности почвы обычно формирует плотный, трудно воспламеняющийся опад. В северных лесах подобного опада, как правило, не образуется. Хвоя зависает в мохово-лишайниковом покрове, быстро высыхает и сгорает пламенем.

Важное значение для пожароустойчивости насаждений имеет мозаичность напочвенных лесных горючих материалов (НЛГМ). Полученные данные показывают, что в северных лиственничниках запасы НЛГМ повышенные (табл. 3). Основной составляющей является лесная подстилка, доля которой варьирует от 61,1 до 74,4 %. Роль ее в северных экосистемах двойственная. До достижения состояния пожарной зрелости она выполняет защитные функции для корней, так как имеет низкую теплопроводность. Когда же высохнет, то во время пожаров, имея плотную структуру, горит беспламенно – тлеет, усиливая тем самым термическое воздействие на корни и стволы деревьев.

В составе НЛГМ широко представлены пожароопасные кустистые лишайники, зеленые мхи и другие проводники горения. При этом общие запасы НЛГМ возрастают от 5,4 кг/м² в Эвенкийской провинции до 12,1 кг/м² – в Котуйской, т.е. в направлении с юга на север. Повышенные запасы НЛГМ обусловлены низкой скоростью разложения органики в условиях короткого северного лета и близкого залегания многолетней мерзлоты. Этим объясняется многократное преобладание массы подстилки над массой опада, о чем свидетельствуют значения опадо-подстилочных коэффициентов. Большие запасы органического вещества увеличивают природную пожарную опасность северных лиственничников, обуславливают более длительное горение и медленное продвижение кромки пожара. В результате продолжительность непосредственного термического воздействия на деревья увеличивается, что приводит к большему их повреждению. Так, экспериментально установлено, что скорость распространения фронтальной кромки пожара в различных типах леса варьирует от 0,14 до 1,42 м/мин. При этом ширина кромки изменяется в пределах 0,13–1,84 м, а глубина прогорания – от 2,5 до 20 см [17]. В связи с этим устойчивые пожары сильнее воздействуют на леса, чем беглые.

В сочетании с низкой огнестойкостью лиственницы это предопределяет массовый отпад в древостоях после низовых пожаров на протяжении 3–5 лет, который варьировал от 73 до 100 %, в среднем составляя 89 %.

Такой отпад является показателем низкой пожароустойчивости, обусловленной монодоминантностью насаждений и преобладанием тонкомерных стволов в древостоях. Повышенные запасы НЛГМ, определяя при горении длительность теплового воздействия на деревья, усугубляют ситуацию.

Огнестойкость и пожароустойчивость лиственницы по типам леса меняется несущественно, так как типологическое разнообразие северных лесов невелико. Доминируют здесь кустарничково-мохово-лишайниковые типы, на долю которых приходится более 80 % площади. При этом мы не касаемся длинных экосистем.

Таким образом, низкая огнестойкость деревьев в чистых лиственничниках севера, слабо выраженный полиморфизм отдельных особей с возрастом в сочетании с длительным термическим воздействием, обусловленным повышенными запасами НЛГМ, определяют низкую пожароустойчивость насаждений из лиственницы Гмелина в северных лесах. Все сказанное свидетельствует о слабой адаптации к пожарам данной породы

на уровне насаждения. Это региональная особенность, поскольку в средней и южной подзонах тайги лиственничники отличаются высокой устойчивостью к пожарам.

Пирофитность древесной породы, как было отмечено, проявляется в способности адаптироваться к условиям гари. Иными словами, это способность вида приспосабливаться к резко изменившимся после пожара условиям среды, использовать их для возобновления, роста и развития.

Степень пирофитности зависит от послепожарного состояния экотопа и адаптивных признаков самой породы. В целом же адаптация направлена на восстановление частично или полностью погибшего насаждения на площади гари. Благодаря этому вид сохраняет свой ареал. Обобщенная схема пирофитности приведена на рис. 3. Рассмотрим основные факторы, определяющие ее.

Пирогенное влияние на экотоп состоит в нарушении целостности мохово-лишайникового покрова, минерализации поверхности почвы, что обуславливает доступ семян к субстрату. Кроме того, пожар трансформирует

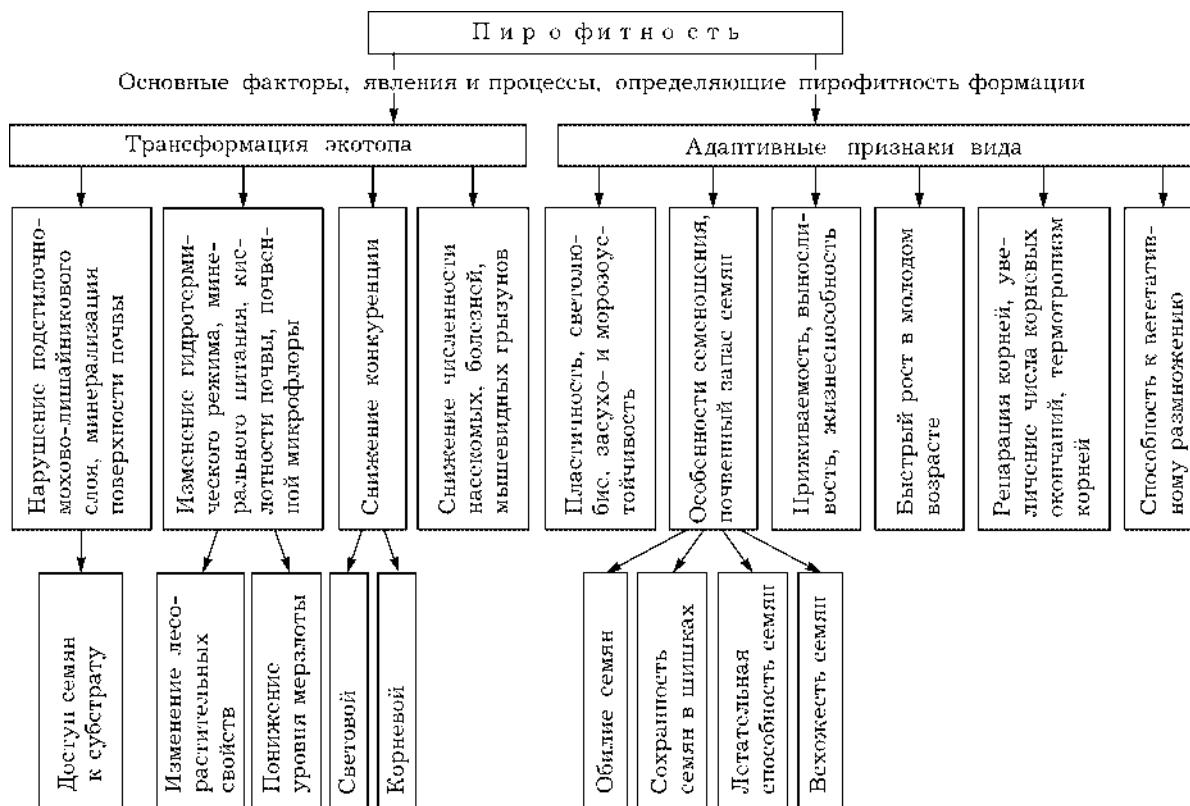


Рис. 3. Схема пирофитности формации.

гидротермический режим, понижая на определенное время уровень залегания многолетней мерзлоты и увеличивая активный почвенный слой. Особенностью региона является характерный бугристо-западинный микрорельеф. Выявлено, что уровень многолетней мерзлоты под буграми в конце июля опускается до глубины 50–60 см, а в западинах мерзлота наблюдается уже на глубине 5–10 см [18]. Глубина залегания мерзлоты на горяях, по нашим данным, в среднем в 1,5–3,5 раза больше, чем на контроле. Это различие сохраняется 3–5 лет, отличаясь большой вариабельностью.

Коренным образом изменяя эдафические условия, лесные пожары трансформируют почвенно-микробиологические и биохимические процессы. Установлено, что на горяях 4- и 16-летней давности возрастают численность и качественное разнообразие почвенных микроорганизмов, усиливается биохимическая функция микробных комплексов. Это выражается в активности гидролитических и окислительных процессов и способствует улучшению почвенно-трофических условий. Повышенная активность микрофлоры обеспечивает необходимый уровень минерализации органического вещества и почвенного питания, благоприятствуя лесовосстановительному процессу на горяях [19].

Гибель при пожаре подроста и подлеска снижает корневую конкуренцию, что благоприятно сказывается на росте и развитии послепожарных генераций. Конкуренция же за свет на севере практически отсутствует. Наконец, после пожара обычно снижается численность мышевидных грызунов. В результате формируются условия, способствующие поселению и выживанию нового поколения леса. Однако наблюдается это лишь после слабых и средних по силе низовых пожаров и только на протяжении первых 7–10 лет [20]. Сильные низовые пожары обычно имеют отрицательные последствия.

Основными адаптивными признаками лишайницы Гмелина к послепожарному экотопу являются экологическая пластичность, светолюбие и исключительная морозоустойчивость. Эти биологические свойства вида, обеспечивающие заселение площади гари и удержание занятых позиций, одновременно

считаются и пионерными признаками данной породы.

Важным пирогенным свойством мы считаем особенность плодоношения. Семена у лишайницы Гмелина высыпаются из шишек на протяжении 3–4 лет. В результате некоторый жизнеспособный их запас в шишках всегда имеется. В разных условиях он варьирует от 5 до 15 % [21]. Данное свойство в сочетании с относительно хорошей всхожестью (36–60 %) и летательной способностью семян (до 60–80 м), а также состоянием эдафотопы обуславливают вполне удовлетворительное лесовозобновление на горяях. При этом совпадение времени пожара с семенным годом не имеет решающего значения.

Как известно, индикатором экологических и фитоценологических условий экотопы являются численность и жизненное состояние подроста. В табл. 4 приведена характеристика естественного возобновления в лишайничниках кустарничково-мохово-лишайниковых. На горяях численность возобновления на 1–2 порядка выше, чем под пологом негоревших древостоев. Так, в Эвенкийской лесорастительной провинции она колеблется в средних пределах – 17–61,6 тыс. экз./га, в Пуртанской – от 10 до 31,3 и в Котуйской – 3,4–24,8 тыс. экз./га. Максимальные ее значения – 120–150 тыс. экз./га. На контроле численность подроста не превышает 2,2 тыс. экз./га. Размещение его на горяях более равномерное, о чем можно судить по значениям встречаемости.

Высокая численность подроста на горяях обусловлена сгоранием мощного мохово-лишайникового покрова и созданием благоприятного для лесовозобновления субстрата. Следовательно, пожары оказывают минерализующее и мелиорирующее воздействие. При этом наиболее оптимальные гидротермические и трофические условия формируются мозаично и приурочены в основном к небольшим микропонижениям. Таким образом, мощный слой из мхов и лишайников является одним из факторов, определяющих начальный этап лесообразовательного процесса. Именно от него в значительной степени зависит успешность естественного возобновления, а следовательно, формирование той

Характеристика естественного возобновления в лиственничниках кустарничково-мохово-лишайниковых

№ п/п	Давность пожара, лет	Численность, тыс. экз./га	Встречаемость, %	Распределение по категориям состояния, тыс. экз./га			
				здоровый	ослабленный	усыхающий	сухой
<i>Эвенкийская провинция (бассейн р. Кочечум)</i>							
1	4	61,6	100	55,2	4,8	0	1,6
1*	180	1,0	21	0,3	0,3	0,4	0
2	4	38,9	87	35,5	3,4	0	0
2*	200	1,2	24	0,4	0,3	0,4	0,1
3	4	17,0	100	12,5	4,2	0,3	0
3*	190	1,0	20	0,3	0,3	0,3	0,1
4	4	60,0	100	28,8	24,8	5,6	0,8
4*	200	Единично					
<i>Путоранская провинция (бассейны рек Эмбенчимэ и Кочечум)</i>							
1	20	28,7	100	11,5	10,2	7,0	0
1*	200	1,1	24	0,6	0,2	0,2	0,1
2	15	10,0	60	7,0	2,0	1,0	0
2*	150	1,1	36	0,5	0,3	0,1	0,2
3	20	24,5	52	16,2	6,2	2,1	0
3*	200	2,2	48	0,3	1,1	0,5	0,3
4	45	31,3	56	16,6	11,1	3,6	0
4*	170	0,6	33	0,2	0,3	0	0,1
<i>Котуйская провинция (бассейн р. Мойеро)</i>							
1	50	3,4	56	2,6	0,6	0,2	0
1*	220	0,8	20	0,2	0,3	0,1	0,2
2	40	8,3	52	4,2	2,8	0,7	0,6
2*	170	1,8	32	0,5	0,9	0,2	0,2
3	25	24,8	100	21,2	2,4	1,2	0
3*	>300	5,7	64	0,8	2,2	2,1	0,6

Примечание. 1, 2, ... – гари и пожарища; 1*, 2*, ... – контроль.

или иной экосистемы. В этом проявляется эдификаторная роль мохово-лишайникового покрова.

Послепожарные генерации лиственницы характеризуются более высоким жизненным состоянием по сравнению с контролем. Величины индексов жизнестойкости послепожарных генераций, найденные по методике [7], варьировали в пределах 80–97 %, что оценивает их как “здоровые”. На контроле значения индексов изменялись в пределах 52–67 %, что характеризует естественное возобновление как “ослабленное”.

В результате пирогенной трансформации эдафотопы улучшаются его трофические и термические условия. Вследствие этого сре-

ди мелких физиологически активных корней преобладают ростовые окончания [12]. Увеличение данной фракции корней авторы рассматривают как репарационную реакцию вида на воздействие огня. Поэтому можно утверждать, что условия гари достаточно хорошо соответствуют эколого-биологическим свойствам лиственницы Гмелина, а ее адаптивные признаки направлены на восстановление насаждения после пожара.

Таким образом, несмотря на низкую огнестойкость и пожароустойчивость, лиственница обладает высокой степенью пирофитности. Как вид на уровне лесной формации она устойчива к пожарам и сохраняет свой ареал. Позитивная экологическая роль огня

проявляется в данном случае через изменение экотопа.

С экологической точки зрения огнестойкость отдельных деревьев, пожароустойчивость насаждений и пиропитность лесных формаций можно рассматривать как первичные приспособительные реакции, т.е. как первичные адаптации к пирогенному фактору. В своей совокупности они представляют собою определенный адаптивный потенциал вида. Этот потенциал тем выше, чем лучше выражена каждая первичная адаптация. В северной тайге в условиях многолетней мерзлоты первичные адаптации лиственницы Гмелина на уровне особи (огнестойкость) и насаждения (пожароустойчивость) недостаточны для сопротивления влиянию даже слабых низовых пожаров. Данная особенность объясняется тем, что адаптация вида к экстремальным условиям криолитозоны сопровождается морфофизиологическими изменениями, снижающими его огнестойкость и пожароустойчивость. Это подтверждается исследованиями [22], которыми установлено, что пониженные запасы биомассы древесины на севере обусловлены слабой интенсивностью ксилогенеза, а характерная специфика морфологии деревьев является выражением адаптации к суровым условиям существования.

Первичную адаптацию на уровне лесной формации (пиропитность) можно рассматривать как проявление адаптивных (жизненных) стратегий или ценобиотических типов растений (по Раменскому). Адаптивная стратегия зависит, с одной стороны, от особенностей вида, а с другой – от условий обитания. Лиственница Гмелина хорошо адаптировалась к условиям гарей. Она активно заселяет площади, пройденные огнем, и на ранних стадиях послепожарных сукцессий проявляет свойства пирогенного эксплерента. Отличаясь довольно высокой семенной продуктивностью, она способна формировать популяции с высокой плотностью и быстрым ростом в высоту. При этом реализуется стратегия с *r*-отбором, который направлен на повышение скорости роста численности популяции на начальном этапе ее развития. Со временем же, когда период лесовосстановления в основном заканчивается (через 7–

15 лет), условия эдафотопы ухудшаются: поднимается уровень многолетней мерзлоты, уменьшается активный слой почвы, в связи с чем в нем сокращается количество доступной воды и минерального питания. Условия местообитания вновь приближаются к экстремальным. В результате трансформации экотопа эксплерентное состояние лиственницы сменяется на пациентное, которое обеспечивает ее существование в условиях абиотического стресса. Она хорошо адаптируется к близкому залеганию мерзлоты, оптимально использует ограниченные ресурсы минерального питания в маломощном оттаивающем слое почвы, отличаясь при этом высокой экологической пластичностью и толерантностью. В этих условиях у нее проявляются свойства экотопического пациента. Специфичность пациентности заключается в том, что в данном случае лиственница представляет собою пирогенный криопациент. При этом реализуются свойства жизненной стратегии, характерные для *K*-отбора, способность вида к высокой выживаемости в экстремальных условиях произрастания. Таким образом, лиственница Гмелина является типичным пиропитом, эволюционно адаптировавшимся к воздействию пожаров. В процессе онтогенеза она способна, благодаря пластичности, реализовывать различные типы стратегий и сохранять свою экологическую нишу.

В общих чертах механизм удержания лиственницей Гмелина своих жизненных позиций в условиях криолитозоны можно представить как интегральное проявление ею следующих адаптивных свойств:

– исключительная нетребовательность и долговечность вида. Это позволяет лиственнице хорошо осваивать и длительное время удерживать огромные территории с экстремальными условиями местообитания, где другие древесные породы произрастать не могут;

– эксплерентные качества, позволяющие на ранних стадиях послепожарных сукцессий быстро заселять гари. Довольно высокая семенная продуктивность дает ей возможность формировать популяции с большой численностью;

– высокая пациентность вида, в результате чего лиственница способна довольство-

ваться крайне ограниченными в условиях криолитозоны ресурсами почвенно-минерального питания;

– повышенная природная пожарная опасность северотаежных лиственничников, что обуславливает значительную их горимость и, как следствие, – проявление пирофитности вида. В результате пирогенный фактор не ослабляет, а усиливает позиции лиственницы. Уничтожая конкретные насаждения, пожар вместе с тем способствует сохранению лиственничной формации в целом. В результате лиственница удерживает и даже расширяет свой ареал.

Результаты исследования пирогенных свойств говорят о существенных региональных особенностях их реализации, обусловленных резко континентальным климатом и близким залеганием многолетней мерзлоты. Лиственница Гмелина на севере отличается низкой огнестойкостью и пожароустойчивостью, но в то же время обладает высокой пирофитностью.

В целом же огнестойкость, пожароустойчивость и пирофитность характеризуют определенную степень адаптации вида к пирогенному фактору, выработанной в процессе эволюции. Она обусловлена не только биологическими свойствами, но и географическим положением. В конкретных условиях среды первичные способы адаптации выражены различно. Одна и та же порода даже в пределах своего ареала, но в разных географических условиях может существенно отличаться по своим пирогенным свойствам, которые проявляются по-разному. Таким образом, пирогенные свойства вида выступают как отражение конкретных условий, являясь следствием биологической и географической составляющих. Географическая компонента при этом доминирует, следовательно, **пирогенные свойства древесной породы есть явление географическое.**

Знание пирогенных свойств в географическом аспекте может служить основой для оценки и формирования пожароустойчивых насаждений, прогнозирования последствий пожаров и принятия хозяйственных решений.

1. Лесные пожары следует считать естественным эколого-эволюционным фактором формирования лесов. Полное исключение пожаров из жизни леса является невозможным и, видимо, экологически нецелесообразным. Так, в северной тайге Средней Сибири низовые пожары слабой и средней силы оказывают позитивное влияние на возникновение, рост и развитие лиственничников. Пирогенное воздействие как на биоценоз, так и на эдафотоп нередко является необходимым условием для реализации лиственницей своего репродуктивного потенциала. Кроме того, периодически повторяющиеся пожары в северной подзоне тайги приводят к омоложению популяций лиственницы, не давая достичь климаксового состояния.

2. Суровые условия криолитозоны обуславливают низкую интенсивность ксилогенеза и определенную специфику морфологического строения отдельных деревьев и древостоев, благодаря которой адаптация лиственницы Гмелина к пожарам как на уровне отдельной особи, так и на уровне насаждения оказывается очень слабой. В этом проявляется правило относительной независимости адаптации, когда высокая адаптивность к одному экологическому фактору не обеспечивает такой же степени приспособленности к другому, напротив, она ограничивает эти возможности в силу физиолого-морфологических особенностей. Действительно, при небольшом диаметре, тонкой коре, низко опущенной кроне, поверхностной корневой системе лиственница обычно не переносит многократного теплового воздействия и чаще всего погибает после первого же пожара. Поэтому в северной тайге ее с полным основанием можно считать породой, обладающей низкой огнестойкостью, а лиственничники – слабой пожароустойчивостью.

3. Лиственница Гмелина характеризуется высокой пирофитностью, которая определяется ее хорошей адаптацией к послепожарному экотопу. Это свойство подтверждается повсеместным послепожарным происхождением лиственничников, что обусловлено тер-

мической трансформацией эдафотопы и подготовкой благоприятного субстрата для семян, а также спецификой семенения, растянутого на 3–4 года. Результатом сочетания этих факторов являются «вспышки» послепожарного естественного возобновления. Жизненное состояние пирогенных поколений характеризуется как более здоровое по сравнению с состоянием возобновления под пологом древостоев без воздействия пожаров. Итак, пирогенность проявляется в виде адаптивных реакций древесной породы на воздействие пожаров, направленных на сохранение и возможное расширение своего ареала. Данное качество является результатом адаптации как к экстремальным условиям криолитозоны с близким залеганием многолетней мерзлоты, так и к условиям послепожарного экотопа. Таким образом, из всей совокупности пирогенных свойств лиственницы ключевую роль на севере в сохранении ее как биологического вида играет высокая пирогенность. Благодаря этому свойству она сохраняет свой ареал в условиях криолитозоны под воздействием периодически повторяющихся пожаров.

4. Представление о пирогенности лиственницы Гмелина может быть интерпретировано с позиций адаптивных (эколого-ценотических) стратегий. Так, на ранних стадиях послепожарных сукцессий она является пирогенным эксплерентом с реализацией стратегии, свойственной r -отбору. По мере завершения периода лесовосстановления в экстремальных условиях криолитозоны с близким залеганием многолетней мерзлоты эксплерентное состояние сменяется пациентным и лиственница проявляет свойства пирогенного криопациента. При этом наблюдается стратегия, характеризующаяся K -отбором. Таким образом, адаптивные стратегии лиственницы в ходе ее онтогенеза меняются.

5. Представления об адаптивных реакциях к пирогенному фактору на уровне дерева (огнестойкость), насаждения (пожароустойчивость) и лесной формации (пирогенность) можно, по-видимому, объединить в целостный адаптивный комплекс (пирогенные свойства). Пирогенные свойства обусловлены как биологией вида, так и географией местности.

Способность реализовывать адаптивный потенциал является определяющим условием выживания, благодаря которому вид удерживает свой ареал. Адаптивные свойства лиственницы Гмелина могут служить основой для диагностики ее устойчивости к воздействию лесных пожаров.

ЛИТЕРАТУРА

1. М. А. Шешуков, В. В. Пешков, *Лесоведение*, 1984, 5, 60–63.
2. В. В. Фуряев, Прогнозирование лесных пожаров, Красноярск, 1978, 123–146.
3. С. Н. Санников, Горение и пожары в лесу, Красноярск, 1973, 236–277.
4. В. П. Кутафьев, Вопросы лесоведения, Красноярск, 1970, 165–179.
5. Н. П. Курбатский, Вопросы лесной пирологии, Красноярск, 1970, 5–58.
6. А. В. Побединский, Изучение лесовосстановительных процессов, Красноярск, 1962, 64.
7. В. А. Алексеев, *Лесоведение*, 1989, 4, 51–57.
8. Г. И. Гирс, Физиология ослабленного дерева, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1982, 256.
9. М. А. Софронов, А. В. Волокитина, *Сиб. экол. журн.*, 1998, 5: 3–4, 245–250.
10. Н. П. Курбатский, Вопросы лесной пирологии, Красноярск, 1970, 155–185.
11. А. В. Филиппов, Лиственница, Красноярск, 1968, т. 3, 101–104.
12. А. П. Абаимов, С. Г. Прокушкин, О. А. Зырянова, *Сиб. экол. журн.*, 1998, 5: 3–4, 315–323.
13. И. Н. Балышев, Лесные пожары и борьба с ними, М., 1963, 114–126.
14. М. А. Шешуков, В. И. Соловьев, И. Б. Найкруг, Горение и пожары в лесу, ч. III, Красноярск, 1979, 117–123.
15. А. И. Бондарев, Лесная таксация и лесоустройство. Межвуз. сб. науч. трудов, Красноярск, 1994, 115–122.
16. П. М. Матвеев, Последствия пожаров в лиственничных биогеоценозах на многолетней мерзлоте: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук, Йошкар-Ола, 1992.
17. А. Г. Цыкалов, Природа пожаров в лесах на вечной мерзлоте Центральной Эвенкии: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук, Красноярск, 1991.
18. А. П. Абаимов, С. Г. Прокушкин, О. А. Зырянова, *Лесоведение*, 2001, 5, 50–59.
19. П. А. Цветков, Н. Д. Сорокин, С. Г. Прокушкин и др., Там же, 2001, 2, 16–21.
20. П. А. Цветков, Г. М. Цветкова, *Лесн. хоз-во*, 1995, 6, 44–47.
21. А. П. Абаимов, С. Г. Прокушкин, О. А. Зырянова, *Сиб. экол. журн.*, 1996, 3: 1, 51–60.
22. Н. Е. Судачкова, И. Л. Милотина, В. В. Стасова, Г. П. Семенова, Эколого-физиологические аспекты ксилогенеза хвойных. Мат. Междунар. конф., Красноярск, 1996, 44–49.

Adaptation of *Larix gmelinii* to Fires in the Northern Taiga of Central Siberia

P. A. TSVETKOV

Adaptation of the larch *Larix gmelinii* at the levels of a single tree, a stand, and the species in the northern taiga of Central Siberia is considered. It is established that the species is characterized by a low fire resistance of single trees and stands and the species as a whole has a high fire resistance, thanks to which it retains its area. It is demonstrated that at early stages of post-fire successions the larch displays the properties of pyrogenic exuberant, wherein r-selection takes place. When the forest restitution period is mainly completed, the exuberant state is replaced by the patient one including all the properties characteristic of K-selection. The notion of adaptive reactions to the pyrogenic factor at a single tree, plantation and forest stand levels have been united into a whole adaptive complex, which is the determinant condition of the species viability.