

УДК 630*43:630.431.2

ВЛИЯНИЕ НИЗОВЫХ ПОЖАРОВ НА ЖИВОЙ НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ В СОСНЯКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

Н. М. Ковалева, Г. А. Иванова, С. В. Жила

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: nk-75@mail.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru, getgain@mail.ru

Поступила в редакцию 06.06.2023 г.

Рассмотрены закономерности восстановления живого напочвенного покрова после экспериментальных пожаров разной интенсивности (924–4275 кВт/м) в южно-таежных сосновых насаждениях Нижнего Приангарья. Установлено, что пожары, в зависимости от их интенсивности, привели к снижению видового разнообразия (индекса Шеннона), видового богатства, проективного покрытия и надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса. На 12, 13-й годы пирогенной сукцессии видовое богатство травяно-кустарничкового яруса на 60–75 % представлено видами допожарного сообщества. Проективное покрытие доминанта – брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) – составляло 66–84 % от допожарного значения, надземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса – 43–68 % от исходной. Пожары средней и высокой интенсивности привели к гибели мохово-лишайникового покрова, при пожаре низкой интенсивности моховой покров сохранился на не пройденных огнем участках. На 12 и 13-й год после пожаров проективное покрытие мохово-лишайникового покрова составило 15–26 % от допожарного значения. Наблюдалось восстановление допожарных мхов – плевроциума Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.), дикранума многоножкового (*Dicranum polysetum* Sw.), а также пионерных лишайников рода *Cladonia* – кладонии гроздевидной (*Cladonia botrytis* (K. G. Hagen) Willd), к. пустовой (*Cl. cenotea* (Ach.) Schaer.), к. рогатой (*Cl. cornuta* (L.) Hoffm.), к. бесформенной (*Cl. deformis* (L.) Hoffm.), к. изящной (*Cl. gracilis* (L.) Willd). Низовые пожары средней и высокой интенсивности привели к изменению границ допожарных растительных микрогруппировок. Через 12 лет после низкоинтенсивного пожара преобладали допожарные микрогруппировки (бруснично-разнотравно-зеленомошная и бруснично-зеленомошная). На 13-й год после среднеинтенсивного пожара в границах допожарной бруснично-лишайниково-зеленомошной микрогруппировки сформировалась брусничная. Высокоинтенсивный пожар привел к увеличению числа растительных микрогруппировок. В напочвенном покрове доминировали растительные микроассоциации – лишайниково-политриховая, бруснично-политриховая, разнотравно-политриховая, политриховая, майниковая, бруснично-плауново-политриховая, бруснично-лишайниковая, лишайниковая.

Ключевые слова: сосновые насаждения, пирогенная сукцессия, экспериментальные выжигания, живой напочвенный покров, видовое разнообразие, напочвенная фитомасса, растительная микрогруппировка, Нижнее Приангарье, Красноярский край.

DOI: 10.15372/SJFS20230610

ВВЕДЕНИЕ

Пожары относятся к важным экологическим факторам, влияющим на лесные экосистемы, изменяющим их структуру и видовой состав (Franklin et al., 2002), свойства почвы (Köster et al., 2016), нижние ярусы растительности (Marozas et al., 2007; Parro et al., 2009; Jean et al., 2017; Liu et al., 2020) и лесную фауну (Übeda, Sarricolea, 2016). Нижние ярусы растительности – менее защищены от воздействия огня, чем

древесные виды. Так, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) может выживать при пожарах слабой и средней силы благодаря формированию толстой коры (Kuuluvainen et al., 2002), в то время как подросток и более молодые деревья погибают. При пожарах высокой интенсивности происходит снижение мощности лесной подстилки и гумусового горизонта почвы, что приводит к гибели корневой системы и семян, находящихся в почве (Schimmel, Granstrom, 1996). Послепожарное восстановление растений разных жиз-

ненных форм может варьировать от нескольких лет до 100 лет и более (Gorshkov, Bakkal, 1996; Marozas et al., 2007).

После пожаров видовое разнообразие может увеличиваться за счет быстрорастущих светолюбивых видов (в результате осветления древесного полога), а также видов, чувствительных к содержанию питательных веществ в почве (Grandpré et al., 1993; Marozas et al., 2007). Пройденные огнем участки имеют более высокий уровень pH почвы, менее мощный слой гумусового горизонта, а также повышенное содержание доступных питательных веществ (Simard et al., 2001; Certini, 2005), что делает среду благоприятной для колонизации видов, быстро адаптирующихся к нарушенным местообитаниям (Marozas et al., 2007; Parro et al., 2009).

В ходе пирогенной сукцессии происходит снижение питательных веществ и pH почвы (Brais et al., 1995; Paré, Bergeron, 1996; Liu et al., 2017), что приводит к изменениям в видовом разнообразии и обилии видов. На разных стадиях послепожарной сукцессии доминируют различные жизненные формы растений, на начальной стадии – пионерные виды (травянистые виды и печеночные мхи), которые постепенно сокращают свое обилие в течение следующих десятилетий, тогда как обилие поздних сукцессионных видов, таких как листостебельные мхи, увеличивается на более поздних стадиях сукцессии (Grandpré et al., 1993; Marozas et al., 2007; Hart, Chen, 2008; Paquette et al., 2016; Jean et al., 2017, 2019; Liu et al., 2020).

Цель исследования заключалась в изучении влияния пожаров разной интенсивности на живой напочвенный покров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

По ботанико-географическому районированию Л. В. Шумиловой (1962), район исследований входит в состав Ангарской провинции.

Преобладают сосновые леса на песчаных и супесчаных отложениях, а также елово-пихтовые леса на дерново-подзолистых суглинистых почвах (Любимова, 1964). Исследования проведены в сосняках Нижнего Приангарья (58°42' с. ш., 98°25' в. д.). Климат района исследований описан в коллективной монографии (Воздействие..., 2022). Характеристика древостоев на пробных площадях (пп) приведена в табл. 1.

Почвы на пробных площадях представлены иллювиально-железистыми песчаными подзолами. В 2002 и 2003 гг. в сосняках проведены эксперименты по моделированию поведения лесных пожаров разной интенсивности (Иванова и др., 2022). Согласно классификации лесных пожаров по их интенсивности D. J. MacRae и соавт. (2006), сосняк бруснично-разнотравно-зеленомошный (пп 1) пройден пожаром низкой интенсивности (924 кВт/м), сосняки кустарничково-лишайниково-зеленомошные (пп 2 и 3) пройдены пожарами средней (3430 кВт/м) и высокой (4275 кВт/м) интенсивности. На рис. 1 приведены исследуемые сосняки до и после пожаров разной интенсивности.

До и после экспериментальных выжиганий на пп (размером 1–2 га каждая) оценивались видовое богатство и проективное покрытие видов на постоянных учетных площадках размером 1 × 1 м (35 шт. на каждой пп). Надземная фитомасса отбиралась рамкой 20 × 25 см (20 шт. на каждой пп) с последующим разбором по видам, высушиванием до абсолютно-сухого состояния и определением массовой доли каждого вида в укосе.

Для изучения горизонтальной структуры фитоценоза проводили ежегодное или с интервалом в 2–3 года картирование растительных микроассоциаций. Степень видового разнообразия оценивали с помощью индекса Шеннона (Шмидт, 1984). Номенклатура сосудистых растений и мхов дана согласно «The Plant List...» (2011–2020), лишайников – «Списка лишенофлоры России...» (2010). Для статистической

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика сосновых насаждений до проведения экспериментальных выжиганий (Воздействие..., 2022)

Номер пп	Состав (возраст, лет)	Средние		Густота, шт./га	Полнота	Бонитет
		D, см	H, м			
1	10С (80) ед. Л, Ос	16.9	18.8	1800	1.0	III
2	10С (90)	25.2	22.1	698	1.0	III
3	10С (100)	26.7	22.7	461	0.8	III

Примечание. С – сосна обыкновенная; Л – лиственница (*Larix* Mill.); Ос – осина (*Populus tremula* L.).

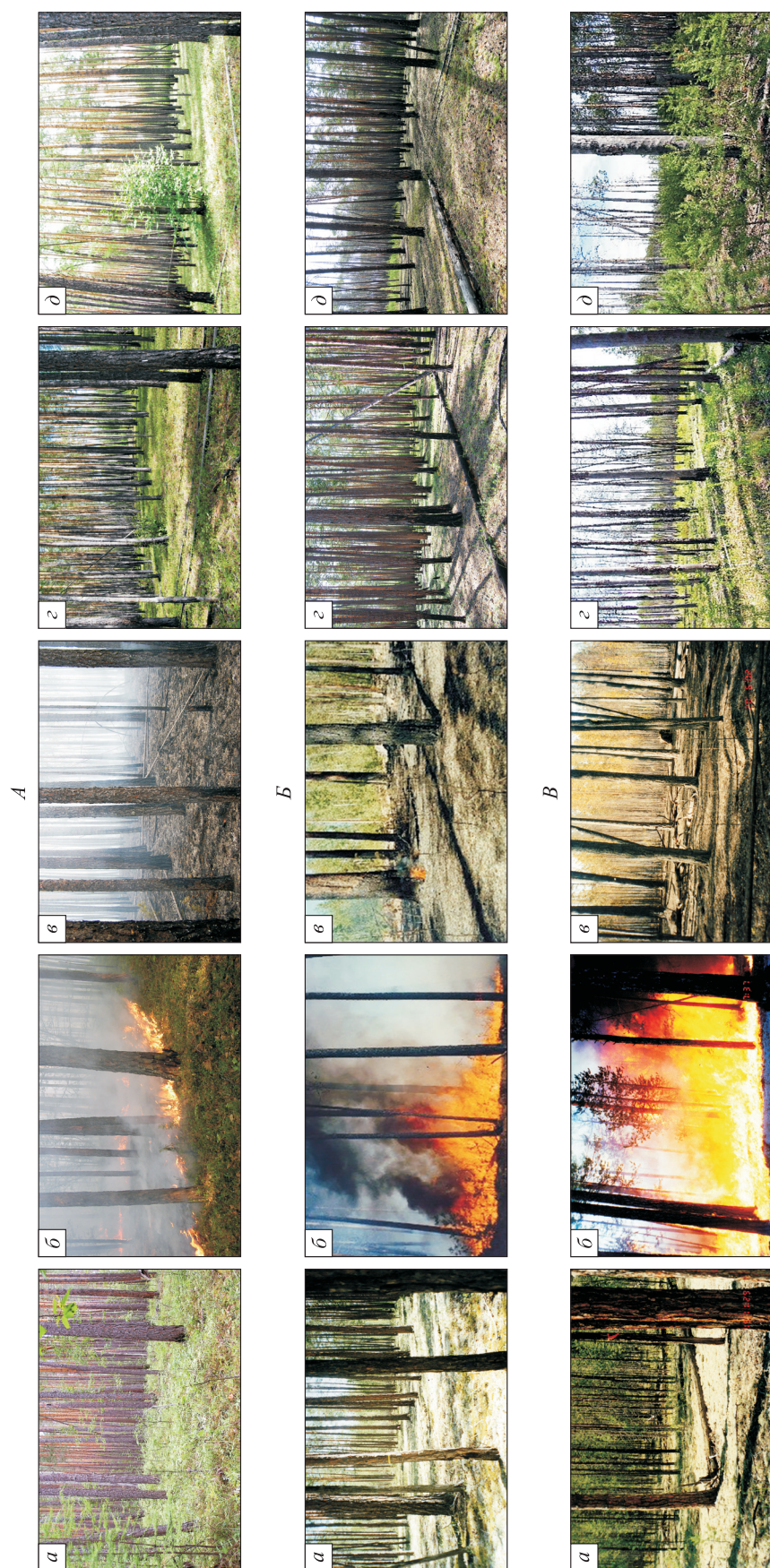


Рис. 1. Пирогенная сукцессия после пожаров разной интенсивности в южно-таежных сосняках после пожаров низкой интенсивности в сосняке бруснично-разнотравно-зеленомошном (А, пп 1), средней интенсивности в сосняке кустарничково-лишайниково-зеленомошном (Б, пп 2) и высокой интенсивности в сосняке кустарничково-лишайниково-зеленомошном (Б, пп 3).

а – до пожара; б – пожар; в – сразу после пожара; г – через 7 лет после пожара; д – через 12–13 лет после пожара.

обработки данных применялся двухфакторный дисперсионный анализ. Влияние исследуемого фактора определялось по критерию Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

До проведения пожарных экспериментов в травяно-кустарничковом ярусе (ТКЯ) исследуемых сосновых насаждений выявлен 21 вид, относящийся к 18 родам и 15 семействам. В мохово-лишайниковом покрове обнаружено 13 видов (5 лишайников, 8 мхов) (табл. 2).

До проведения выжиганий наибольшее видовое разнообразие (индекс Шеннона) отмечено на пп 1 ($H = 2.36$), пп 2 и 3 характеризовались низким видовым разнообразием ($H = 1.50$ и 1.93 соответственно) (рис. 2).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьировало от 31 % (пп 2) до 62 % (пп 1). В травяно-кустарничковом ярусе доминировал вид *Vaccinium vitis-idaea* L., проективное покрытие которого варьировало от 15 (пп 3) до 35% (пп 1), встречаемость составляла 92–100 %. Проективное покрытие мохово-лишайникового покрова составляло 82–98 %, где доминиро-

Таблица 2. Проективное покрытие видов живого напочвенного покрова до и после пожаров разной интенсивности

Вид	Сосняк бруснично-разнотравно-зелено-мошный (пп 1)				Сосняк кустарничково-лишайниково-зелено-мошный (пп 2)				Сосняк кустарничково-лишайниково-зелено-мошный (пп 3)			
	Интенсивность пожара, кВт/м*											
	низкая (924)				средняя (3430)				высокая (4275)			
	Период после пожара, лет											
	До по-жара	3	5	12	До по-жара	3	7	13	До по-жара	3	7	13
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Травяно-кустарничковый ярус	62.4	34.7	38.0	36.0	31.1	19.8	26.4	17.7	46.1	23.6	38.3	22.4
<i>Anemone flavescens</i> (syn. <i>Pulsatilla flavescens</i>)	2.9	1.5	2.0	1.7	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. reflexa</i>	0.1	0.4	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Antennaria dioica</i>	0.1	0.1	0.1	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	3.7	3.6	4.5	0.9	0.3	0.4	0.3	0.3	1.3	2.7	5.3	2.3
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura</i> (syn. <i>Carex macroura</i>)	0.1	0.1	0.2	0.2	–	–	–	–	0.2	–	–	–
<i>Epilobium angustifolium</i> L. (syn. <i>Chamerion angustifolium</i>)	0.1	0.2	0.1	–	–	–	–	–	–	0.6	1.0	0.4
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	0.2	0.1	0.1	–	–	–	0.6	–	0.2	–	–	–
<i>Euphorbia esula</i> subsp. <i>tommasiniana</i> (Bertol.) Kuzmanov (syn. <i>Euphorbia virgata</i>)	–	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Goodyera repens</i>	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.	4.1	3.2	2.8	1.8	–	–	–	–	0.1	0.1	0.3	–
<i>Ledum palustre</i> L.	–	–	–	–	6.5	3.5	4.4	0.8	4.5	0.9	3.5	1.2
<i>Linnaea borealis</i> L.	6.7	3.4	2.8	3.0	0.3	0.1	0.3	–	0.5	0.1	0.8	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.2
<i>Lycopodium complanatum</i> L.	0.1	–	–	–	0.8	0.6	0.4	0.6	1.0	0.5	0.5	0.7
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	6.3	2.3	3.2	1.8	0.8	2.1	1.4	1.2	1.4	1.9	4.2	3.4
<i>Orthilia secunda</i>	0.1	–	0.4	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Oxalis acetosella</i> L.	–	–	–	2.6	–	–	–	0.3	–	–	–	0.2
<i>Pedicularis palustris</i> subsp. <i>karoï</i> (syn. <i>Pedicularis karoï</i>)	0.2	0.3	0.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	1.1	0.3	0.2	0.1	–	0.1	–	–	–	0.1	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	0.2	–	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Scorzonera radiata</i> Fisch. ex Fisch.	–	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	0.1	0.1	0.1	0.1	6.1	4.2	3.6	0.9	18.6	4.1	5.0	1.8
<i>V. uliginosum</i> L.	—	—	—	—	0.1	0.3	0.3	—	3.0	0.1	0.9	0.3
<i>V. vitis-idaea</i> L.	34.8	18.9	20.6	23.0	16.2	8.5	15.1	13.6	15.3	12.5	16.8	11.9
<i>Viola mirabilis</i>	1.1	0.1	0.3	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. uniflora</i>	0.3	0.1	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Мохово-лишайниковый ярус	81.5	4.2	12.9	20.7	98.0	0.2	3.1	14.7	98.0	0.6	11.5	26.7
<i>Cladonia arbuscula</i>	0.2	—	—	—	5.4	—	—	0.5	11.0	—	—	2.3
<i>Cl. botrytes</i> (K. G. Hagen) Willd.	—	—	—	—	—	—	—	1.4	—	—	—	2.3
<i>Cl. cenotea</i> (Ach) Schaer.	—	—	—	—	—	—	—	0.2	—	—	—	0.1
<i>Cl. cornuta</i> (L.) Hoffm	—	—	—	—	1.8	—	—	1.0	3.3	—	—	1.0
<i>Cl. deformis</i> (L.) Hoffm	—	—	—	—	1.1	—	—	0.1	0.7	—	—	0.1
<i>Cl. gracilis</i> (L.) Willd.	—	—	—	—	2.2	—	—	0.7	1.9	—	—	1.5
<i>Cl. rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg.	0.4	—	—	—	15.8	—	—	0.1	17.6	—	—	—
<i>Cl. stellaris</i>	—	—	—	—	2.9	—	—	—	6.5	—	—	—
<i>Cl. uncialis</i>	—	—	—	—	0.1	—	—	—	0.4	—	—	0.2
<i>Ceratodon purpureus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.6	—	—	—	0.2
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	11.9	1.8	5.4	9.9	11.3	—	2.4	4.7	4.2	—	0.1	2.6
<i>Hylocomium splendens</i>	0.1	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	68.8	2.4	7.4	10.5	56.0	—	0.4	0.8	51.0	—	2.6	1.0
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	—	—	0.1	0.1	0.4	0.1	0.3	0.6	1.0	0.3	8.8	3.1
<i>P. strictum</i> Menzies ex Brid.	—	—	—	—	1.0	0.1	—	4.0	0.4	0.3	—	12.3
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	0.1	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
В с е г о видов ...	26	18	20	21	19	11	12	19	22	13	13	22

* По данным D. J. McRae и соавт (2006).

вал *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. (табл. 2). Встречаемость мха в допожарных сосняках варьировала от 84 (пп 3) до 98 % (пп 1). Допожарная надземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса на пробных площадях варьировала от 32.3 ± 7.3 (пп 2) до 55.4 ± 11.7 (пп 3) г/м². Основная доля приходилась на *Vaccinium vitis-idaea* L. (85 %). Фитомасса мохово-лишайникового покрова варьировала в широких пределах – от 827 ± 113 (пп 1) до 1666 ± 310 (пп 3) г/м². Доля мхов составляла от 55 (пп 2 и 3) до 90 (пп 1) %.

Начальная стадия пирогенной сукцессии характеризуется увеличением видового богатства за счет как пионерных видов, так и восстановления видов допожарного сообщества (Wang, Kembell, 2005; Marozas et al., 2007; Ruokolainen, Salo, 2009). Ранние сукцессионные виды заселяют гари на 1–3-й год пирогенной сукцессии, восстановление трав и кустарничков, преобладавших в допожарном сообществе, отмечается через 5–6 лет (Marozas et al., 2007).

Установлено, что в зависимости от интенсивности пожары привели к снижению видового бо-

гатства травяно-кустарничкового яруса (табл. 2). В течение первого вегетационного сезона после пожаров независимо от их интенсивности наблюдалось восстановление кустарничкового и травяного покрова. При увеличении послепожарного периода видовое богатство травяно-кустарничкового яруса существенно не изменялось (табл. 2). В результате пирогенной сукцессии в травяно-кустарничковом покрове появляются виды: *Euphorbia esula* subsp. *tommasiniana* (Bertol.) Kuzmanov, *Hieracium umbellatum* L., *Oxalis acetosella* L., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Fisch., *Chelidonium majus* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Pyrola rotundifolia* L., *Epilobium angustifolium* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd. На 12, 13-й год после пожаров в травяно-кустарничковом ярусе выявлен 21 вид из 18 родов и 16 семейств, в мохово-лишайниковом покрове – 15 видов (8 лишайников и 7 мхов). Видовое богатство травяно-кустарничкового яруса состояло на 60–75 % из видов допожарного сообщества.

Пожары в зависимости от их интенсивности привели к снижению видового разнообразия (индекса Шеннона) ТКЯ ($F = 70.33, p < 0.0001$),

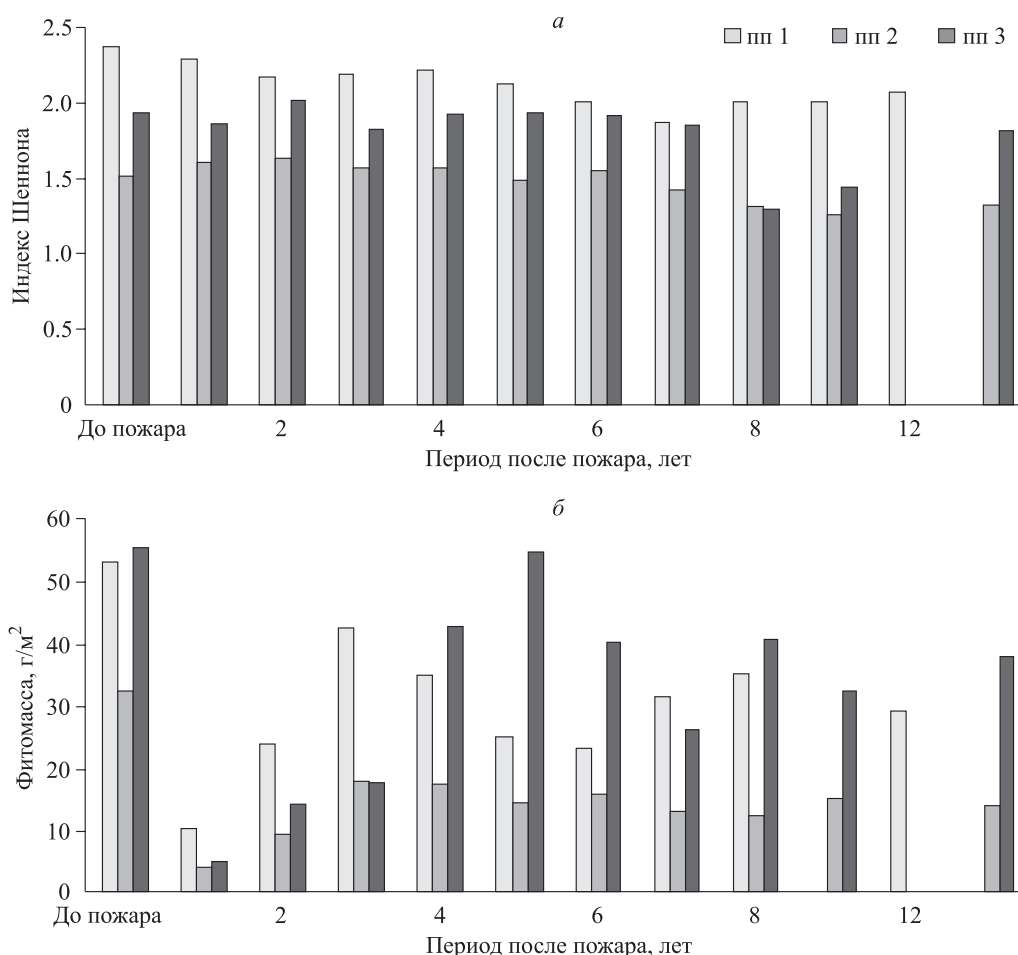


Рис. 2. Видовое разнообразие (индекс Шеннона) и фитомасса травяно-кустарничкового яруса после пожаров разной интенсивности.

которое возрастает при увеличении послепожарного периода ($F = 4.39$, $p = 0.004$) (табл. 3). Пожары низкой и средней интенсивности привели к снижению индекса Шеннона. На 1–6-й год после пожара высокой интенсивности видовое разнообразие увеличилось, в последующие годы отмечена тенденция к снижению данного показателя (рис. 2, а).

Пожары средней и высокой интенсивности приводят к гибели мохово-лишайникового покрова, при низкоинтенсивном пожаре моховой покров сохраняется на непрогоревших участках. При увеличении периода после пожара видовое богатство мохово-лишайникового яруса (МЛЯ) возрастает ($F = 6.33$, $p < 0.0004$) (табл. 3).

Пирогенно-минерализованные участки, образовавшиеся на месте погибшего лишайникового покрова, заселяют пионерные виды мхов (*Polytrichum commune* Hedw., *P. strictum* Menzies ex Brid.). На 12-й год пирогенной сукцессии наблюдалось восстановление как допожарных мхов (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw.), так и лишайников,

характерных для начальной стадии пирогенной сукцессии (*Cladonia botrytes* (K. G. Hagen) Willd., *Cl. cenotea* (Ach) Schaer., *Cl. cornuta* (L.) Hoffm., *Cl. deformis* (L.) Hoffm., *Cl. gracilis* (L.) Willd.) (табл. 2).

В зависимости от интенсивности пожары привели к снижению проективного покрытия ТКЯ в 1.7–2 раза по сравнению с допожарной величиной ($F = 13.50$, $p < 0.0002$).

Наибольшее влияние интенсивность пожаров оказала на снижение проективного покрытия травяного покрова ($F = 26.34$, $p < 0.0001$), наименьшее – на кустарнички ($F = 5.32$, $p < 0.015$) (табл. 3).

Низкоинтенсивный пожар на пп 1 привел к снижению проективного покрытия доминанта *Vaccinium vitis-idaea* L., а также содоминантных видов – *Iris ruthenica* Ker Gawl., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. При пожарах средней и высокой интенсивности на пп 2 и 3 отмечено снижение проективного покрытия кустарничков – *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Ledum palustre* L.

Таблица 3. Влияние интенсивности пожара и длительности послепожарного периода (лет) на основные характеристики живого напочвенного покрова

Характеристики	Интенсивность пожара			Период после пожара		
	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Видовое богатство:						
ТКЯ	134.4	82.8	< 0.0001	2.25	1.39	0.26
МЛЯ	2.13	0.74	0.49	18.21	6.33	0.0004
трав	166.23	63.84	< 0.0001	4.90	1.88	0.12
кустарничков	15.10	110.19	< 0.0001	0.23	1.65	0.17
мхов	7.50	16.20	< 0.0001	5.44	11.75	< 0.0001
лишайников	1.43	0.72	0.49	7.42	3.73	0.008
Индекс Шеннона ТКЯ	0.96	70.33	< 0.0001	0.06	4.39	0.004
Проективное покрытие:						
ТКЯ	318.69	13.50	0.0002	42.92	1.82	0.13
МЛЯ	89.57	7.32	0.005	139.13	11.37	< 0.0001
кустарничков	79.95	5.32	0.015	85.60	5.70	0.0008
трав	387.78	26.34	< 0.0001	9.30	0.63	0.75
мхов	45.77	2.14	0.15	124.66	5.83	0.0007
лишайников	0.42	0.27	0.76	5.23	3.41	0.01
Фитомасса:						
ТКЯ	930.78	12.79	0.0003	180.15	2.47	0.05
МЛЯ	587.35	40.29	< 0.0001	37.62	2.58	0.04

Примечание. *MS* – сумма квадратов; *F* – значение критерия Фишера; *p* – минимальная обеспеченность, удовлетворяющая критерию Фишера.

Восстановление проективного покрытия кустарничков зависело от интенсивности пожара и от послепожарного периода (табл. 3). На 12, 13-й год после пожара проективное покрытие доминанта травяно-кустарничкового яруса *Vaccinium vitis-idaea* L. после низко интенсивного пожара составило 66 % от допожарного значения, после пожара средней и высокой интенсивности – 84 и 78 % соответственно. На 12, 13-й год после пожаров встречаемость вида составляла 88–97 %.

В зависимости от интенсивности пожары привели к снижению проективного покрытия МЛЯ ($F = 7.32$, $p = 0.005$), которое возрастает при увеличении времени после пожара ($F = 11.37$, $p < 0.0001$).

На 12, 13-й послепожарный год проективное покрытие МЛЯ составило 15–26 % от допожарного значения. Проективное покрытие допожарных мхов после пожара низкой интенсивности составило 20.5 %, средней интенсивности – 5.5 %, высокой – 3.3 %. Встречаемость допожарного мха *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. составила: 60 % – после пожара низкой интенсивности, 19 % – средней интенсивности и 12 % – высокой интенсивности. Проективное покрытие допожарных лишайников (*Cladonia arbusculara* (Wallr.) Flot., *Cl. rangiferina* (L.)

F. H. Wigg.) не превышало 2 %. После высокоинтенсивного пожара в напочвенном покрове отмечено увеличение участия политриховых мхов, проективное покрытие которых составляло 15 %.

Установлено, что экспериментальные пожары в зависимости от их интенсивности привели к снижению фитомассы ТКЯ ($F = 12.79$, $p = 0.0003$) (табл. 3). В допожарном сообществе основная доля в фитомассе приходилась на *Vaccinium vitis-idaea* L. (80 %). На следующий год после пожара низкой интенсивности фитомасса ТКЯ составила 19 % от допожарной, после пожаров средней и высокой – 12 и 9 % соответственно (рис. 2, б).

При увеличении послепожарного периода фитомасса ТКЯ возрастает ($F = 2.47$, $p = 0.05$). На 3-й год пирогенной сукцессии после пожара низкой интенсивности в общей фитомассе увеличилась доля травянистых видов – *Linnaea borealis* L. (10 %) и *Iris ruthenia* Ker Gawl. (8 %). Среднеинтенсивный пожар привел к снижению фитомассы ТКЯ, и на протяжении периода наблюдений фитомасса имела низкие значения (рис. 2, б). На 5-й год после высокоинтенсивных пожаров отпад деревьев составил 71 % (Иванова и др., 2022), что привело к осветлению древесного полога. В связи с этим в общей фитомассе яруса увеличилась доля светолюбивого вида

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth (22 % от общей фитомассы). На 12, 13-й год пирогенной сукцессии фитомасса не достигла своих допозжарных значений и при низкой интенсивности составила 55 % от исходной, при средней интенсивности – 43 % и при высокой интенсивности – 68 %.

В зависимости от интенсивности пожары привели к снижению фитомассы МЛЯ ($F = 40.29$, $p < 0.0001$). На 12-й год после низкоинтенсивного пожара фитомасса мхов составила 50 % от допозжарного значения и состояла из допозжарных видов (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw.). После пожаров средней и высокой интенсивности она имела низкие значения (1 % от допозжарного значения), где основная доля приходилась на мхи рода *Polytrichum*.

Изменение границ растительных микрогруппировок отражает степень нарушения, происходящего в лесном фитоценозе. Наибольшее число растительных микрогруппировок отмечается на начальной стадии пирогенной сукцессии. Исследования показали, что ведущими факторами формирования элементов мозаики являются осветление древесного полога, а также неоднородность прогорания лесной подстилки. Основной отпад деревьев в сосновых насаждениях после пожаров приходился на первые 2–3 года (более 90 %). На 3-й год после пожара высокой интенсивности отпад составил 71 % от числа живых деревьев до пожара, после пожаров средней интенсивности – 14, низкой интенсивности – 5 % (Иванова и др., 2022).

При пожаре низкой интенсивности на пп 1 глубина прогорания подстилки варьировала от 0 до 7 см. На 1–5-й год после пожара на месте допозжарной бруснично-разнотравно-зеленомошной микроассоциации сформировались бруснично-разнотравная и брусничная. В местах с наибольшей глубиной прогорания подстилки преобладали бруснично-вейниковая, бруснично-разнотравно-вейниковая, вейниково-кипрейная, разнотравно-вейниковая микрогруппировки, на 7-й год пирогенной сукцессии – бруснично-зеленомошная микрогруппировка, где проективное покрытие допозжарных мхов составляло 10 %, на 12-й год исследований на большей части участка доминировала допозжарная бруснично-разнотравно-зеленомошная микрогруппировка.

На пп 2 при пожаре средней интенсивности глубина прогорания лесной подстилки составила от 1.4–6.9 см. На 3-й год после пожара в напочвенном покрове доминировала бруснич-

ная микрогруппировка, где проективное покрытие *Vaccinium vitis-idaea* L. составляло 10 %. На 7-й год сукцессии появляются микроассоциации с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и *Lycopodium complanatum* L. На 9-й год на пирогенно-минерализованных участках, образовавшихся на месте погибшего лишайникового покрова, появляются пионерные мхи (*Polytrichum commune* Hedw., *P. strictum* Menzies ex Brid.). На 13-й год в напочвенном покрове доминирует брусничная микрогруппировка. Снижается участие политриховых мхов, на месте которых появляются пионерные лишайники рода *Cladonia*.

Глубина прогорания лесной подстилки при высокоинтенсивном пожаре на пп 3 составила 3.0–7.7 см. На 3-й год пирогенной сукцессии в напочвенном покрове преобладали брусничная, бруснично-вейниковая и кустарничковая микрогруппировки. На 7–9-й год пирогенной сукцессии структура напочвенного покрова приобрела мелкоконтурные очертания. Сформировались микроассоциации с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Epilobium angustifolium* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Lycopodium complanatum* L., а также мхов рода *Polytrichum*. На 13-й год в напочвенном покрове преобладали микрогруппировки с участием политриховых мхов: бруснично-политриховая, политриховая, бруснично-плауново-политриховая, а также появляются микроассоциации с участием лишайников – лишайниково-политриховая, бруснично-лишайниковая и лишайниковая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В южно-таежных сосняках экспериментальные пожары в зависимости от их интенсивности привели к снижению видового богатства, видового разнообразия (индекс Шеннона), проективного покрытия и надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса. Низкоинтенсивные пожары привели к снижению проективного покрытия и фитомассы мохово-лишайникового покрова, при пожарах средней и высокой интенсивности мохово-лишайниковый покров погибает.

На 12, 13-й год после пожара травяно-кустарничковый ярус на 60–75 % был представлен видами допозжарного сообщества. Проективное покрытие доминанта *Vaccinium vitis-idaea* L. составило 66–84 % от допозжарного значения, фитомасса – 55 % от допозжарного значения при низкой интенсивности пожара, 43 % при средней и 68 % при высокой.

Через 12, 13 лет после пожаров проективное покрытие мохово-лишайникового покрова составляло 15–26 % от допожарного значения, где преобладали лишайники с бокальчатыми и шиловидными формами слоевищ – *Cladonia botrytis* (K. G. Hagen) Willd., *Cl. cenotea* (Ach.) Schaer., *Cl. cornuta* (L.) Hoffm., *Cl. deformis* (L.) Hoffm., *Cl. gracilis* (L.) Wild. Проективное покрытие допожарных мхов (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw.) не превышало 20.5 % после низкоинтенсивного, 5.5 % после среднеинтенсивного, 3.3 % после высокоинтенсивного пожаров.

Через 12 лет после низкоинтенсивного пожара в структуре живого напочвенного покрова преобладали допожарные микрогруппировки (бруснично-разнотравно-зеленомошная и бруснично-зеленомошная). На 13-й год после среднеинтенсивного пожара в границах допожарной бруснично-лишайниково-зеленомошной микрогруппировки сформировалась брусничная. Высокоинтенсивный пожар привел к увеличению числа растительных микроассоциаций. В живом напочвенном покрове преобладали микрогруппировки с доминированием пионерных мхов и лишайников, а также травянистых видов – лишайниково-политриховая, бруснично-политриховая, разнотравно-политриховая, политриховая, майниковая, бруснично-плауново-политриховая, бруснично-лишайниковая, лишайниковая.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН, № FWES-2021-0010, Рег. НИОКТР № 121030900181-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воздействие пожаров на светлохвойные леса Нижнего Приангарья / Г. А. Иванова, Е. А. Кукавская, И. Н. Безкоровая и др. Новосибирск: Наука, 2022. 204 с.

Любимова Е. Л. Растительный покров // Средняя Сибирь. М.: Изд-во Наука, 1964. С. 226–276.

Список лишенофлоры России: Справочн. изд. / сост. Г. П. Урбанавичюс. СПб.: Наука, 2010. 194 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири: Учеб. пособие. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 439 с.

Brais S., Camiré C., Bergeron Y., Paré D. Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec // For. Ecol. Manag. 1995. V. 76. Iss. 1–3. P. 181–189.

Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. 2005. V. 143. N. 1. P. 1–10.

Franklin J. F., Spies T. A., Pelt R. V., Carey A. B., Thornburgh D. A., Berg D. R., Lindenmayer D. B., Harmon M. E., Keeton W. S., Shaw D. C., Bible K., Chen J. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example // For. Ecol. Manag. 2002. V. 155. Iss. 1–3. P. 399–423.

Gorshkov V. V., Bakka I. J. Species richness and structure variations of Scots pine forest communities during the period from 5 to 210 years after fire // Silva Fenn. 1996. V. 30. N. 2–3. P. 329–340.

Grandpré L., Gagnon D., Bergeron Y. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire // J. Veg. Sci. 1993. V. 4. N. 6. P. 803–810.

Hart S. A., Chen H. Y. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest // Ecol. Monogr. 2008. V. 78. N. 1. P. 123–140.

Jean M., Alexander H. D., Mack M. C., Johnstone J. F. Patterns of bryophyte succession in a 160-year chronosequence in deciduous and coniferous forests of boreal Alaska // Can. J. For. Res. 2017. V. 47. N. 8. P. 1021–1032.

Jean M., Lafleur B., Fenton N. J., Paré D., Bergeron Y. Influence of fire and harvest severity on understory plant communities // For. Ecol. Manag. 2019. V. 436. P. 88–104.

Köster K., Köster E., Orumaa A., Parro K., Jõgiste K., Berninger F., Pumpanen J., Metslaid M. How time since forest fire affects stand structure, soil physical-chemical properties and soil CO₂ efflux in hemiboreal Scots pine forest fire chronosequence? // Forests. 2016. V. 7. Iss. 9. Article: 7090201. 12 p.

Kuuluvainen T., Mäki J., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia // Silva Fenn. 2002. V. 36. N. 1. P. 169–184.

Liu B., Yang J., Johnstone J. F. Understory vascular plant community assembly in relation to time-since-fire and environmental variables in a Chinese boreal forest // J. Mt. Sci. 2017. V. 14. Iss. 7. P. 1317–1328.

Liu B., Biswas S. R., Yang J., Liu Z., He H. S., Liang Y., Lau M. K., Fang Y., Han S. Strong influences of stand age and topography on post-fire understory recovery in a Chinese boreal forest // For. Ecol. Manag. 2020. V. 473. Article: 118307.

Marozas V., Racinskas J., Bartkevicius E. Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal Pinus sylvestris forests // For. Ecol. Manag. 2007. V. 250. Iss. 1–2. P. 47–55.

McRae D. J., Conard S. G., Ivanova G. A., Sukhinin A. I., Baker S. P., Samsonov Y. N., Blake T. W., Ivanov V. A., Ivanov A. V., Churkina T. V., Hao W. M., Koutzenogij K. P., Kovaleva N. M. Variability of fire behavior, fire effects, and emissions in Scotch pine forests of Central Siberia // Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang. 2006. V. 11. Iss. 1. P. 45–74.

Paquette M., Boudreault C., Fenton N., Pothier D., Bergeron Y. Bryophyte species assemblages in fire and clear-cut origin boreal forests // For. Ecol. Manag. 2016. V. 359. P. 99–108.

Paré D., Bergeron Y. Effect of colonizing tree species on soil nutrient availability in a clay soil of the boreal mixed-wood // Can. J. For. Res. 1996. V. 26. N. 6. P. 1022–1031.

- Parro K., Köster K., Jõgiste K., Vodde F. Vegetation dynamics in a fire damaged forest area: The response of major ground vegetation species // *Balt. For.* 2009. V. 15. N. 2. P. 206–215.
- Ruokolainen L., Salo K. The effect of fire intensity on vegetation succession on a sub-xeric heath during ten years after wildfire // *Ann. Bot. Fenn.* 2009. V. 46. N. 1. P. 30–42.
- Schimmel J., Granstrom A. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // *Ecology*. 1996. V. 77. N. 5. P. 1436–1450.
- Simard D. G., Fyles J. W., Paré D., Nguyen T. Impacts of clearcut harvesting and wildfire on soil nutrient status in the Quebec boreal forest // *Can. J. Soil Sci.* 2001. V. 81. N. 2. P. 229–237.
- The Plant List (TPL) 2011–2020. <http://www.theplantlist.org>
- Úbeda X., Sarricolea P. Wildfires in Chile: a review // *Glob. Planet Change*. 2016. V. 146. P. 152–161.
- Wang G. G., Kembell K. J. Effects of fire severity on early development of understory vegetation // *Can. J. For. Res.* 2005. V. 35. N. 2. P. 254–262.

THE IMPACT OF SURFACE FIRES ON GROUND COVER IN PINE FORESTS OF SOUTHERN TAIGA

N. M. Kovaleva, G. A. Ivanova, S. V. Zhila

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: nk-75@mail.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru, getgain@mail.ru

The patterns of restoration of the ground vegetation after experimental fires of different intensity (924–4275 kW/m) in the southern taiga pine forests of the Nizhnee Priangor'e region are considered. Forest fires, depending on their intensity, lead to a decrease in species diversity (Shannon index), species richness, projective cover and ground biomass of grasses and shrubs. On the 12th and 13th years of the pyrogenic succession, the species richness of the grasses and shrubs was 60–75 % represented by species of the pre-fire community. The percent cover of the dominant ground layer *Vaccinium vitis-idaea* L. was 66–84 % of the pre-fire value. The aboveground biomass of the grasses and shrubs was 43–68 % of the pre fire value. Fires of medium and high intensity led to the death of the moss-lichen layer. After a fire of low intensity, the mosses were preserved in the areas not covered by fire. In the 12th and 13th years after the fires, the percent cover of the moss-lichen layer was 15–26 % of the pre-fire value. Pre-fire mosses as *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. and *Dicranum polysetum* Sw. are restored in the ground cover, and pioneer lichens of the *Cladonia* genus as: *Cladonia botrytis* (K. G. Hagen) Willd., *Cl. cenotea* (Ach.) Schaer., *Cl. cornuta* (L.) Hoffm., *Cl. deformis* (L.) Hoffm., *Cl. gracilis* (L.) Willd appear. Ground fires led to a change in the structure of pre-fire plant microgroups. In the 12th year after the low-intensity fire, pre-fire microgroups of *Vaccinium vitis-idaea*-herbs-green moss and *Vaccinium vitis-idaea*-green moss prevailed. In the 13th year after a medium-intensity fire, within the boundaries of the pre-fire microgroup of *Vaccinium vitis-idaea*-lichen-green moss a monodominant microgroup of *Vaccinium vitis-idaea* was formed. The high-intensity fire led to an increase in the number of plant microgroups. In the ground layer were dominated by plant microassociations as – *Cladonia*-*Polytrichum*, *Vaccinium vitis-idaea*-*Polytrichum*, herbs-*Polytrichum*, *Polytrichum*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*-*Lycopodium*-*Polytrichum*, *Vaccinium vitis-idaea*-*Cladonia*, *Cladonia*.

Keywords: pine stands, fire succession, experimental burning, ground vegetation, species diversity, ground phytomass, plant microgroup, Nizhnee Priangor'e, Krasnoyarsk Krai.

How to cite: Kovaleva N. M., Ivanova G. A., Zhila S. V. The impact of surface fires on ground cover in pine forests of southern taiga // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 6. P. 98–107 (in Russian with English abstract and references).