

Восстановление живого напочвенного покрова на начальной стадии пирогенной сукцессии

Н. М. КОВАЛЕВА, Г. А. ИВАНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: nk-75@mail.ru

АННОТАЦИЯ

Рассматривается воздействие низовых пожаров разной степени интенсивности на живой напочвенный покров в среднетаежных сосняках Центральной Сибири. Выявлено, что пожары, независимо от их интенсивности, приводят к снижению проективного покрытия и фитомассы живого напочвенного покрова, а также оказывают губительное действие на мохово-лишайниковый покров. Послепожарное восстановление живого напочвенного покрова на начальной стадии послепожарной сукцессии определяется исходным типом леса, интенсивностью пожара, а также глубиной прогорания подстилки.

Ключевые слова: интенсивность пожара, живой напочвенный покров, сукцессия, видовое разнообразие, фитомасса, микрогруппировка.

Пожары являются естественным фактором, определяющим структуру и видовой состав бореальных лесных сообществ. Сосновые леса широко распространены в Средней Сибири и в настоящее время представляют собой сложные комплексы, которые находятся на разных этапах послепожарного восстановления. Наиболее чувствительным и физиономически выраженным индикатором степени воздействия пожаров на экосистемы является растительность. Послепожарная динамика растительного сообщества зависит от множества факторов: физико-географических условий, климата, а также допожарной структуры растительного сообщества [1–5].

Экологическая неоднородность нижних ярусов растительности, малозаметная под пологом древостоя, резко проявляется в послепожарных сукцессиях, приводя к частичной или полной смене напочвенного покрова и создавая типологическое разнообразие загорания прогоревших участков. Пожары

способствуют инвазии раннесукцессионных видов, хотя во многих случаях послепожарное сообщество состоит из выживших растений [6, 7].

Формирование нижних ярусов растительности в лесных сообществах строго детерминировано эдификатором. Поэтому вполне допустимо, что видовой состав травяно-кустарничкового яруса сосняков, отражая особенности структуры древостоя, сохраняет основу мозаичности покрова и также воспроизводится после повторных пожаров. При этом большое значение имеет сила пожара [8].

Согласно литературным данным [9–13], пожарный интервал и интенсивность пожара являются наиболее значимыми величинами, которые определяют дальнейший ход восстановления растительности. Интенсивность пожара влияет на прорастание и количество жизнеспособных семян в почве, а также количество питательных веществ, от которого зависит послепожарное разнообразие видов

[14, 15]. Следовательно, интенсивность лесных пожаров определяет различные стратегии восстановления растительных сообществ. С увеличением интенсивности пожара обилие видов и прорастание из банка семян снижаются, а число инвазивных видов увеличивается [13].

Естественные лесные пожары, стихийно распространяющиеся по территории, не могут служить основой для моделирования сукцессионного процесса. Параметры их неизвестны, об их интенсивности можно судить лишь по косвенным показателям. Экологические последствия таких пожаров обычно невозможно связать с параметрами огневого воздействия, которые также классифицируются по косвенным показателям. Данные о параметрах лесного пожара и его воздействии на компоненты экосистемы можно получить лишь с помощью экспериментов. Задача данной работы – оценка степени трансформации живого напочвенного покрова под воздействием низовых пожаров (экспериментально-смоделированных) разной интенсивности в сосняках средней тайги Центральной Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Территория исследований относится к Сымской равнине, которая является дренированным участком восточной окраины Западно-Сибирской равнины. Климат этой зоны

континентальный. Среднегодовая температура колеблется от 3,2 до -5,7 °С, годовая сумма осадков 450–500 мм [16]. Почвы иллювиально-железистые песчаные подзолы на аллювиальном мелкозернистом бескарбонатном песке [17].

Исследуемые сосняки расположены в бассейне рек Дубчес и Сым в среднем течении р. Тогулан, левого притока р. Енисей (60°38' с. ш. и 89°44' в. д.). Древостой 10С, возраст – 120–300 лет. Подлесок не выражен. По реконструированным данным о периодичности лесных пожаров межпожарный интервал для исследуемых сосняков составил 37,5 лет, последний пожар был в 1956 г. [18]. В травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Ledum palustre* L., в мохово-лишайниковом – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *C. rangiferina* (L.) Web. ex Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzard et Vězda.

С целью моделирования поведения лесных пожаров разной интенсивности и их воздействия на экосистему в 2000–2002 гг. проведены контролируемые выжигания разной интенсивности. Исследуемый массив сосняков был разбит на 9 экспериментальных участков (по 4 га), на каждом из которых установлена сеть базовых точек на расстоянии 25 м. Все пожары были низовые, характерные для среднетаежных сосняков [19]. Скорость распространения варьировала от 2,1 до 6,5 м/мин (табл. 1). Интенсивность горе-

Т а б л и ц а 1

Характеристика пожаров на экспериментальных участках в среднетаежных сосняках

Участок (год выжигания)	Тип соснового леса	Глубина прогорания, см	Скорость распространения огня, м/мин*	Интенсивность пожара, кВт/м*	Доля сгоревшей площади, %
3 (2001)	Бруснично-зеленомошно-лишайниковый	3,3 ± 0,09	2,5	620	68
4 (2002)	Кустарничково-лишайниково-зеленомошный	3,9 ± 0,18	2,1	839	60
19 (2001)	Бруснично-лишайниково-зеленомошный	3,4 ± 0,14	3,0	1194	53
13 (2000)	Кустарничково-лишайниково-зеленомошный	4,6 ± 0,15	2,0	1214	100
6 (2001)	Бруснично-зеленомошный	4,1 ± 0,11	3,8	1362	92
21 (2002)	Кустарничково-лишайниково-зеленомошный	4,2 ± 0,13	4,2	1982	84
2 (2001)	Бруснично-зеленомошно-лишайниковый	4,4 ± 0,13	4,9	2259	100
20 (2002)	Бруснично-лишайниково-зеленомошный	4,2 ± 0,10	6,5	2790	100
14 (2000)	Кустарничково-зеленомошно-лишайниковый	6,3 ± 0,15	5,6	5220	100

*По данным MacRae et al. [19].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

ния на кромке пожара составляла от 620 до 5220 кВт/м. Глубина прогорания варьировала на участках (см. табл. 1) и зависела от вида лесного горючего материала и степени его влажности. По интенсивности пожары в сосняках были разделены на низко- (< 2000 кВт/м), средне- (2001–4000 кВт/м) и высокоинтенсивные (>4001 кВт/м) [19]. Пожар на участке 21 (1982 кВт/м) был отнесен к средней интенсивности, так как другие его показатели были ближе к средней интенсивности.

Оценка видового разнообразия, проективного покрытия и фитомассы напочвенного покрова на каждом экспериментальном участке учитывалась на площадках в 1 м² (в общей сложности 49 площадок, приуроченных к точкам разбивочной сетки) по общепринятым методикам до и после низовых пожаров [20–22]. Номенклатура сосудистых растений приведена согласно сводке Черепанова [23], мхов – Игнатова, Афоной [24]. Исследования на участках проводились в 2000–2003, 2005 и 2008 гг.

Для статистической обработки данных использовался двухфакторный дисперсионный анализ. Для сравнительной оценки систематического состава сообщества до и после пожара применен коэффициент сходства флор Серенсена – Чекановского:

$$K_{SC} = 2c/(a + b),$$

где a – число видов в одной флоре; b – число видов в другой флоре; c – число видов, общих для двух флор.

Степень видового разнообразия оценена с помощью индекса Шеннона:

$$H = - \sum p_i \ln p_i,$$

где p_i – отношение встречаемости i -го вида к суммарной встречаемости видов [25].

Для изучения изменений в морфоструктуре живого напочвенного покрова на участках проводили ежегодное или с интервалом 2, 3 года картирование растительных микрогруппировок. Всего составлено более 40 картосхем горизонтального строения растительных микрогруппировок. Степень прогорания напочвенного покрова определяли с помощью вешек для измерения глубины прогорания по специальной методике [26].

При проведении экспериментов по моделированию пожаров только на участках 2, 13, 14 и 20 вся площадь была пройдена огнем (см. табл. 1). На участках 3, 4, 6, 19 и 21 наблюдалась мозаичность прогорания (53–92%), обусловленная более высоким влажностным содержанием мхов и подстилки в пониженных элементах микрорельефа, где доминировали кустарнички (*Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* L. Moench, *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus*) и мхи рода *Sphagnum* spp. За период исследований не наблюдалось каких-либо изменений в структуре и составе живого напочвенного покрова на негоревших участках.

Состав живого напочвенного покрова на экспериментальных участках до проведения экспериментальных выжиганий характеризовался низким видовым разнообразием (табл. 2). В напочвенном покрове допозжарных сообществ доминировали кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. Проективное покрытие доминантных видов различалось между участками. Наименьшее проективное покрытие отмечено на участке 20, наибольшее – на участке 14.

Известно, что выживаемость растений после пожаров определяется глубиной прогорания подстилки, а также глубиной залегания регенерирующих структур растений в почве. После пожаров проективное покрытие видов рода *Vaccinium* восстанавливается на 2–4-й годы, а их обилие выше после пожара низкой интенсивности, по сравнению с высокоинтенсивными пожарами [13, 27].

В первые три года после пожаров, независимо от их интенсивности, отмечены наименьшие значения видового разнообразия живого напочвенного покрова (рис. 1). Максимальные изменения произошли при средней и высокой интенсивности пожаров, минимальные – при пожарах низкой интенсивности. В меньшей степени пожары повлияли на видовой состав травяно-кустарничкового яруса ($K_{SC} = 0,67–1,0$), в большей – мохово-лишайникового покрова ($K_{SC} = 0,15–0,90$). Наибольшие различия с допозжарным сообществом в видовом составе мохово-лишайникового покрова наблюдались на участке 20 в первый год после пожара ($K_{SC} = 0,15$). На 6-й

Изменение проективного покрытия

Вид	Интенсивность							
	низкая							
	Участок 4		Участок 3		Участок 6		Участок 19	
	до	6	до	7	до	7	до	7
Травяно-кустарничковый ярус	55,5	36,3	26,6	33,5	57	38,4	36,2	23,1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	31,3	12,5	19,1	19,1	25,1	23	33	17,2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	11,6	12	2,6	7,2	15,7	5,1	2,3	3,8
<i>Ledum palustre</i>	6,5	7,3	4,6	6,7	13,9	9,2	0,1	0,5
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1	0,1	0,2	0,5	0,9	0,4	–	0,2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,1	1,3	–	–	0,3	0,4	0,1	0,4
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	3,7	2,4	–	–	0,2	0,2	0,1	0,2
<i>Carex globularis</i>	1,2	0,7	–	–	0,8	0,1	0,1	0,2
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	0,1	0,1	–	–	0,1	–	0,5	0,6
<i>Empetrum nigrum</i>	–	–	0,1	–	–	–	–	–
<i>Chamerion angustifolium</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lycopodium complanatum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
Мхи	61,5	35,3	28,6	26,2	72,1	20,6	41,2	39,9
<i>Pleurozium schreberi</i>	52,7	23,3	26	23,2	68,3	12	38,2	36,6
<i>Dicranum polysetum</i>	2,9	5,3	1,2	1,8	1,9	5,7	2,3	2,5
<i>Polytrichum commune</i>	0,3	–	1,4	1,2	0,3	0,9	0,7	0,8
<i>P. strictum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sphagnum</i> spp.	5,6	6,7	–	–	1,6	2	–	–
Лишайники	37,5	0,2	65,6	–	27	0,2	54	0,6
<i>Cladonia arbuscula</i>	16,6	–	26,6	–	12,1	0,1	22,3	0,1
<i>C. rangiferina</i>	13,8	0,1	17,5	–	10,1	0,1	13,6	0,1
<i>C. stellaris</i>	1,2	0,1	3,1	–	1,2	–	4,4	0,1
<i>C. uncialis</i>	2,6	–	13,3	–	1,1	–	8,6	0,1
<i>C. cornuta</i>	1,4	–	2,2	–	1,1	–	3,5	0,1
<i>C. gracilis</i>	1,8	–	1,7	–	1,1	–	1,5	0,1
<i>C. deformis</i>	0,1	–	1,2	–	0,3	–	–	–
<i>C. cenotea</i>	–	–	–	–	–	–	2	–
<i>C. crispata</i>	–	–	–	–	–	–	0,2	–
<i>Cetraria laevigata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего	19	13	15	7	19	13	18	17

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

год сходство мохово-лишайникового покрова до- и послепожарного сообщества существенно возросло ($K_{SC} = 0,40$). На участках 3, 4, 6 и 19 отмечены минимальные различия в видовом составе мохово-лишайникового покрова между допожарным сообществом и последующими сукцессиями после пожара ($K_{SC} = 0,63-0,90$).

Исследования показали, что интенсивность пожара влияет на изменение проективного покрытия живого напочвенного покрова (табл. 3). Статистические данные говорят о том, что в большей степени интенсивность пожара влияет на изменение проективного покрытия лишайников (см. табл. 3). Как отмечалось выше, в мохово-лишайниковом покрове

Т а б л и ц а 2

и видового разнообразия живого напочвенного покрова в сосняках до и после пожаров разной интенсивности

пожара									
		средняя				высокая			
Участок 13		Участок 20		Участок 21		Участок 2		Участок 14	
пожара, лет									
до	8	до	6	до	6	до	7	до	8
96,7	39,8	16,6	13,1	38,1	22,8	35,9	29,1	77	49,6
66,3	21,1	15	12	20,5	10,2	25,6	27,2	47,3	28,2
22,9	16,6	1,6	0,7	4	5,3	5,8	0,5	20,8	10,7
5,1	1,6	–	–	9,4	6,1	3,7	1,2	0,2	0,1
2,4	0,5	–	0,1	–	0,1	0,4	0,2	8,7	10,2
0,4	–	–	–	0,2	0,2	–	–	–	–
–	–	–	–	3,8	0,8	–	–	–	–
–	–	–	–	0,2	0,1	0,2	–	–	–
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–	–	–	0,1	–	–	–	–	–	0,4
–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–
64,1	23,5	51	5,8	11,5	17,4	40,9	14,9	40,4	25
54	7,6	43	1,9	6,4	10,6	35,5	4,1	30	–
10	6,5	3,8	2,3	3,1	3,2	4,5	4,6	10	–
0,1	1,4	4,2	1,6	1,7	2,6	0,9	6,2	0,3	5
–	8	–	–	–	–	–	–	0,1	20
–	–	–	–	1	1	–	–	–	–
32,8	–	49	0,1	69,4	–	58,2	–	50	–
10	–	21,8	–	27,4	–	20,5	–	10	–
10	–	10,8	0,1	27,6	–	23,1	–	10	–
10	–	3,2	–	2,3	–	3,7	–	10	–
–	–	6,6	–	6,9	–	5,7	–	5	–
1,5	–	4	–	3,3	–	2,2	–	5	–
1,2	–	1,6	–	0,7	–	2,2	–	5	–
0,1	–	0,4	–	–	–	0,7	–	5	–
–	–	–	–	0,7	–	–	–	–	–
–	–	0,2	–	0,2	–	–	–	–	–
–	–	0,2	–	0,2	–	–	–	–	–
14	8	14	8	19	11	16	7	15	7

ве допожарного сообщества доминировали *Pleurozium schreberi* и кустистые лишайники рода *Cladonia*. Лишайники полностью погибли при низовых пожарах независимо от их интенсивности. Единичные экземпляры сохранились среди мохового покрова после низкоинтенсивных пожаров на не пройденных огнем частях участков 4, 6, 19 (см. табл. 2).

Проективное покрытие мхов также снижается после пирогенного воздействия. Низкоинтенсивные пожары вызвали частичную гибель мохового покрова, и за период наблюдений выявлена положительная динамика их восстановления. При пожарах средней интенсивности мхи погибли полностью, и через 6–8 лет после пожаров происходит лишь еди-

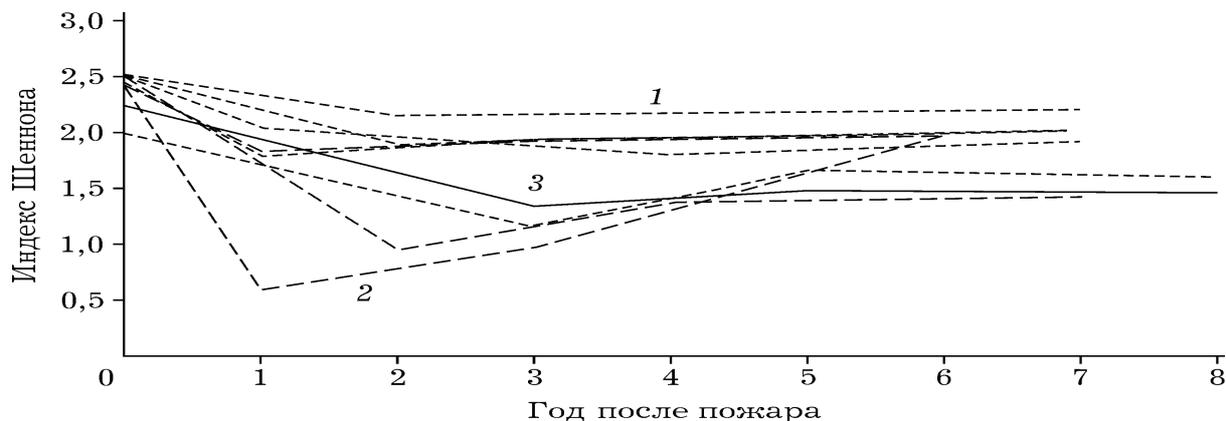


Рис. 1. Степень видового разнообразия до и после пожаров разной интенсивности: 1 – низкой, 2 – средней, 3 – высокой

ничное их восстановление. При пожарах высокой интенсивности также наблюдалась полная гибель мохового покрова, который не восстановился за восьмилетний период. На месте пирогенно-минерализованных участков, которые образовались при гибели лишайникового покрова, поселяются пионерные мхи (*Polytrichum commune* Hedw., *P. strictum* Brid.). Регенерирующая стратегия этих видов состоит в том, что их инвазия происходит с помощью спор, а колонизация – на почвах, подвергшихся минерализации, или обугленном гумусовом горизонте [13]. Проективное покрытие этих мхов было наибольшим после пожара высокой интенсивности (см. табл. 2).

В меньшей степени интенсивность горения повлияла на изменение проективного покрытия кустарничков. В первый год после низовых пожаров проективное покрытие доми-

нантных кустарничков было минимальным. Однако доминантные кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* восстанавливают свое проективное покрытие через 6–8 лет после низовых пожаров.

Согласно литературным данным [28, 29], обилие видов-колонизаторов травянистого покрова возрастает с увеличением силы воздействия пожара. Наши исследования не выявили какого-либо влияния интенсивности огня на повышение проективного покрытия травянистых видов (см. табл. 2). В исследуемых сосняках травянистый покров редкий и состоит из видов *Calamagrostis epigeios* L. Roth, *Chamerion angustifolium* (L.) Hill, проективное покрытие которых не изменилось после низовых пожаров.

По запасам фитомассы живого напочвенного покрова можно судить о ходе сукцессии на гарях. Фитомасса в ходе послепожар-

Т а б л и ц а 3

Дисперсионный анализ влияния интенсивности пожара и длительности послепожарного периода (лет) на изменение проективного покрытия основных жизненных форм

Биоморфа	Интенсивность пожара, кВт/м			Продолжительность п/п периода, лет		
	MS	F	p	MS	F	p
Кустарнички	942,99	11,05	0,001	382,20	4,48	0,003
Травы	0,42	0,80	0,503	32,94	62,95	<0,001
Мхи	2471,68	14,33	<0,001	353,01	2,05	0,083
Лишайники	5492,55	106,99	<0,001	105,49	2,05	0,082

П р и м е ч а н и е. MS – сумма квадратов, F – значение критерия Фишера, p – минимальная обеспеченность, удовлетворяющая критерию Фишера.

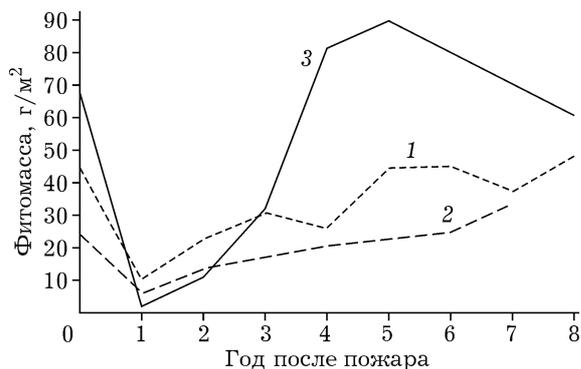


Рис. 2. Изменение фитомассы травяно-кустарничкового яруса в сосняках под воздействием пожаров разной интенсивности. Обозначения см. на рис. 1

ной сукцессии меняется и зависит от состава и структуры живого напочвенного покрова определенных стадий сукцессии. Наибольшая масса растений обычно наблюдается на ранней стадии сукцессии (1, 2 года) [30, 31]. Высокий запас объясняется крупными размерами побегов пирогенного инициального вида *Chamerion angustifolium* и широким распространением мха *Marchantia polymorpha* на влажных и богатых почвах при достаточной освещенности гари. На более поздней стадии происходит заселение гари злаками и разнотравьем, в связи с чем фитомасса снижается.

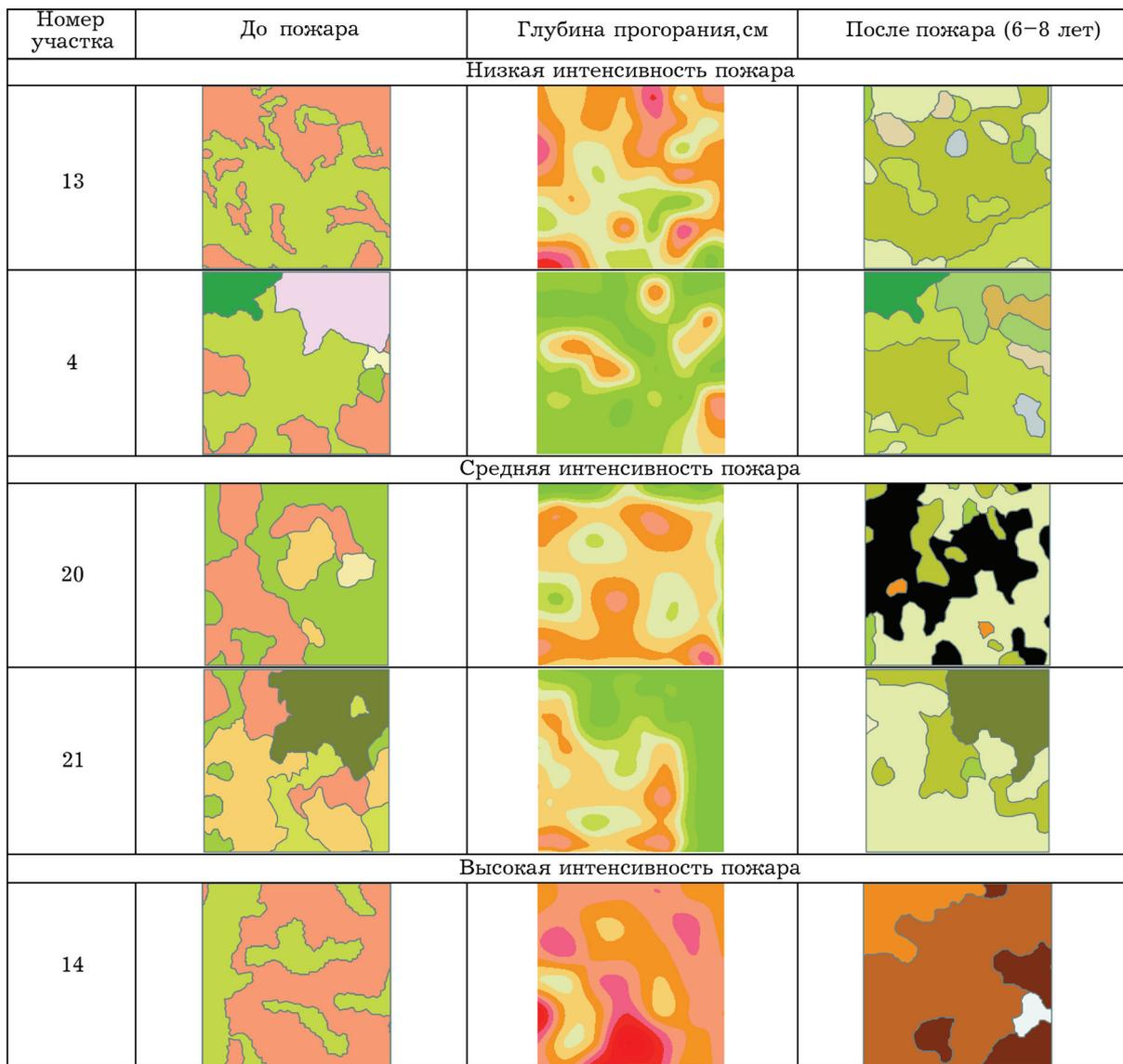
В среднетаежных сосняках фитомасса травяно-кустарничкового яруса в первый год после низовых пожаров резко уменьшилась (рис. 2). В последующие годы, независимо от интенсивности пожара, наблюдалась тенденция к ее увеличению. На участках 4, 20, 21 ее значения достигли своей допозарной величины к 6–8-му годам. На участке 14 после пожара высокой интенсивности на 5-й год отмечены максимальные значения фитомассы за счет интенсивного разрастания на участке кустов *Vaccinium vitis-idaea*. В последующие годы фитомасса травяно-кустарничкового яруса снизилась из-за угнетения и поражения побегов *Vaccinium vitis-idaea* грибковыми заболеваниями. Отмечено, что фитомасса травяно-кустарничкового яруса на участках складывается из сохранившихся видов, которые увеличивают свое обилие с течением времени после пожара. На долю доминантов напочвенного покрова (*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*) приходится около 93–

100 % от всей растительной массы травяно-кустарничкового яруса.

Допозарная фитомасса мохово-лишайникового покрова на участках составляла $(1020 \pm 47) \text{ г/м}^2$. Так как лишайники погибли полностью, после пожаров учитывалась только фитомасса мхов. Наименьшая фитомасса мхов обнаружена после пожаров средней интенсивности на участках 2 и 21 (2 и 1 г/м^2 соответственно). Наибольшая фитомасса мхов ($(320 \pm 74) \text{ г/м}^2$) отмечена после пожара низкой интенсивности на участке 19, который выгорел не полностью (53 %). После пожаров высокой интенсивности фитомасса состояла исключительно из политриховых мхов ($(42 \pm 20) \text{ г/м}^2$).

О характере и степени нарушения растительного покрова могут дать общее представление картосхемы границ растительных микрогруппировок (рис. 3). Наиболее высокая степень разнообразия растительных микрогруппировок отмечена после пожаров на начальной стадии послепожарной сукцессии, в меньшей степени – на более поздних стадиях. В травяном покрове ведущим фактором формирования элементов мозаики является неоднородность глубины прогорания. Исследования показали, что изменения в структуре растительных микрогруппировок после низовых пожаров в сосновых насаждениях связаны с глубиной прогорания подстилки, а также с исходным типом леса.

При пожарах низкой интенсивности в сосновых сообществах повреждается от 60 до 100 % живого напочвенного покрова (в зависимости от преобладающих микрогруппировок). В сосняке бруснично-лишайниковом (участок 13) при низовом пожаре низкой интенсивности живой напочвенный покров погиб полностью. Максимальная глубина прогорания (6,5 см) отмечена в местах допозарной бруснично-лишайниковой микрогруппировки, минимальная (1,2 см) – на месте чернично-бруснично-зеленомошной. На восьмой год после пожара в напочвенном покрове доминировала микрогруппировка из *Vaccinium vitis-idaea*. Идет восстановление чернично-бруснично-зеленомошной допозарной микрогруппировки. На участках, прогоревших до минерального горизонта, поселяются политриховые мхи (см. рис. 3).



Микрогруппировки

- | | |
|-------------------------------------|---|
| брусничная | зеленомошно-лишайниковая |
| бруснично-багульниковая | лишайниковая |
| бруснично-багульниково-зеленомошная | пирогенно-минерализованный участок |
| бруснично-багульниково-лишайниковая | черничная |
| бруснично-вейниковая | чернично-багульниково-зеленомошная |
| бруснично-вейниково-зеленомошная | чернично-брусничная |
| бруснично-вейниково-политриховая | чернично-бруснично-вейниковая |
| бруснично-зеленомошная | чернично-бруснично-вейниково-зеленомошная |
| бруснично-кипрейная | чернично-бруснично-вейниково-политриховая |
| бруснично-лишайниковая | чернично-бруснично-зеленомошная |
| бруснично-лишайниково-зеленомошная | чернично-бруснично-политриховая |
| зеленомошная | чернично-кассандрово-сфагновая |

Глубина прогорания, см

- | | | | | | |
|-----|-----|-----|-----|------|-------|
| 0 | 0–1 | 1–2 | 2–3 | 3–4 | 4–5 |
| 5–6 | 6–7 | 7–8 | 8–9 | 9–10 | 10–11 |

Рис. 3. Картограммы живого напочвенного покрова в среднетаежных сосняках и глубины прогорания до и после пожаров разной интенсивности

В сосняке кустарничково-зеленомошном (участок 4) при пожаре низкой интенсивности напочвенный покров сгорел не полностью (60 %). Пониженная заболоченная часть участка не повреждена огнем. Без изменений осталась чернично-касандрово-сфагновая микрогруппировка, частично сгорела чернично-бруснично-зеленомошная. По сравнению с сосняком бруснично-лишайниковым (участок 13) интенсивность пожара и средняя глубина прогорания здесь были ниже (2,3 и 3,9 см соответственно) (см. рис. 3). На 6-й год на пройденной пожаром части участка доминировала кустарничковая микрогруппировка, состоящая из *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. В местах с наибольшей глубиной прогорания (5,2–7 см) в допожарных микрогруппировках имеет место редкий покров из *Calamagrostis epigeios*.

В сосняке бруснично-лишайниковом (участок 20) после низового пожара средней интенсивности наблюдается полная гибель живого напочвенного покрова. Огонь распространился по всему участку и полностью уничтожил живой напочвенный покров. На 7-й год сукцессии на участке сохраняются большие площади, прогоревшие до минерального горизонта. Кустарничковый ярус очень редкий, на участке доминирует монодоминантная микрогруппировка, состоящая из *Vaccinium vitis-idaea* (см. рис. 3). Допожарные микрогруппировки с участием зеленых мхов и лишайников на участке не обнаружены.

В сосняке кустарничково-лишайниково-зеленомошном (участок 21) пожар средней интенсивности привел к частичному повреждению (84 %) живого напочвенного покрова. Не затронутой огнем осталась пониженная часть участка с доминированием чернично-багульниково-зеленомошной микрогруппировки. Напочвенный покров пострадал в меньшей степени, чем на участке 20. На месте допожарных микрогруппировок с участием лишайников сформировались чернично-брусничная и брусничная (см. рис. 3).

После пожара высокой интенсивности в сосняке бруснично-лишайниково-зеленомошном (участок 14) наблюдалось 100 % прогорание напочвенного покрова. Здесь же отмечена наибольшая глубина прогорания (11,1 см) среди всех участков (см. рис. 3). После

пожара структура напочвенного покрова полностью изменилась. Границы допожарных микрогруппировок (чернично-бруснично-зеленомошной и бруснично-лишайниковой) полностью исчезли. На восьмой год сукцессии на участке доминируют микрогруппировки с участием политриховых мхов – бруснично-вейниково-политриховая, чернично-бруснично-вейниково-политриховая и чернично-бруснично-политриховая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Степень трансформации живого напочвенного покрова под действием пирогенного фактора определяется как допожарным типом леса, так и силой пирогенного воздействия. В первые годы после пожаров, независимо от интенсивности, наблюдается снижение проективного покрытия и фитомассы живого напочвенного покрова. После низовых пожаров низкой и средней интенсивности в среднетаежных сосняках происходит снижение видового разнообразия мохово-лишайникового покрова, при высокой интенсивности – полная гибель. Доминантные кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*) восстанавливают свое проективное покрытие к 6–8-му годам после низовых пожаров. Изменения в структуре растительных микрогруппировок после пожаров в сосновых насаждениях зависят от глубины прогорания подстилки и допожарного типа леса. Наибольшие изменения происходят после высокоинтенсивных пожаров, которые приводят к коренным перестройкам в структуре живого напочвенного покрова, где доминирующие позиции занимают микрогруппировки с участием политриховых мхов. Пожары низкой и средней интенсивности приводят к значительным изменениям структуры живого напочвенного покрова в сосняках лишайникового типа, где на месте допожарных микрогруппировок (бруснично-лишайниковой и лишайниковой) образуются большие площади пирогенно-минерализованного горизонта. В меньшей степени после низко- и среднеинтенсивных пожаров повреждается напочвенный покров в сосняках мохового типа, где происходит частичное выгорание растительности, а затем постепенное восстанов-

ление допожарных микроассоциаций с участием зеленых мхов.

Работа выполнена при финансовой поддержке МНТЦ (№ 3695) и гранта Лаврентьевского конкурса (№ 6.20).

ЛИТЕРАТУРА

1. Quinn R. D. Mammalian herbivory and resilience in Mediterranean climate ecosystems / Eds B. Dell, A. J. M. Hopkins B. B., Lamont // *Resilience in Mediterranean-Type Ecosystems*. 1986. P. 113–128.
2. Pausas G. J., Vallejo V. R. The role of fire in European Mediterranean Ecosystems // *Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin*. 1999. P. 3–16.
3. De Luis M., Baeza M. J., Raventos J., Gonzales-Hidalgo J. C. Fuel characteristics and fire behavior in mature Mediterranean gorse shrub land // *International J. of Wildland Fire*. 2004. Vol. 13. P. 79–87.
4. De Luis M., Garc'ia-Cano M. F., Cortina J., Ravent'os J., Gonzalez-Hidalgo J. C., S'anchez J. R. Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamics in a Mediterranean shrubland // *Forest Ecology and Management*. 2001. Vol. 147. P. 25–37.
5. Lloret F., Vil'a M. Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. P. 387–398.
6. Foster D. R. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce) – *Pleurozium* forest of South-Eastern Labrador Canada // *J. of Ecology*. 1985. Vol. 73. P. 517–534.
7. Turner M. G., Romme W. H., Gardner R. H., Hargrove W. W. Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park // *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 67. P. 411–433.
8. Перевозникова В. Д., Иванова Г. А., Иванов В. А., Ковалева Н. М., Коначард С. Г. Видовой состав и структура живого напочвенного покрова в сосняках после контролируемых выжиганий // *Сиб. экол. журн.* 2005. № 1. С. 135–141.
9. Heinselman M. L. Fire and succession in the conifer forest of northern North America / Ed. D. C. West, H. H. Shugart, D. B. Botkin // *Forest Succession: Concepts and Application*. New York, USA. 1981. P. 374–405.
10. Hobbs R. J., Gimingham C. H. Studies on fire in Scottish heathland communities. II Postfire vegetation development // *J. of Ecology*. 1984. Vol. 72. P. 585–610.
11. Moreno J. M., Oechel W. C. Fire intensity effects on germination of shrubs and herbs in Southern California Chaparral // *Ibid.* 1991. Vol. 72. P. 1993–2004.
12. Payette S. Fire as a controlling process in the North American boreal forest // *A systems analysis of the global boreal forest* / Eds H. H. Shugart, R. Leemans, G. B. Bonan. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1992. P. 144–69.
13. Schimmel J., Granström A. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // *J. of Ecology*. 1996. Vol. 77. P. 1436–1450.
14. DeBano L. F., Rice R. M., Conrad C. E. Soil heating in chaparral fires: effects on soil properties, plant nutrients, erosion and runoff. Res. Paper PSW-145. Pacific Southwest Forest and Range Exp. Stn., Forest Serv., U.S. Dep. Agric., Berkeley, Calif., 1979. 21 p.
15. Malanson G. P., Trabaud L. Vigor of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. // *J. of Ecology*. 1988. Vol. 76. P. 351–365.
16. Средняя Сибирь / под ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1964. 480 с.
17. Безкорвайная И. Н., Иванова Г. А., Тарасов П. А., Сорокин Н. Д., Богородская А. В., Иванов В. А., Коначард С. Г., Макарае Д. Дж. Пирогенная трансформация почв сосняков средней тайги Красноярского края // *Сиб. экол. журн.* 2005. № 1. С. 143–152.
18. Иванова Г. А., Перевозникова В. Д. Послепожарное формирование живого напочвенного покрова в сосняках Среднего Приангарья // *Там же*. 1996. № 1. С. 109–116.
19. McRae D., Conard S., Ivanova G., Sukhinin A., Baker S., Samsonov Y., Blake T., Ivanov V., Ivanov A., Churkina T., Hao W., Koutzenogij K., Kovaleva N. Variability of Fire Behavior, Fire Effects, and Emissions in Scotch Pine Forests of Central Siberia // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. 2006. Vol. 11. P. 45–74.
20. Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 143 с.
21. Корчагин А. А. Видовой (флористический) состав сообществ и методы его изучения // *Полевая геоботаника*. М.: Наука, 1964. Т. 3. С. 39–62.
22. Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // *Там же*. С. 269–299.
23. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
24. Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. № 1. С. 1–87.
25. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
26. McRae D. J., Alexander M. E., Stocks B. J. Measurement of fuels and fire behavior on prescribed burns. A Handbook. Can. For. Serv., Great Lakes For. Res. Cent., Sault Ste. Marie, ON, Inf. Rep. O-X-287. 1979. 44 p.
27. Wang G. G., Kendal K. J. Effects of fire severity on early development of understory vegetation // *Canadian J. of Forest Research*. 2005. Vol. 35. P. 254–262.
28. Halpern C. B. Early successional pathways and resistance and resilience of forest communities // *J. of Ecology*. 1988. Vol. 69. P. 1703–1715.
29. Halpern C. B. Early succession patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance // *Ibid.* 1989. Vol. 70. P. 704–720.

30. Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1991. 35 с.
31. Комарова Т. А. Динамика продуктивности травянистых растений в ходе послепожарных сукцессий в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Ботан. журн. 1996. № 6. С. 50–62.

Recovery of Living Ground Vegetation at the Initial Stage of Pyrogenic Succession

N. M. KOVALEVA, G. A. IVANOVA

*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: nk-75@mail.ru*

The impact of ground fire with different degree of intensity on the living ground vegetation in middle-taiga pine forests of Central Siberia was considered. It was revealed that fire events, independently of their intensity, cause a decrease in the percent cover and the biomass of living ground vegetation, and also have a destroying effect on the moss and lichen cover. Post-fire recovery of the living ground vegetation at the initial stage of post-fire succession is determined by the initial forest type, fire intensity, and the depth of cover burn.

Key words: fire intensity, living ground vegetation, succession, floristic diversity, phytomass, microstand.