

## Послепожарное восстановление широколиственного леса в Предгорном Дагестане

З. М. АСАДУЛАЕВ, П. К. ОМАРОВА

ФГБУН Горный ботанический сад ДФИЦ РАН  
367000, Махачкала, ул. Магомед-Гаджиева, 45  
E-mail: parizat.omarova.87@mail.ru

Статья поступила 22.04.2022

После доработки 10.06.2022

Принята к печати 16.06.2022

### АННОТАЦИЯ

В работе представлены результаты анализа особенностей восстановления древесной растительности после верхового пожара, возникшего в 2010 г. в буково-тисовом лесу на участке “Терменлик” (965 м над уровнем моря) Предгорного Дагестана. Исследования проведены в 2011, 2013, 2018 и 2019 гг. по общепринятой методике [Методы., 2002]. Ранее такие исследования в Дагестане не проводились. Показаны последовательность и масштабы изменения видового состава, биоморфологических особенностей древесных растений и результаты их конкурентных взаимодействий. В первый год после пожара (2011 г.) обнаружены сеянцы, корневые отпрыски и поросль девяти древесных видов, за последующие два года численность пионерных видов возросла до 23. При этом значения индекса видового богатства оставались очень низкими. По результатам учета в 2019 г. большая часть видов, произрастающих в окрестности (одни раньше, другие позже), проникла на послепожарную территорию. При этом показатель видовой плотности составил 0,75 на площадке с семью видами при численности 86 особей и 1,16 на площадке, где число видов десять, а особей 74. Из общего числа видов (39), произрастающих в несгоревшей части леса, на послепожарном участке отсутствуют 16 видов. В последующие годы при сохранении видового обилия на прежнем уровне (около 800 особей на 800 м<sup>2</sup>) и увеличении числа видов индекс Манхеника примет значение, равное 1,3. По высоте кроны выделено всего десять групп от 0,5 до 9 м. Группы с размерами особей 4–5 м и выше включают два вида – *Populus tremula* L. и *Salix caprea* L., на деревья с размерами до 4 м и ниже приходится по пять видов – *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Carpinus caucasica* Grossh., *Fagus orientalis* Lipsky, *Acer platanoides* L. Особое место здесь занимает вид *Acer platanoides* L., у которого доля растений с низким ростом наибольшая (293 особей) ( $P_j$  0,369), 95 % особей высотой менее 0,5 м. Благодаря появлению в составе древостоя новых видов семенного происхождения с ускоренным ростом – *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Acer campestre* L., *Fraxinus excelsior* L., выдвинуто предположение об изменении сукцессионного тренда и о формировании нового преобразованного промежуточного сообщества без участия основных доминантов коренного леса – *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasica* Grossh., *Taxus baccata* L., *Acer platanoides* L.

**Ключевые слова.** Предгорный Дагестан, широколиственный лес, верховой пожар, пионерные виды, видовое богатство и обилие, конкурентные преимущества, механическое удаление доминанта.

**ВЕДЕНИЕ** тивным фактором разрушения устоявшихся

В Дагестане из-за относительной сухости климата пожары являются серьезным нега-

древесных насаждений. Возникают пожары в основном в предгорных лесах в летний пе-

риод при длительной засухе, а во внутреннегорных и высокогорных лесах – в зимний и ранневесенний периоды.

В целом леса занимают в Дагестане сравнительно незначительную территорию – 10,6 % (561,8 тыс. га). По составу доминирующих видов они представлены низменными и горными пойменными тополиными и ивовыми, предгорными дубовыми и буково-грабовыми, внутреннегорными сосновыми, высокогорными сосново-березовыми и буковыми лесами.

Указанные выше насаждения отличаются разной подверженностью и устойчивостью к пожарам и имеют разный демутационный потенциал. При этом общепризнано, что наиболее часто пожарам подвержены хвойные леса, чем широколиственные [Proenca, 2010]. В то же время в зависимости от экологических условий произрастания, условий возникновения, интенсивности распространения, повторяемости и продолжительности межпожарных интервалов новые сообщества и их морфологическая структура имеют некоторые общие закономерности. Так, из травянистых растений наиболее распространенными пионерными послепожарными видами являются *Chamaenerion angustifolium* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Urtica dioica* L., *Calamagrostis langsdorffii* L. [Краснощеков и др., 2010; Сабиров, Сабирова, 2011, 2017; Сабиров, 2019]. Из древесных видов на месте сгоревших хвойных лесов, благодаря своим биологическим и экологическим особенностям, появляется сосна, а возможности ее закрепления на гари увеличиваются при относительной бедности условий почвенного питания. Из послепожарных пионерных древесных видов наиболее часто упоминают виды *Populus*, *Salix*, *Quercus*, *Acer* [Комаров, 1986, 1992; Комарова и др., 2007] и особенно виды осины [Кулешова и др., 1996; Кау, 1997; Терёшкин, Терёшкина, 2006; Комарова и др., 2007; Калинин, 2008; Иванова, Голубцова, 2010; Хапугин и др., 2013; Krasnow, Stephens, 2015].

Изучение закономерностей послепожарного восстановления лесов в Дагестане ранее не проводилось. Такое исследование начато нами в 2011–2013 гг. на участке буково-тисового леса, сгоревшего в верховом пожаре в местности “Терменлик” Предгорного Дагестана [Асадулаев, Омарова, 2016]. Через шесть лет (в 2019 г.) исследование указанной

выше местности нами продолжено. При этом поставлены задачи по выявлению последовательности проникновения и распространения древесных видов на участке, их видового богатства и обилия, динамики развития надземной части и оценке результатов их взаимодействия и конкурентных преимуществ. Одновременно реализован план по изменению траектории послепожарного восстановления методом механического удаления доминантов [Krasnow, Stephens, 2015]. Обсуждению роли разных древесных видов в послепожарном восстановлении широколиственного леса в Предгорном Дагестане и посвящена проведенная нами работа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный нами послепожарный лесной массив в местности “Терменлик” Предгорного Дагестана (рис. 1), согласно классификации И. С. Мелехова [1981], оценен нами как массив с уничтоженным древостоем после верхового пожара (год пожара 2010).

Для описания дальнейших сукцессионных изменений, произошедших здесь с 2011 г., в 2019 г. нами заложено восемь пробных площадей (ПП) по 100 м<sup>2</sup> (10 × 10 м). Геоботаническое описание ПП проведено по общепринятой методике [Методы..., 2002] и включало определение микрорельефа, выявление видового состава деревьев, их распределения по ярусам и биометрических параметров каждой породы. Для каждого вида определяли проективное покрытие в процентах и число особей. Развитие древесных растений определяли по высоте и диаметру кроны.

Оценка восстановления древесной растительности после верхового пожара проведена в 2019 г. с применением показателей видового богатства (альфа-разнообразия) и обилия. Первый показатель определен как число видов на единицу площади, второй считается более содержательным и означает число особей, приходящееся на каждый вид (его функциональный вес) [Гасанов, 2006]. Для оценки видового богатства рассчитан индекс Менхиника ( $D_{Mn} = S/\sqrt{N}$ ) [Гасанов, 2008]. В основе последнего показателя лежат различные сочетания между числом выявленных видов ( $S$ ) и общим числом особей всех видов. Большая величина индекса по расчетам соответствует

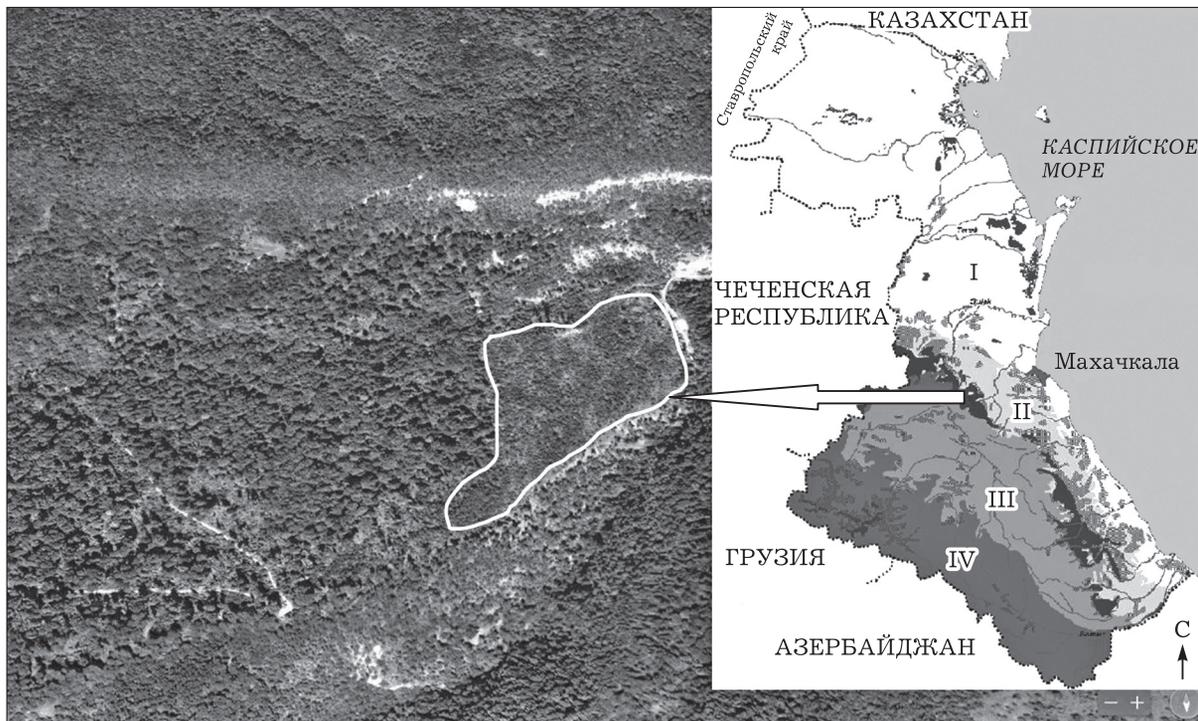


Рис. 1. Площадь сгоревшего леса в местности “Терменлик” Предгорного Дагестана

и большему разнообразию и связана, прежде всего, с мерой достижения сообществом экологического равновесия с условиями среды.

Математическая обработка осуществлялась методами, принятыми в биологии с привлечением программы Statistica for Windows 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Оценка послепожарного восстановления древесной растительности

На послепожарном участке через год после пожара (в 2011 г.) нами обнаружены семена, корневые отпрыски и поросль девяти древесных видов (*Acer platanoides* L., *Populus tremula* L., *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasica* Grossh., *Rubus caucasica* Focke, *Euonymus europaeus* L., *Euonymus latifolius* (L.) Mill., *Euonymus verrucosus* Scop., *Sambucus nigra* L.) из 39 древесных видов, произрастающих на несгоревших массивах в окрестности: *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* L., *Rubus caucasica* Focke., *Quercus petraea* L. ex Liebl., *Ligustrum vulgare* L., *Mespilus germanica* L., *Rhamnus cathartica* L., *Ulmus glabra* Huds., *Acer campestre* L., *Cerasus avium* (L.) Moench.,

*Grataegus monogina* Jacq., *Grataegus* sp., *Pirus caucasica* Fed., *Prunus divaricata* Ehrh., *Quercus macranthera* Fisch. & C. A. Mey. ex Hohen., *Rosa* sp., *Rosa canina* L., *Rubus idaeus* L., *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L., *Sambucus nigra* L., *Swida australis* Pojark., *Betula litvinowii* Doluch., *Cornus mas* L., *Lonicera caprifolium* L., *Malus orientalis* Uglitzk., *Tilia cordata* Mill., *R. caucasicus*, *T. baccata*, *Ulmus minor* Mill., *Viburnum lantana* L., *Pinus kochiana* Koch, *Robinia pseudoacacia* L.

Численность пионерных видов (из-за обилия ресурсов почвенного питания, отсутствия конкурентов) в последующие два года возросла до 23 (табл. 1). При этом значения индекса видового богатства оставались очень низкими. В последующие годы (в нашем случае с 2013 по 2019 г.) большая часть произрастающих в окрестности видов (одни раньше, другие позже) проникли на послепожарную территорию: *Acer platanoides* L., *Carpinus caucasica* Grossh., *Euonymus europaeus* L., *Euonymus latifolius* (L.) Mill., *Euonymus verrucosus* Scop., *Fagus orientalis* Lipsky.

При этом показатель числителя увеличился относительно быстро (в 2011 г. – 9, а 2019 г. – 23 древесных вида), показатель

**Встречаемость, плотность особей и некоторые индексные характеристики древесных видов на послепожарном участке широколиственного леса в Предгорном Дагестане (год пожара – 2010, год учета – 2019)**

Вид	Число особей на площадках (по 100 м <sup>2</sup> )								Видовое обилие	Плотность особей видов на 100 м <sup>2</sup>	Встречаемость, %
	1	2	3	4	5	6	7	8			
<i>Acer platanoides</i>	46	45	35	27	28	34	44	34	293	36,6	100
<i>Populus tremula</i>	9	51	12	7	26	40	22	6	173	22,6	100
<i>Carpinus caucasica</i>	22	0	36	52	2	2	18	22	154	19,3	87,5
<i>Fagus orientalis.</i>	4	0	24	28	1	2	3	2	64	8,0	87,5
<i>Salix caprea</i>	8	7	4	0	7	6	18	5	55	6,9	87,5
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	0	1	4	0	0	4	0	9	1,1	37,5
<i>Tilia cordata</i>	0	2	0	2	2	0	0	0	6	0,8	37,5
<i>Betula litvinowii</i>	0	0	0	0	4	1	1	0	6	0,8	37,5
<i>Quercus iberica</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0,3	25,0
<i>Ulmus glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0,1	12,5
<i>Malus orientalis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,1	12,5
<i>Grataegus monogina</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0,1	12,5
<i>Rubus caucasica</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	5	0,6	62,5
<i>Euonymus europaeus</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	5	0,6	62,5
<i>Euonymus verrucosus</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	4	0,5	50,0
<i>Sambucus nigra</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	3	0,4	37,5
<i>Rosa canina</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	3	0,4	37,5
<i>Euonymus latifolius</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0,3	25,0
<i>Rhamnus cathartica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0,1	12,5
<i>Cornus mas</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0,1	12,5
<i>Ligustrum vulgare</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0,1	12,5
<i>Mespilus germanica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,1	12,5
<i>Lonicera caprifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0,1	12,5
Плотность особей	94	111	117	124	71	86	115	74	792	<b>99</b>	
Видовая плотность	10	10	11	10	8	7	12	10	9,8		
Индекс Менхиника $S/\sqrt{N}$	1,03	0,95	1,01	0,90	0,95	0,75	1,12	1,16	0,82		
Индекс Шеннона $H_s (P_1, \dots, P_s) = -\sum P_j \ln P_j$									1,757		
Индекс выравненности $E = H_s/\ln S$									0,845		

знаменателя (общее число особей всех видов) изменился незначительно, или даже снизился из-за увеличения размеров особей; соответственно увеличился и индекс видового богатства. По результатам учета в 2019 г. на восьми площадках показатель видовой плотности колебался от 0,75 на площадке с семью видами при численности 86 особей до 1,16 на площадке, где число видов десять (максимальное 12), а особей 74 (максимальное 124).

Из общего числа видов (39), произрастающих в несгоревшей части леса, на послепожарном участке еще не встречаются 16 видов. Отсутствующие виды – это обычные для нижних ярусов широколиственных лесов Предгорного Дагестана *Cerasus avium* L., *Grataegus* sp., *Pirus caucasica* Fed., *Prunus divaricata* Ledeb., *Quercus macranthera* Fisch. & C. A. Mey. ex Hohen., *Rosa* sp., *Rubus idaeus*

L., *Sorbus aucuparia* L., *Taxus baccata* L., *Ulmus minor* Mill., *Viburnum lantana* L., кроме *Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch и *Robinia pseudoacacia* L., не характерных для таких лесов Дагестана. Последний вид – инвазивный, и встречается на осветленных участках вдоль дорог, а сосна здесь единична и отмечена на галечниковых обнажениях вдоль речного вреза.

В последующие годы при сохранении видового обилия на прежнем уровне (около 800 особей на 800 м<sup>2</sup>) и увеличении числа видов до 37 (без двух последних видов) индекс Менхиника примет значение, равное 1,3. Такое увеличение, на наш взгляд, следует ожидать в ближайшие несколько лет. При увеличении размеров деревьев представленных видов будет происходить значительный выпад особей за счет конкуренции (при сохранении общего

числа видов численность каждого вида может снизиться в несколько раз). Показатели индекса соответственно увеличатся. В целом по индексам Манхеника не на всех ПП достигнуты оптимальные для данной территории показатели видового богатства, и процесс этот будет интенсивно нарастать.

О ситуации с древесной растительностью на послепожарном участке дополнительную информацию дает показатель видовой плотности, который представляет собой число видов, приходящихся на единицу пробной площади. Этот показатель на ПП колеблется в пределах от 7 до 12 видов на 100 м<sup>2</sup>.

На всех площадках без исключения (встречаемость) в первый и последующие годы обнаружены два вида – *Acer platanoides* L. и *Populus tremula* L. Различия между ними заключаются в том, что первый вид абсолютно преобладает как по численности, так и по приросту биомассы (высота и диаметр кроны), что не может не определять конкурентные его преимущества. Несколько ниже (87,5) встречаемость *Salix caprea* L., *Fagus orientalis* Lipsky., *Carpinus caucasica* Grossh., биоморфологические параметры которых также значительно ниже таковых *Populus tremula* L.

Видовое обилие и плотность особей в экологических исследованиях применяют для оценки массовости вида, его функционального веса в сообществе. Производным от видового обилия является понятие доминирования. В нашем случае наиболее высокие показатели отмечены у видов *Acer platanoides* L. (293), *Populus tremula* L. (173), *Carpinus caucasica* Grossh. (154), *Fagus orientalis* Lipsky (64), *Salix caprea* L. (55). Функциональный вес доминирующих видов составляет 93,3 %. На долю только клена остролистного приходится около 40 %. При сравнении числовых показателей обилия видов возникает вопрос об основном доминантном виде и сукцессионном тренде развития послепожарного широколиственного леса в Предгорном Дагестане. На наш взгляд, ответ на этот вопрос можно получить при сопоставлении двух показателей – численное превосходство вида на первоначальном этапе и темпы роста (биометрические показатели) деревьев.

Первый показатель основан на относительном обилии вида и может быть вычислен через индекс разнообразия Шеннона ( $P_j$ ) – от-

ношение числа особей данного вида к общему их числу в выборке, т. е.  $n/N$ . Как показывает опыт, величина разнообразия Шеннона укладывается в интервал от 1,5 до 3,5 и редко превышает 4,5. А в нашем случае  $\ln P_j$  равен 1,757. По мере роста числа видов в сообществе значения индекса увеличиваются. Поэтому для получения не зависящих от числа видов в выборке характеристик прибегают к вычислению индекса выравненности (отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному). Показатель выравненности достаточно высокий и составил 0,845. Так как этот показатель принимает значения от 0 до 1, то можно считать, что в анализируемую выборку попало большинство видов изучаемого древесного сообщества, и высокое значение выравненности соответствует ситуации равномерного обилия всех видов. Темпы развития видов и биоморфологические характеристики молодых деревьев при зарастании послепожарного участка приведены ниже.

#### Некоторые биометрические показатели развития древесных видов

Между показателями высоты и диаметра крон деревьев, выросших на участке после пожара, выявлена высокая корреляционная зависимость ( $N = 754$ ,  $r = 0,899^*$ ), что дает нам основание для интерпретации и сопоставления полученных по разным видам данных использовать данные, полученные только по одному из названных признаков.

Кроме того, различия между площадками по биоморфологическим показателям деревьев по итогам двухфакторного дисперсионного анализа не доказаны (табл. 2). Это указывает на репрезентативность данных по ПП, т. е. размер площадок по 100 м<sup>2</sup> полностью отражает общее морфологическое разнообразие присутствующих здесь древесных видов. В то же время различия по высоте и диаметру между видами достоверны; влияние видовых различий ( $h^2$ , %) по высоте достигает 57,2 %, что несколько выше, чем по диаметру кроны – 49,3 %. На основе полученных данных представленный ниже сравнительный анализ ростовых показателей древесных видов проведен по высоте их крон.

Соотношение групп деревьев по высоте независимо от принадлежности к кому-либо

## Двухфакторный дисперсионный анализ по показателям кроны у учетных видов по восьми ПП

Фактор	Статистический показатель						
	Df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p	h <sup>2</sup> , %
Высота кроны							
ПП	7	22,04	13,7	13,20	1,66	0,19	3,4
Виды	12	68,56	746	1,07	63,84	0,0000	57,2
Диаметр кроны							
ПП	7	11,22	14,6	12,98	0,86	0,55	0
Виды	12	65,33	746	1,51	43,09	0,0000	49,3

П р и м е ч а н и е. F – критерий Фишера; уровень достоверности: \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ;  $h^2$  – сила влияния фактора.

виду представлено на рис. 2. По высоте кроны выделено всего десять групп от 0,5 до 9 м. Доля “высоких” деревьев, отнесенных к четырем группам (от 5 до 9 м), на всех площадках незначительная и занимает максимум 5 %, кроме ПП № 6, где деревья этой группы составляют около 26 %. Наличие на последней ПП более крупных деревьев, возможно, связано с условиями среды, так как для этого участка характерен более пологий микрорельеф, что может привести к несколько большему накоплению влаги и элементов минерального питания. На растения с размерами до 1 и 2 м приходится наибольшая доля от общего числа деревьев. В этих группах растения *Populus tremula* L. и *Salix caprea* L. практически не представлены.

Достаточно представительна (в некоторых ПП до 20 %) группа самых маленьких растений высотой до 0,5 м.

Значительное число растений последней группы на ПП связано с двумя факто-

рами. Во-первых, это указывает на наличие видов, растения которых в молодом возрасте растут очень медленно. Например, деревья клена в возрасте 5–6 лет имеют высоту всего 0,5 м, что свидетельствует о незначительных годовых приростах. Во-вторых, высокая доля на ПП растений высотой до 0,5 м указывает на непрерывное вселение семенных растений видов, которое происходит на протяжении вот уже десяти лет (с 2011 г.).

Более информативной является картина распределения по размерным группам особей разных видов (рис. 3). Как видно из рис. 2 вся левая часть (группы с размерами особей 4–5 м и выше) занимают два вида – *Populus tremula* L. и *Salix caprea* L., правая часть (деревья с размерами до 4 м и ниже) приходится на остальные пять видов – *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Carpinus caucasicus* Grossh., *Fagus orientalis* Lipsky, *Acer platanoides* L. Особое место здесь занимает вид *Acer platanoides* L., у которого доля растений

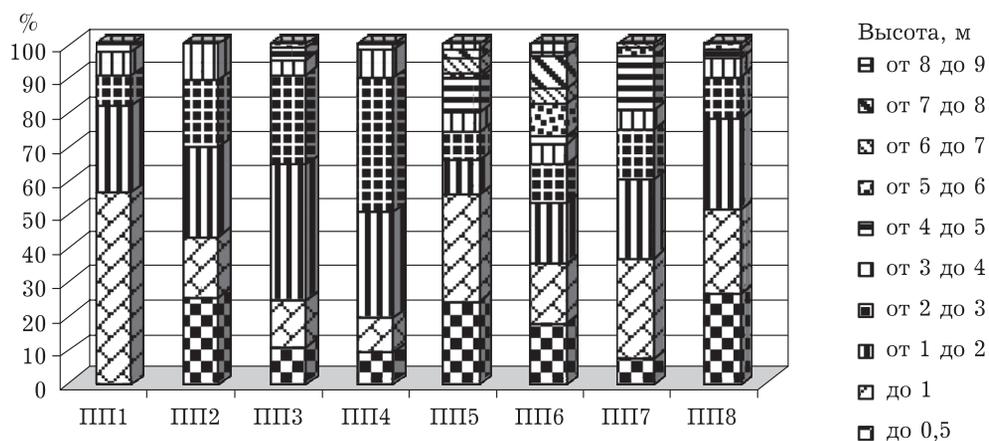


Рис. 2. Количественное соотношение деревьев по высоте на ПП независимо от принадлежности к видам

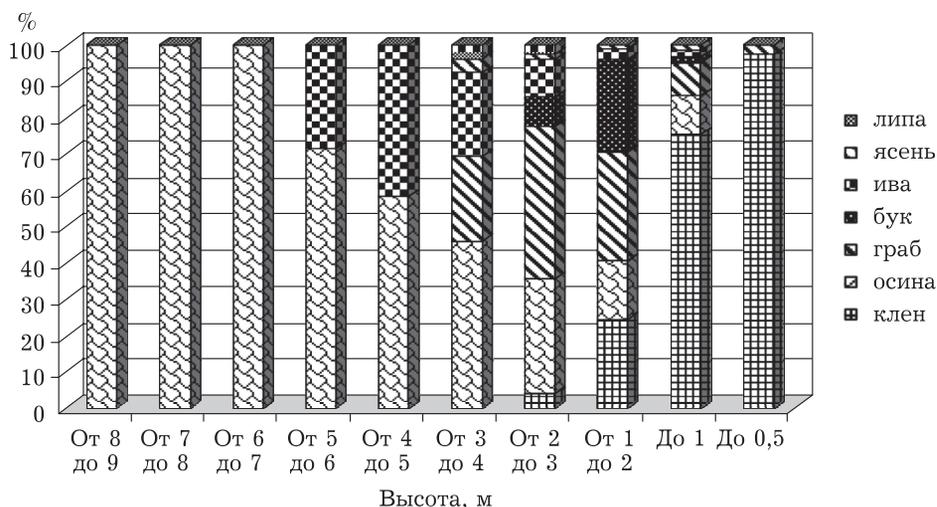


Рис. 3. Доля размерных групп семи основных древесных видов на послепожарном лесном участке

с низким ростом наибольшая (293 особи) ( $P_j - 0,369$ ), 95 % особей высотой менее 0,5 м.

Разброс показателя высоты кроны CV (%) на ПП у видов значительный и наименьший у липы (5,6–31,7), что косвенно свидетельствует об одинаковом темпе роста особей этого вида (табл. 3). Наибольший разброс у растений осины (24,0–74,0). На всех ПП преобладают растения средних размеров – до 3 м (мода – 2,9), в то же время некоторые особи достигают значительных максимальных размеров. Например, размеры деревьев осины колеблются от 8,5 м до небольших растений с приростом менее 0,5 м. Граб, ясень и липа имеют примерно одинаковые максимальные размеры деревьев; доля их высоты от общей высоты всех деревьев ( $M_i, \%$ ) примерно одинаковая – 10–11 %. Максимальная доля от общей высоты всех деревьев приходится на деревья осины, что обеспечивает этому виду абсолютное конкурентное преимущество.

При этом у растений осины наблюдаются и большие перепады прироста по годам; в 2014 г. он снизился по сравнению с 2013 г. в два с лишним раза (до 50 см), оставаясь примерно на этом же уровне еще четыре года (рис. 4). Динамика прироста двух других доминантов (по численности) второго яруса (клена и бука) однотипна и стабильна по годам и не отражает зависимость от внешних условий.

Колебание годичных приростов показывает, что осина более чувствительна к условиям влагообеспеченности почвы и, видимо, отражает перепады количества атмосферных осадков за этот же период (табл. 4). По данным ближайшей Буйнакской метеостанции в 2014 г. количество атмосферных осадков с апреля по июль снизилось на 136,7 мм (с 391 до 254,3 мм).

Особенно засушливым выдался август – всего 7,8 мм. Резкие колебания длины прироста у осины можно объяснить большей

Т а б л и ц а 3  
Некоторые статистические характеристики по высоте кроны основных древесных видов на послепожарном лесном участке

Показатель	Вид							
	Осина	Ива	Граб	Ясень	Липа	Бук	Клен	Береза
CV, %	24,0–74,0	13,6–60,9	15,7–53,1	22,9–50,3	5,6–31,7	6,7–52,1	42,1–79,3	21,0
Мода, м	2,9	3,0	1,3	0,4	1,0	0,9	0,3	0,2
Максимальная высота, м	8,5	5,5	3,5	3,5	3,3	2,5	2,5	2,0
$M_i, \%$	27	18	11	11	10	8	8	6

П р и м е ч а н и е.  $M_i, \%$  – доля показателя максимальной высоты каждого вида в суммарном показателе высоты деревьев всех видов.

зависимостью растений этого вида от климатических условий местности, особенно от влажности почвы. И в последующие годы количество осадков также было невысоким.

У двух других видов линии, отражающие годовую динамику, показывают постепенное увеличение прироста. Считается, что кривая роста (особенно в начале онтогенеза) видоспецифична и меньше зависит от условий среды, чем в последующие годы. У клена и бука в первые восемь лет после пожара годовые приросты незначительные, а с 2019 г. рост побегов усилился на 22 и 24 см соответственно. Такая картина динамики роста свидетельствует о более выраженном (при относительной устойчивости условий среды) внутренним генетическим контролем прироста у этих видов, чем влиянием атмосферных осадков.

Более сильный ежегодный рост побегов, естественно, обеспечивает и большую общую высоту, и диаметр кроны у деревьев. Средняя высота деревьев осины на ПП составила 6,8 м, у клена – около 2,0 м, у бука – 1,5 м, что обеспечивает первому виду значительные конкурентные преимущества.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Современные представления о роли пожаров в формировании лесов обобщены во многих работах [Мелехов, 1981; Санников, 1981; Комарова, 1986; Фуряев, 1988, 1996; Сабаяева, 2005; и др.]. В них рассмотрены условия их возникновения, интенсивность и особенности распространения, повторяемость в связи с экологическим режимом природных комплексов, морфологическая структура и характер послепожарных сообществ, продолжительность межпожарных интервалов.

Общепризнано, что пожары оказывают сильнейшее воздействие на состояние лесных насаждений и являются одним из основных факторов их ослабления или гибели. На устойчивость лесов к пожарам влияют многие фак-

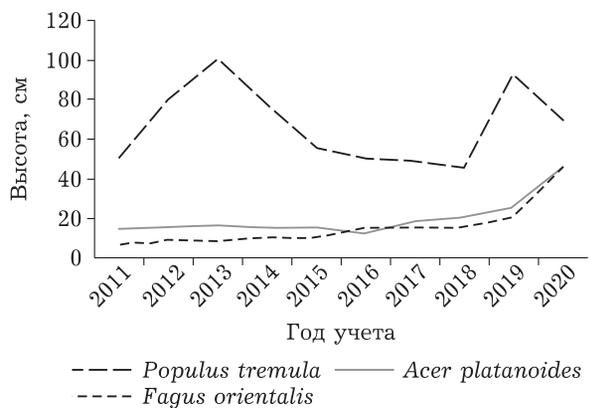


Рис. 4. Динамика роста доминирующих по численности видов на ПП после пожара в местности “Терменлик”

торы: топография, климат, структура сообществ, размеры деревьев [Тага, 2017]. При сопоставимых климатических и типологических условиях для объяснения закономерностей восстановления лесов после пожаров оказался важным даже учет местного разнообразия геологических пород [Torres, 2016].

Между тем многими исследователями пожар признан также важным фактором, стимулирующим лесообразование в природе. Возникающая в результате этого смена пород и последующие послепожарные сукцессии считаются наиболее распространенной формой динамики лесов на территории Западной Сибири [Розанов, 1999], на юге Сибири [Буряк и др., 2007], в бассейне р. Амур [Соколова, 2019], в Центральной Якутии [Уткин, 1965; Лыткина, Протопопова, 2006; Николаев, 2010], в Крыму [Кобечинская и др., 2010]. При этом после пожара лес формируется в зависимости от его периодичности, условий экотопа, интенсивности горения, обеспечивая “пирозэкологические” условия [Дружинин, Шитова, 2013].

Особое значение при оценке восстановления растительности на лесных гарях придается первоначальной численности вновь вселяемых видов, от которых зависит скорость и направ-

Т а б л и ц а 4

Некоторые климатические данные с апреля по июль по годам для местности “Терменлик”

Показатель	Год										
	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	
Средняя температура воздуха	18,4	20,8	18,9	19,9	19,0	19,7	18,8	19,8	20,0	19,4	
Сумма осадков	382	265	391	254	222	248	299	277	171	208	

ленность сукцессионного процесса [Сабаева и др., 2004; Сабаева, 2005, 2006; Калинин и др., 2006]. В первые же годы численность видов может достигнуть 17–30 тыс. экз./га или даже 235 тыс. экз./га с резким убыванием их численности через несколько лет до 3 тыс. экз./га [Данчева и др., 2015]. В последующем нарастание численности у каждого вида может идти неодинаково в зависимости от их биологических особенностей, влагообеспеченности территории и мезорельефа. Общепризнанным при этом является мнение о том, что первоначально после пожара отсутствие конкуренции приводит к разрастанию видов эксплерентов, в основном анемохоров, налет семян которых возможен за десятки километров. В некоторых случаях гари покрываются травянистой растительностью из глубоководных корневых и корневищных видов [Асадулаев, Омарова, 2016], у которых сохраняются ростовые почки в почве.

В условиях с достаточным увлажнением грунта из древесных видов после пожаров наиболее часто массово разрастаются виды осины и ивы, которые могут привести к изменению развития древостоя в сторону увеличения своей роли [Кулешова и др., 1996; Терешкин, Терешкина, 2006; Калинин, 2008; Хапугин и др., 2013]. Роль видов осины как пионеров послепожарного восстановления лесов, вносящие существенный вклад в биологическое разнообразие лесных ландшафтов, указывается для многих регионов Голарктики [Кау, 1997; Комарова и др., 2007; Иванова, Голубцова, 2010; Krasnow, Stephens, 2015]. К примеру, в западной части США осина, обладая широкой экологической амплитудой, растет в полынных степях, субальпийских лесах, иногда доходит до верхней границы леса [Mitton, Grant, 1996]. Указывается, что по сравнению с хвойными лесами осиновые насаждения обеспечивают повышенный приток воды и устойчивость экосистем к пожарам [Shepperd et al., 2006]. По этим и другим причинам многие исследователи считают осинники наиболее важным типом послепожарных лиственных лесов [Long, Mock, 2012]. Осина имеет широкое распространение не только после пожаров, но и на территориях, заброшенных после добычи полезных ископаемых, оползней, лесозаготовок и других нарушений лесных систем [Shepperd et al., 2006].

В литературе одновременно обсуждается вопрос и о долговечности существующих и вновь возникших на гаях осинников. Большинство специалистов склоняются к мнению о том, что долговечность существующих массивов осины обеспечивается за счет клонального воспроизводства, а захват новых нарушенных территорий происходит за счет многочисленных семян [Einspahr, Winton, 1976; Turner et al., 2003; Landhauser et al., 2010; Krasnow et al., 2012; Fairweather et al., 2014; Krasnow, Stephens, 2015]. Последнее мнение о распространении осины на гаях в результате заноса семян с окрестностей подтверждено и на изученном нами послепожарном участке в местности “Терменлик” Предгорного Дагестана [Асадулаев, Омарова, 2016], так как крупных массивов этого вида здесь нет, есть лишь единичные экземпляры среди массивов бука и граба. В некоторых работах для сохранения долговечности осинников рекомендуется проводить омоложение существующих насаждений, удаление хвойных деревьев, управляемое поджигание и защиту от травоядных животных [Shepperd et al., 2001; Jones et al., 2005].

Из других послепожарных пионерных древесных видов в наиболее теплых местообитаниях с периодически сухими и небогатыми почвами приводятся *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Acer mono* Maxim. ex Rupr., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. (Южный Сихотэ-Алинь) [Комарова, 1986, 1992; Комарова и др., 2007].

Из травянистых растений наиболее распространенными пионерными послепожарными видами называют *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop (в рододендрово-брусничных сосняках) [Краснощеков и др., 2010], виды *Corydalis* (в псевдотаежных лиственничниках Центрального Хангая) [Доржсурэн, Краснощеков, 2007], *Impatiens noli-tangere* L. – на участках с большей влажностью почвы, *Urtica dioica* L. и – на богатых и влажных почвах в дубовых лесах Мордовского государственного природного заповедника.

На первых стадиях послепожарного восстановления в ходе пирогенной сукцессии количество видов травянистых растений первоначально увеличивается, на поздних стадиях – снижается. Только к четвертому году многолетние растения постепенно вытесняют однолетние рудеральные виды [Са-

бирова, Сабирова, 2011, 2017; Сабиров, 2019]. На участках с низкой интенсивностью пожара богатство однолетних травянистых растений выше, в то время как на участке с высокой интенсивностью обнаружена противоположная картина. Число видов-индикаторов с увеличением интенсивности пожара снижается. Более высокий уровень углерода, микробной биомассы и азота обнаружен на участках без пожара по сравнению с послепожарными участками [Heydari et al., 2016]. Считается, что травяной покров быстрее, чем деревья, закрепляет поверхность, защищая ее от эрозии, что особенно важно в горных условиях.

Большинство исследователей отмечают, что в первые годы после низовых пожаров формируются близкие к оптимальным условия для появления, выживания и роста всходов деревьев благодаря устранению конкуренции со стороны травянисто-кустарникового яруса, улучшению водно-физических особенностей почв и усилению биологического круговорота веществ [Санников, 1981; Маслаков, 1984; Дылис, 1985; Евдокименко, 2008]. В других случаях значительное влияние на восстановление лесной растительности после пожара оказывают так называемые растения-нянки. То есть вторичная сукцессия может быть запущена в состоянии пионерного сообщества путем увеличения частоты появления семян высоких кустарников, вечнозеленых и лиственных деревьев под мелкими кустарниками [Siles et al., 2008].

Наиболее обширная информация в литературе в отношении послепожарных сукцессионных процессов, последовательных этапов смены доминантов представлена по хвойным лесам России. Отмечается, что их восстановление в разных регионах различно и зависит от конкретных физико-географических и геолого-геоморфологических условий. Первое на что обращают внимание, это то, как резкое изменение светового режима после пожаров приводит к исчезновению из сообществ большинства типично лесных тенелюбивых видов. Вновь созданные экологические ниши немедленно заселяются светолюбивыми растениями, среди которых из травянистых видов наиболее распространен *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.

При сгорании хвойных лесов благодаря биологическим и экологическим особенностям

из древесных видов первой на гари появляется сосна. Но возможности закрепления этой породы на долгий срок ограничены, за исключением “экстремальных” ландшафтов. Под пологом сосны, а также сопутствующей ей березы начинает подрастать ель, которая постепенно занимает второй ярус древостоя, а затем проникает и в верхний ярус. Подросту сосны как светолюбивому растению здесь уже не вырасти, пока не пройдет очередной пожар. Такой режим существования сосняков называют пирогенной стабильностью. В большинстве случаев коренные хвойные леса после пожаров сменяются производными, вторичными мелколиственными (березовыми и осиновыми) или светлохвойными лесами [Санников, Санникова, 1985].

Кроме того, по отношению к сосне обоснована гипотеза “импульсной пирогенной индукции” ее возобновления. Выдвинута идея о пожаре как “информационной матрице”, обеспечивающей преемственность горизонтальной структуры фитоценозов. Современные представления о многообразной роли циклически повторяющихся пожаров в трансформации основных компонентов биогеоценозов в лесах светлохвойной формации таежной зоны Северного полушария считаются вполне доказанными [Санников, 1981; Санников, Санникова, 1985]. Причем в сосновых и еловых лесах (например, на территории Кольского полуострова), находящихся на разных стадиях послепожарных сукцессий, показаны сходные общие закономерности формирования возрастной, размерной и виталитетной структуры ценопопуляций. Такие данные свидетельствуют о наличии единых механизмов, в основе которых лежат законы “внутрипопуляционного конкурентного взаимодействия особей и эколого-ценотической регуляции возобновительных процессов” [Ставрова и др., 2016].

Наиболее детально состав, структура, формирование и развитие лесных экосистем после пожаров изучены Р. Н. Сабировым [Сабиров, Сабирова, 2011, 2017; Сабиров, 2019] на Сахалине – в светлохвойных лесах, сформированных из *Larix cajanderi* Mayr, темнохвойных лесах из *Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere и *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast., а также в темнохвойных лесах с примесью широколиственных пород *Phellodendron*

*sachalinense* (F. Schmidt) Sarg., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., *Acer mayrii* Schwer.

Ими показано, что единичные растения инициальных видов появляются на второй год после пожара. К трем годам активно заселяются *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Vaccinium vitis-idaea* L. К пяти годам успешно начинают вселяться *Carex vanheurckii* Müll. Arg., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., а также *Artemisia arctica* Less., *Tilingia ajanensis* Regel & Tiling. На десятый год после пожара встречаемость *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. существенно снижается, а встречаемость *Carex vanheurckii* Müll. Arg. достигает 95–97 %. В это же время появляются лиственница, ель, осина, кедровый стланик, береза Миддендорфа, ольховник Максимовича, таволга березолистная. На месте выгоревших лиственничников иногда интенсивно развиваются пионерные виды мхов, лишайников и курильский бамбук (*Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino & Shibata), полностью покрывая поверхность почвы, что представляет серьезное препятствие успешному расселению и произрастанию коренных лесных сообществ.

В целом длительность восстановления елового леса в южной тайге оценивается в 120–150 лет, если же рассматривать в качестве финальной фазы сукцессии разновозрастный ельник, то для его формирования требуется еще 150 лет.

По оценке послепожарных сукцессий в широколиственных лесах информации в литературе меньше. В качестве примера приведем последовательность восстановления таких лесов на востоке США и юго-востоке Канады [Krasnow et al., 2012; Krasnow, Stephens, 2015]. Здесь доминантами пионерных сообществ приводятся в первый год – росичка (*Digitaria*), во второй – щавель (*Rumex*). После второго года появляются многолетние травы, среди которых вначале преобладает золотая розга (*Solidago*). К 15–20 годам доминирует бородач (*Andropogon*) и другие злаки. К 30–35 годам за луговой стадией может следовать стадия кустарников, где доминируют низкие (*Viccinium*, *Gaylussacia*), а затем высокие (*Quercus ilicifolia* Wangenh.) кустарники. К 50 годам древостой

полностью восстанавливается. Первым доминантом становится сосна жесткая (*Pinus rigida* Mill.), далее появляется дуб шарлаховый и белый (*Quercus coccinea* Munchh., *Q. alba* L.). Эти виды формируют молодые сосново-дубовые леса с хорошо развитым покровом из кустарников. И только к 200-м годам, если не будет повторных пожаров и других нарушений, формируется дубовый лес с незначительным участием (или полным отсутствием) сосны и кустарников.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами многолетние данные имеют значение как для объяснения естественных процессов восстановления широколиственных лесов в Предгорном Дагестане после пожаров, так и для планирования мероприятий по искусственному их восстановлению.

На десятый год после пожара внедрение на участок основных древесных видов из окрестностей практически завершается (показатель выравненности 0,845). Из 39 потенциальных видов, произрастающих в буково-тисовом лесу в местности “Терменлик”, на послепожарном участке обнаружено 23 вида. Отсутствуют виды, обычные для нижних ярусов широколиственных лесов Предгорного Дагестана (*Cerasus avium* (L.) Moench, *Grataegus* sp., *Pirus caucasica* Fed., *Prunus divaricata* Ledeb, *Quercus macranthera* Fisch. & C. A. Mey. ex Hohen., *Rosa* sp., *Rubus idaeus* L., *Sorbus aucuparia* L., *Taxus bacca* L., *Ulmus minor* Mill., *Viburnum lantana* L., *Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch и *Robinia pseudoacacia* L.), которые здесь не являются доминантами и не могут определять траекторию развития деградационного леса.

На всех площадках без исключения в первый и последующие годы доминируют два вида – *Acer platanoides* L. (293 особи на 800 м<sup>2</sup>) и *Populus tremula* L. (173). Высокие показатели обилия отмечены и у видов *Carpinus caucasica* Grossh. (154), *Fagus orientalis* Lipsky (64), *Salix caprea* L. (55). Различия между указанными видами заключаются в том, что растения *Populus tremula* L. представлены не только большим количеством, но и превосходят остальные виды по высоте и диаметру кроны (средняя высота деревьев осины 6,8 м, клена – 2,0 м, бука – 1,5 м).

На всех площадках без исключения в первый и последующие годы встречаются виды *Populus tremula* L. и *Acer platanoides* L. Первый вид абсолютно преобладает как по численности, так и по приросту биомассы (высота и диаметр кроны), что не может не определять конкурентные его преимущества. Несколько ниже (87,5 %) встречаемость *Salix caprea* L., *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasica* Grossh., биоморфологические параметры которых также значительно ниже таковых *Populus tremula* L.

Численное превосходство и высокие темпы роста (биометрические показатели) деревьев на первоначальном этапе обеспечивают абсолютные конкурентные преимущества растениям *Populus tremula* L., определяя траекторию развития демулационного послепожарного леса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Асадулаев З. М., Омарова П. К. Постпирогенная динамика растительности буково-тисового леса Предгорного Дагестана // Лесоведение. 2016. № 3. С. 209–215.
- Буряк Л. В., Каленская О. П., Понамарев Е. И., Сушинин А. И. Пожары и их последствия в ленточных борах Юга Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV, № 4-5. С. 398–404.
- Гасанов Ш. Ш. Структурная экология. Методология и методы. Махачкала: ИД “Наука плюс”, 2006. 200 с.
- Гасанов Ш. Ш. Экологическая: учеб. пособие для студентов вузов. Махачкала: ДГУ, 2008. 260 с.
- Данчева А. В., Залесов С. В., Портянко А. В. Оценка успешности послепожарного лесовосстановления сосняков Северного Казахстана / КазНИИЛХА, г. Щучинск, Казахстан; УГЛТУ, Екатеринбург. 2015. Вып. 43. С. 77–79
- Доржсурэн Ч., Краснощекоев Ю. Н. Послепожарные сукцессии в псевдотаежных лиственных лесах центрального Хангая в Монголии // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV, № 4-5. С. 391–397.
- Дружинин Ф. Н., Шитова К. А. Лесоводственная оценка возобновления сосны на горях Бабаевского района Вологодской области // Молочнохозяйственный вестник. 2013. № 4 (12). С. 13–19.
- Дылис Н. В. Лесная подстилка в биогеоценологическом освещении // Лесоводство. 1985. № 5. С. 3–8.
- Евдокименко М. Д. Пирогенные трансформации основных лесов в Забайкалье // Лесоведение. 2008. № 4. С. 20–27.
- Иванова Н. А., Голубцова О. С. Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: теория, методы, практика // Докл. IV Междунар. науч.-практ. конф. Нижневартовск, 2010. С. 131–134.
- Калинин К. К. Закономерности естественного лесовозобновления в сосновых насаждениях на крупных горях среднего Заволжья // Вестн. МарГТУ. 2008. № 3. С. 29–42.
- Кобечинская В. Г., Свольнский А. Д., Свольнский М. Д., Капитонов В. В. Ведущие антропогенные факторы, нарушающие стабильность экосистем Ялтинского горно-лесного природного заповедника // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 2. С. 58–74.
- Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих горях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 222 с.
- Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 223 с.
- Комарова Т. А., Сибирица Л. А., Яковлева А. Н. Формирование и развитие послепожарных древостоев в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Лесоведение. 2007. № 2. С. 12–21.
- Краснощекоев Ю. Н., Евдокименко М. Д., Чередникова Ю. С., Болонина М. В. Послепожарное функционирование лесных экосистем в Восточном Прибайкалье // Сиб. экол. журн. 2010. Т. 17, № 2. С. 221–230.
- Кулешова Л. В., Кротков В. Н., Потапова Н. А., Евстигнеев О. И., Козленко А. Б., Русанова О. М. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 3–15.
- Лыткина Л. П., Протопопова В. В. Лесные пожары как экологический фактор формирования лесов Центральной Якутии // Наука и образование. 2006. № 2. С. 50–56.
- Маслаков Е. Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 168 с.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 150 с.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Николаев А. Н. Дендрохронологические исследования послепожарной реакции древесных пород в Центральной Якутии // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12, № 1 (3). С. 888–891.
- Розанов С. И. Показатели разнообразия в оценке сукцессионного состояния экосистем // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119, № 4. С. 404–410.
- Сабаева Н. И. Низовые пожары как фактор естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: материалы Междунар. науч. шк.-конф. студентов и молодых ученых. Абакан, 2005. Т. 2. С. 144–146.
- Сабаева Н. И. К вопросу изучения влияния низовых пожаров на процессы естественного возобновления сосны // Сб. науч. тр. аспирантов, соискателей и молодых ученых. Тара, 2006. С. 65–68.
- Сабаева Н. И., Никитина Н. Н. К вопросу изучения экологической роли растительных выделений в фитоненнозах в условиях лесостепи // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: материалы Междунар. науч. шк. Абакан, 2004. Т. 2. С. 40–41.
- Сабиров Р. Н. Некоторые аспекты послепожарного восстановления лиственных лесов на Северном Сахалине // Интенсификация использования и воспроизводства лесов Сибири и Дальнего Востока: материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию

- образования Дальневост. науч.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва. Хабаровск, 2019. С. 160–164.
- Сабиров Р. Н., Сабирова Н. Д. Многолетняя динамика лесных пожаров на Сахалине // Геодинамические процессы и природные катастрофы в Дальневосточном регионе. Южно-Сахалинск: ИМГиГ ДВО РАН, 2011. С. 179–180.
- Сабиров Р. Н., Сабирова Н. Д. Особенности послепожарного восстановления бореальных лесов Сахалина // Бореальные леса: состояние динамики, экосистемные услуги: тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, 2017 г. Петрозаводск, 2017. С. 253–255.
- Сабиров Р. Н., Мелкий В. А., Верхотуров А. А. Оценка нарушений лесного покрова Северного Сахалина пожарами с использованием аэрокосмических методов // Аэрокосмические и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии: докл. VII Всерос. КНФ. М.: ЦЭПЛ РАН, 2019. С. 92–94.
- Санников С. Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогенезов // Экология. 1981. № 6. С. 23–33.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны обыкновенной под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.
- Соколова Г. В., Верхотуров А. Л. Динамика изменчивости хвойных лесов в условиях Дальневосточного климата, пожаров и рубок // Интенсификация использования и воспроизводства лесов Сибири и Дальнего Востока: материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию образования Дальневост. науч.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва. Хабаровск, 2019. С. 170–174.
- Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2016. № 3. С. 10–28.
- Терёшкин И. С., Терёшкина Л. В. Растительность Мордовского заповедника. Последовательные ряды сукцессий // Тр. Мордовского заповедника. 2006. Вып. 7. С. 186–287.
- Уткин А. И. Леса Центральной Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1965. 206 с.
- Фуряев В. В. Анализ последствий лесных пожаров для оценки лесообразовательного процесса // Лесоведение. 1988. № 1. С. 59–66.
- Фуряев В. В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. 253 с.
- Хапугин А. А., Варгот Е. В., Шугаев Н. И. Послепожарные смены растительности в широколиственных лесах на примере дубравы в Мордовском государственном природном заповеднике им. П. Г. Смиловича // Актуальные проблемы охраны окружающей среды и рационального природопользования. 2013. С. 122–124
- Einspahr D. W., Winton L. L. Genetics of quaking aspen // Research Paper USDA Forest Service. Washington, 1976. 25 p.
- Fairweather M. L., Rokala E. A., Mock K. E. Aspen seedling establishment and growth after wildfire in central Arizona: an instructive case history // Forest Sci. 2014. Vol. 60 (4). P. 703–712.
- Heydari Mehdi, Marzban Faramarzi, David Pothier. Post-fire recovery of herbaceous species composition and diversity, and soil quality indicators one year after wildfire in a semi-arid oak woodland // Ecol. Engineering. 2016. Vol. 94. P. 688–697. <https://doi.org/10.1016/j.ecoeng.2016.05.032>
- Jones B. E., Rickman T. H., Vazquez A., Sado Y., Tate K. W. Removal of encroaching conifers to regenerate degraded aspen stands in the Sierra Nevada // Restorat. Ecol. 2005. Vol. 13. P. 373–379.
- Kay C. E. Is Aspen doomed // J. Forestry. 1997. Vol. 95. P. 4–11.
- Krasnow K. D., Stephens S. L. Evolving paradigms of aspen ecology and management: impacts of stand condition and fire severity on vegetation dynamics // Ecosphere. 2015. Vol. 6 (1). P. 1–16. <http://dx.doi.org/10.1890/es14-00354.1>
- Krasnow K. D., Halford A. S., Stephens S. L. Aspen restoration in the eastern Sierra Nevada: effectiveness of prescribed fire and conifer removal // Fire Ecology. 2012. Vol. 8 (3). P. 104–118.
- Landhausser S. M., Deshaies D., Lieffers V. J. Disturbance facilitates rapid range expansion of aspen into higher elevations of the Rocky Mountains under a warming climate // J. Biogeogr. 2010. Vol. 37. P. 68–76
- Long J. N., Mock K. Changing perspectives on regeneration ecology and genetic diversity in western quaking aspen: implications for silviculture // Can. J. Forest Res. 2012. Vol. 42 (12). P. 2011–2021.
- Mitton J. B., Grant M. C. Genetic variation and the natural history of quaking aspen // BioScience. 1996. Vol. 46 (1). P. 25–31.
- Proenca Vania, Henrique M. Pereira, Luis Vicente. Resistance to wildfire and early regeneration in natural broadleaved forest and pine plantation // Acta Oecologica. 2010. Vol. 36, I. 6. P. 626–633. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.09.008>
- Shepperd W. D., Bartos D. L., Mata S. A. Above- and below-ground effects of aspen clonal regeneration and succession to conifers // Can. J. Forest Res. 2001. Vol. 31. P. 739–745.
- Shepperd W. D., Rogers P., Burton D., Bartos D. L. Ecology, biodiversity, management, and restoration of aspen in the Sierra Nevada. General Technical Report RMRS-GTR-178 // USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station Fort Collins. Colorado, USA. 2006.
- Siles G., Rey P. J., Alcantara J. M., Ramirez J. M. Assessing the long-term contribution of nurse plants to restoration of Mediterranean forests through Markovian models // J. Appl. Ecol. 2008. Vol. 45. P. 1790–1798
- Tara L. Keyser, Virginia L. McDaniel, Robert N. Klein, Dan G. Drees, Jesse A. Burton, Melissa M. Forder. Short-term stem mortality of 10 deciduous broadleaved species following prescribed burning in upland forests of the Southern US // Inter. J. Wildland Fire. 2017. Vol. 27 (1). P. 42–51. <https://doi.org/10.1071/WF17058>
- Turner M. G., Romme W. H., Reed R. A., Tuskan G. A. Post-fire aspen seedling recruitment across the Yellowstone (USA) landscape // Landscape Ecol. 2003. Vol. 18. P. 127–140.

# Post-fire renewal of the broad-leaved forest in the Foothill Dagestan

Z. M. ASADULAEV, P. K. OMAROVA

*Federal State-Funded Institution of Science the Mountain Botanical Garden of the Dagestan  
Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences  
367000, Makhachkala, Magomed-Gadzhiev str., 45  
E-mail: parizat.omarova.87@mail.ru*

The article presents the results of the analysis of the peculiarities of renewal of woody vegetation after a crown fire which broke out in 2010 in the beech-yew forest in the Termenlik district (965 m a. s. l.) on the south-eastern slope of Gimrinskiy Khrebet in the Foothill Dagestan (East Caucasus). For the description of the changes which occurred on the post-fire spot in 2019 there have been arranged eight sample areas (SA) 100 square metres each (10 × 10 m). A geobotanical description of the sample area has been conducted according to the generally accepted method which included the definition of the microrelief, the species composition (species richness) of the trees, their distribution in the layers and biometric parameters. For each treespecies there has been revealed a projective cover in percentage as well as the abundance, the sequence of penetration and distribution, the dynamics of the development of the above-ground part and there have been evaluated the results of their competitive interaction. Owing to the appearance of new species of seed origin with accelerated growth in the composition of the forest stand, such as *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Acer campestre* L., *Fraxinus excelsior* L., a suggestion has been made about the change of the succession trend and the formation of a new reformed cenosis without participation of the basic dominant species of the primary forest, namely *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasica* L., *Taxus baccata* L., *Acer platanoides* L. There has been offered a method of mechanical removal of the dominant species *P. tremula* leading to the enhancement of the competitive advantages of the pioneer species characteristic of this locality. It is believed that such a method will lead to an increase in the competitive advantages of other species with a predictable consequence. Thus, in the studied community of the burned area, vegetation development will change towards the initial beech-yew forest for this area, and not a community dominated by aspen.

**Key words:** broad-leaved forest, competitive advantages, crown fire, Foothill Dagestan, species richness, pioneer species, competition, dominance.