

**ИЗМЕНЕНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА
ДРЕНИРОВАННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА
С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ ПОЖАРА В ПЕРИОД с 1991 по 2006 г.**

В.В. Горшков^{*}, И.Ю. Баккал^{}**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

^{*}vvgor@skylink.spb.ru, ^{**}Ira@IB6521.spb.edu

Развитый мохово-лишайниковый ярус – характерный компонент бореальных лесных сообществ, древесный ярус которых в климаксовом (ненарушенном, стационарном) состоянии сформирован различными видами хвойных. Мелкие (узкие и длинные) хвоинки даже при высокой сомкнутости древесного яруса (в отличие от листового опада мелколиственных и широколиственных видов деревьев и кустарников) не препятствуют росту основных климаксовых видов мхов *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и лишайников *C. Rangiferina*, *C. mitis* на промежуточных стадиях восстановления и *Cladina stellaris* на заключительной стадии сукцессии. Преобладание лишайников в мохово-лишайниковом ярусе характерно для большинства разреженных светлохвойных лесов из *Pinus sylvestris*, *P. banksiana*, *Larix sibirica* sl. на песчаных почвах. Это явление наблюдается также в очень разреженных сообществах (рединах с сомкнутостью древесного яруса 10–15%) с древесным ярусом из *Picea mariana*, *P. obovata*, *Pinus sibirica* на песчаных и супесчаных почвах (преимущественно на северном пределе распространения). В сообществах с сомкнутым древесным ярусом в темнохвойных лесах на супесях и суглинках в мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи.

Особую группу сообществ составляют леса с содоминированием мхов и лишайников в мохово-лишайниковом ярусе, представленные на Европейском Севере преимущественно сосновыми лесами. Во многих случаях такие сообщества формируются при восстановлении лесов после пожаров (Ипатов и др., 1991, 1995–1997). В этих сообществах при увеличении давности нарушения (по мере восстановления древесного яруса и сообщества в целом) регистрируется постепенное вытеснение лишайников из мохово-лишайникового яруса. Насколько устойчиво соотношение мхов и лишайников в лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых лесах до настоящего времени является дискуссионным вопросом.

Одним из основных свойств естественных (находящихся в ненарушенном – климаксовом – состоянии) сообществ является создание и поддержание собственной среды. Изучение процессов восстановительной динамики позволяет определить характер и скорость компенсации расти-

тельными сообществами изменений, вызванных действием нарушающего фактора. То есть дает возможность оценить основные фундаментальные параметры сообществ: время восстановления и значения различных характеристик на промежуточных стадиях и в стационарном состоянии.

Самым точным способом изучения динамических процессов являются прямые наблюдения за постоянными маркированными на местности объектами при строгой характеристике начальных условий и степени влияния человека на исследуемые объекты. Основным недостатком такого метода является ограниченная длительность прямых наблюдений, которая в большинстве случаев не превышает 20–50 лет и не позволяет судить о динамических процессах в целом. Процесс восстановления растительного покрова занимает продолжительное время, и весь он не может быть рассмотрен в течение человеческой жизни. Поэтому наряду с прямыми наблюдениями одним из методов исследования восстановительной динамики является построение пространственно-временных рядов (Варгас де Бедемар, 1846; Александрова, 1964), который заключается в подборе сходных по типу местообитания территорий с разной давностью нарушения. Однако данный метод также имеет ряд недостатков: 1) неопределенность понятия «сходный» может являться источником искажения при описании восстановительных процессов; 2) ошибки в датировании давности нарушения или отсутствие строгих датировок давности и степени последнего нарушения. Поэтому сочетание исследований, выполненных методом построения пространственно-временных рядов и методом прямых наблюдений, представленное в настоящем исследовании, позволяет взаимно компенсировать недостатки обоих методов.

Цель исследований – проанализировать 14-летнюю динамику напочвенного покрова сосновых лесов с разной интенсивностью и давностью последнего пожара.

Краткая физико-географическая характеристика района исследований

Исследования выполнены в центральной части Кольского полуострова в полосе северотаежных лесов.

В геоморфологическом отношении территория исследований, располагающаяся в центральной части полуострова, представляет собой чередование средневысотных и низких глыбовых гор и цокольных равнин древнего пенеппена с абсолютными высотами от 150 до 300 м.

Среднегодовая температура воздуха, по многолетним данным метеостанции г. Мончегорска, составляет -0.5°C (Научно-прикладной справочник..., 1988). Среднесуточная температура воздуха января – -13°C ; июля –

+14°C. Продолжительность безморозного периода составляет 104 дня. Заморозки возможны в течение практически всего вегетационного сезона. Продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 5°C – 80–100 суток. Вегетационный период длится 90–110 суток. Годовое количество осадков составляет 465–500 мм. Основная их часть приходится на теплый период (с апреля по октябрь) и составляет 339–350 мм. Испаряемость не превышает 200–250 мм, что примерно в 2 раза ниже среднегодовой суммы осадков (Научно-прикладной справочник..., 1988).

Наиболее характерными для Кольского полуострова являются почвы А1-Fe-гумусовой группы, включающей А1-Fe-гумусовые подзолистые и скрытоподзолистые почвы (Никонов, 1987).

Объекты и методы

Объектами исследования были равнинные сосновые леса на четвертичных песчаных, хорошо дренированных отложениях с давностью последнего пожара (на момент начала исследований 1991–1994 гг.) 5, 60, 90, 140 и 160 лет, расположенные в малонаселенных и относительно малонарушенных районах Кольского полуострова. Повторные исследования выполнены в 2005–2006 гг.

Изученные сообщества относятся к трем типам леса: 1) лишайниково-моху (доля лишайников в мохово-лишайниковом ярусе > 70%); 2) лишайниково-зеленомошному (доля лишайников 30–70%); 3) зеленомошному (доля лишайников < 30%).

Основные характеристики древесного, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов изученных лесных сообществ приведены в табл. 1–3.

Материал собран на серии постоянных пробных площадей размером 0,1–0,5 га. Постоянные (маркированные при помощи колов) площадки 1 м² (20–100 площадок на каждой пробной площади) располагались по одной или блоками по 4 в регулярном порядке вдоль параллельных профилей. На каждой площадке оценивались следующие параметры: 1) площадь проекций крон деревьев, 2) проективное покрытие и высота особой подроста; 3) виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Относительная сумма площадей сечений и сквозистость древесного яруса, а также толщина лесной подстилки и верхних горизонтов почв измерялись для каждого блока из 4 площадок.

Определение давности пожара проводилось на основе анализа спилов, ядер или диагональных сечений стволов живых деревьев, расположенных в радиусе 50–100 м от территории пробной площади, имеющих пожарные повреждения.

Таблица 1. Основные характеристики древесного яруса изученных лесных сообществ Кольского полуострова в начале исследований (1991–1994 гг.)

№ ПП	Давность пожара, лет	Полнота, м ³ га ⁻¹		Степень поврежд. дендр., %	Сквозн-стость ^[3]	Индекс ^[4]	Состав ^[5]	Вид	Возраст, лет	Выс., м	Диам., см	Плотн., ед.га ⁻¹
		жив.	сух.									
56	65	9.6	0.3	25	64.0	I	100P	P	115-335	18.0	35.0	72
						II	100P	P	55-63	8.0	8.5	440
67	94	13.9	0.4	0	63.5	I	100P	P	190-225	12.3	25.0	283
80	66	13.5	1.4	15	64.5	I	100P	P	240-330	15.4	28.0	195
						II	100P	P	55-63	7.5	11.7	88
82	66	13.6	0.4	70	54.5	I	100P	P	335	18.1	48.0	38
						II	98P2B	P	45-63	9.3	7.5	1021
85	5	0.4	0.8	95 ^[2]	89.5	I	100P	P	40-120	9.5	11.5	39
86	161/~50 ^[1]	0.8	<0.1	н.д.	н.д.	I	90P10B	P	40-120	9.5	11.5	н.д.
								B	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
87	163	10.0	0.4	0	н.д.	I	100P	P	250-290	13.2	23.0	240
63	94/~55 ^[1]	24.5	0.1	99	40.0	II	99P1S	P	51-83	8.4	6.9	6360
64	94	18.3	0.5	17	52.5	I	93P7S	P	200-224	16.9	28.0	229
								S	150-180	16.3	23.7	23
						II	23P7TS	P	45-60	6.0	5.3	324
								S	50-80	8.7	11.8	219
75	65	10.4	<0.1	95	57.5	II	77P23B	P	40-63	9.0	11.0	801
								B	45-64	7.1	7.6	501
76	140	16.1	1.5	98	55.0	II	100P	P	114-137	16.4	23.2	373

Примечания: ¹ – давность последнего пожара указана в числителе, в знаменателе приведена давность рубки; ² – оценка выполнена по соотношению суммы площадей сечений погибших деревьев и общей суммы площадей сечений; ³ – средняя сквозистость полога древесного яруса в области углов 37–143°; ⁴ – индекс компонента: I – деревья выросшие до последнего пожара; II – послепожарные особи, превышающие высоту 1,3 м; ⁵– P – сосна; S – ель; B – береза.

Таблица 2. Динамика напочвенного покрова (основные виды) в лишайниковых сосновых лесах Кольского полуострова с разной давностью пожара в период с 1991 по 2006 г.

	85		56		80		82		67		86		87	
	1992	2005	1991	2005	1992	2006	1992	2005	1991	2005	1994	2005	1994	2005
Год наблюдений	5	18	65	79	66	80	66	79	94	108	163	174	163	174
Давность пожара, лет														
Повреждение Дя пожаром, %	95		25		15		70		0		н.д.		0	
Кол-во площадок Гм ²	32		20		24		8		36		32		16	
Проектные покрытия, %														
Травяно-кустарн. ярус	8.1	13.2*	6.3	6.2	15.6	17.9	13.0	5.2*	25.1	21.0	5.7	8.9*	5.9	5.4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.5	3.2*	2.6	2.9	2.9	3.4	5.5	2.5	12.3	7.9*	0.5	0.9	4.3	4.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.2	0.2	0.0	0.0	1.6	3.7	0.1	0.3	3.7	4.7	0.0	0.1	0.0	0.1
<i>Empetrum nigrum</i>	0.0	0.9	0.2	1.2	0.5	1.8	5.1	1.4	5.6	5.0	0.8	1.0	0.0	0.1
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0.6	2.2	3.0	1.4	0.0	0.0	0.8	0.0	3.5	3.2	1.5	2.7	0.8	0.8
<i>Calluna vulgaris</i>	0.8	6.8***	0.4	0.1	10.5	9.0	0.9	0.9	0.0	0.0	2.8	3.8	0.9	0.3
Мохово-лишайн. ярус	20.5	70.6***	89.4	90.6	88.2	84.7	92.6	89.4	78.5	81.6	91.0	92.3	94.3	92.3
Доля лишайников	46.3	82.9***	99.1	99.4	99.2	98.0	96.8	99.8*	91.9	89.9	97.4	98.2	99.8	100
Лишайники, общее	8.2	57.8***	88.6	90.1	87.5	82.9	89.7	89.2	72.2	73.2	88.7	90.7	94.2	92.3
<i>Cladonia mitis</i>	0.0	2.7***	47.7	39.4	52.9	16.7***	50.2	33.9*	16.5	8.2***	1.8	0.9	1.5	1.6
<i>Cladonia rangiferina</i>	0.0	0.7*	20.7	33.4**	21.4	52.8***	14.0	32.9**	30.7	35.9	1.7	5.0	7.2	5.4
<i>Cladonia stellaris</i>	0.0	0.3**	6.2	11.9**	3.5	7.4**	5.6	8.7	18.2	25.9	81.4	82.4	84.0	84.6
<i>Cladonia uncialis</i>	0.0	1.0***	8.4	3.0***	7.7	4.4*	13.4	9.9	5.3	2.4***	0.3	0.1	0.8	0.6
<i>Cladonia deformis</i>	0.0	16.6***	0.3	0.1*	0.1	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0	1.2	0.6	0.1	0.0
<i>Cladonia gracilis</i>	0.0	0.3**	0.9	0.4	0.2	0.2	0.7	0.4	0.2	0.1	0.3	0.1	0.1	0.0
<i>Cladonia crispata</i>	0.0	11.5***	2.1	1.2	0.9	0.7	2.4	1.8	0.4	0.1	0.8	0.9	0.1	0.0
<i>Cladonia cornuta</i>	0.0	4.4***	0.8	0.3**	0.1	0.4	1.2	0.4*	0.1	0.1	0.7	0.4*	0.2	0.0
<i>Cladonia coccifera</i>	0.0	0.8***	0.2	0.0	0.1	0.0	0.8	0.1*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Cladonia macrophylla</i>	0.0	4.5***	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Trapezopsis granulosa</i>	0.6	10.1***	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0*	0.0	0.0	0.1	0.3	0.0	0.0
<i>Stereocaulon paschale</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.9*	0.8	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
Мохобразные, общее	12.3	12.8	0.8	0.5	0.7	1.8	2.9	0.1*	6.4	8.4	2.2	1.6	0.1	0.0
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	1.4	0.0	0.1	5.4	7.2	0.4	0.3	0.0	0.0
<i>Dicranum scoparium</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.3	0.5	0.1	0.0	0.1	0.0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	4.9	3.9	0.7	0.4	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	1.3	0.7	0.0	0.0
<i>Polytrichum piliferum</i>	3.3	6.6*	0.1	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0*	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Pohlia nutans</i>	4.1	1.0***	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.5	0.6	0.0	0.0

Примечание: Здесь и в таблице 3 звездочками помечены случаи, когда сравниваемые значения выборок при разной давности пожара различаются на уровнях значимости * - $\alpha = 0.05$, ** - $\alpha = 0.01$, *** - $\alpha = 0.001$.

Таблица 3. Динамика напочвенного покрова (основные виды) в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесах Кольского полуострова с разной давностью пожара в период с 1991 по 2006 г.

	75		64		63		76	
	1992	2005	1991	2005	1991	2005	1991	2005
Полевой номер пробной площади								
Год наблюдения	66	79	94	108	94	108	140	154
Давность пожара, лет	24	24	32	32	40	40	20	20
Кол-во площадок 1 м ²								
Повреждение ДЯ пожаром, %	95		17			99		98
Проект. покрытие, %								
Тр.-куст. ярус, общее	17.2	21.9	36.9	42.4	37.5	35.0	23.1	27.8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5.0	10.2**	6.0	6.5	6.2	4.6	3.5	5.7*
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.9	2.5	20.5	27.3	24.0	26.6	15.9	17.1
<i>Empetrum nigrum</i>	0.3	3.2**	7.0	6.6	6.0	3.0*	1.8	2.0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.0	0.0	0.3	0.2	0.9	0.4	0.1	0.0
<i>Calluna vulgaris</i>	10.3	4.9*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.8
<i>Avenella flexuosa</i>	0.3	0.3	0.8	0.2*	0.3	0.2	0.0	0.0
<i>Linaea borealis</i>	0.0	0.0	1.2	0.9	0.0	0.1	0.0	0.0
<i>Ledum palustre</i>	0.0	0.0	0.9	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0
Мох-лиш. ярус, общее	70.9	74.6	81.6	84.3	78.5	81.6	84.2	87.8
Доля лишайников	84.3	53.3***	17.9	14.1	26.9	5.7***	31.6	37.2
Лишайники, общее	59.8	39.1**	14.7	12.0	20.4	4.6***	27.0	33.5
<i>Cladonia mitis</i>	34.4	6.5***	1.3	1.5	1.8	0.4**	1.7	1.2
<i>Cladonia rangiferina</i>	11.7	24.9***	8.1	5.3	10.7	2.1***	9.6	13.6
<i>Cladonia stellaris</i>	2.2	3.4	3.0	3.7	5.0	2.0*	12.1	16.4
<i>Cladonia uncialis</i>	7.1	1.7***	0.3	0.1	2.6	0.1***	2.0	0.2
<i>Cladonia gracilis</i>	0.9	0.2**	0.4	0.8	0.1	0.0**	0.5	0.6
<i>Cladonia crispata</i>	0.8	0.3*	0.2	0.1	0.0	0.1	0.4	0.3
<i>Peltigera aphthosa</i>	0.1	0.0	1.2	0.3	0.0	0.0	0.2	0.1
<i>Peltigera canina</i>	0.1	0.4	0.1	0.0	0.0	0.0	0.6	0.5
<i>Stereocaulon paschale</i>	1.3	1.2	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0
Мохобразные, общее	11.0	35.5***	66.9	72.2	58.1	77.0***	57.2	54.4
<i>Pleurozium schreberi</i>	6.9	32.8***	51.6	54.3	55.7	75.7***	39.1	43.0
<i>Dicranum scoparium</i>	0.6	1.0	4.0	5.1	1.7	1.0	14.6	6.6**
<i>Dicranum polysetum</i>	0.1	0.0	0.6	0.8	0.3	0.2	1.6	1.4
<i>Polypodium-juriperinum</i>	2.9	1.4	0.0	0.0	0.2	0.0**	0.0	0.0
<i>Barbilophozia sp.</i>	0.0	0.0	3.0	4.2	0.1	0.0	0.9	2.7**
<i>Hypocotium splendens</i>	0.0	0.0	5.7	7.6	0.0	0.1	0.0	0.0
<i>Sphagnum spp.</i>	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Степень повреждения древостоя пожаром определена по соотношению суммы площадей сечений деревьев, выросших после пожара, и общей суммы площадей сечений.

Обработка материала выполнена методом однофакторного дисперсионного анализа (ОДА) (Фишер, 1957).

Исследования, проведенные ранее, показали, что на территории Кольского полуострова периодичность лесных пожаров в среднем составляет ~100 лет; наиболее часты пожары средней и сильной интенсивности с высотой пламени 1,8 м (Горшков и др., 2004) (табл. 4). В результате таких пожаров полностью уничтожается подрост древесных растений, надземная часть кустарничков и трав и происходит почти полное выгорание подстилки.

На основе исследований, выполненных при помощи построения пространственно-временных рядов, были описаны процессы восстановления различных компонентов основных лесов Севера (Горшков, 1993; Gorshkov, Bakkal, 1996; Горшков, Ставрова, 2002; Ставрова, Горшков, 2004; Баккал и др., 2005; Горшков и др., 2005а,б). Сравнение полученных результатов с данными других исследователей позволило выявить основные этапы восстановительной динамики бореальных лесных сообществ (табл. 5):

~ 30 лет – восстановление видового состава сообществ в светлых хвойных лесах;

Таблица 4. Классификация интенсивности пожаров в бореальных лесах (по: Руан, 2002)

Тип пожара	Оценка интенсивности (по: Мелехов, 1947)	Общая характеристика	Скорость распространения, м мин ⁻¹	Высота пламени, м	Интенсивность (мощность) горения (кромки, кВт м ⁻²)
Поверхностный	Очень слабый	Тлеющий, медленно распространяющийся	$3.3 \cdot 10^{-4} - 1.6 \cdot 10^{-2}$	0.0	< 10
Низовой	Слабый	Медленно распространяющийся	$< 3.0 \cdot 10^{-1}$	0.1 – 0.5	$1.7 - 5.8 \cdot 10^1$
	Средний	Активно распространяющийся	$3.0 \cdot 10^{-1} - 8.3$	0.5 – 1.5	$5.8 \cdot 10^1 - 6.3 \cdot 10^2$
	Средний интенсивный	Очень быстро распространяющийся	$8.3 - 5.0 \cdot 10^1$	1.5 – 3.0	$6.3 \cdot 10^1 - 2.8 \cdot 10^2$
Переходный	Сильный	Потенциально-верховой (локально-верховой)	варьирует ^{а)}	3.0 – 10.0	варьирует ^{а)}
	Очень сильный	Интенсивно-верховой	$1.5 \cdot 10^1 - 1.0 \cdot 10^2$	5.0 – 15.0 ^{б)}	$1.0 \cdot 10^1 - 10^5$
Верховой	Катастрофический	Устойчиво-верховой	До $2.0 \cdot 10^2$	До 70 ^{б)}	До $1.3 \cdot 10^6$

Примечания: а) скорость распространения и интенсивность переходных пожаров существенно варьирует. При низком расположении крон деревьев и групп деревьев для переходных пожаров характерно локальное возникновение очагов верховых пожаров.

б) высота пламени существенно варьирует во время верховых пожаров преимущественно от половины высоты древесного яруса до двух высот

Таблица 5. Важнейшие этапы в процессе восстановления лесных сообществ после внешних возмущений

Давность нарушения, лет	Регистрируемое явление	Источник данных
30	Стабилизация числа видов в масштабе сообществ. Восстановление основного состава видов, принимающих участие в формировании сообществ. Максимальная хаотичность растительного покрова (максимальная энтропия распределений покрытый видов в масштабе $\sim 1 \text{ м}^2$).	Bazzaz, 1975; Southwood et al., 1979; Morneau, Payette, 1989; De Granopre et al., 1993; Gorshkov, Bakkal, 1996; Горшков, Ставрова, 2002; Ставрова, Горшков, 2004; Горшков и др., 2005а.
50-100	Стабилизация относительной суммы площадей сечений и площади листовой поверхности древесного яруса. Стабилизация проективного покрытия подчиненных ярусов сообществ. Стабилизация общей продуктивности сообществ. Максимальные концентрации биогенов в верхних горизонтах почвы. Восстановление (в основном) замкнутости круговорота биогенов	Whittaker, Woodwell, 1968; 1969; Whittaker, 1975; Молчанов, 1971; 1974; Казимиров и др., 1977; Зяченко, 1984; Borgmann, Likens, 1979; Borgmann, Sidle, 1990; Санников, 1992; Горшков, 1995; Helli, Niemi, 1996; Ставрова, Горшков, 2004; Баккал, Горшков, 2005; Горшков и др., 2005а.
100-200	Формирование стационарного возрастного распределения высот особой основных лесобразующих видов. Восстановление и стабилизация относительных проективных покрытий видов (распределение продуктивности по видам). Стабилизация биомассы сообществ. Стабилизация толщины и запаса лесной подстилки (полное восстановление замкнутости биологического круговорота веществ). Стабилизация распределения концентраций основных химических элементов в верхних горизонтах почв.	Crocker, Major, 1955; Siren, 1955; Whittaker, 1975; Covington, 1981; Auclair, 1985; Санников, Санникова, 1985; Morneau, Payette, 1989; Borgmann, Siedle, 1990; Kellman, Roulet, 1990; Leak, 1991; Горшков, 1993; Gorshkov, Bakkal, 1996; Gorshkov et al., 1996; Bergeron, Harvey, 1997; Ставрова, Горшков, 2004; Баккал, Горшков, 2005; Горшков и др., 2005а, б.
200-500	Восстановление разновозрастной структуры древесного яруса. Полное восстановление параметров сообществ.	Odum, 1971; Whittaker, 1975; Дыренков, 1984; Волков, 1998; Горшков, Ставрова, 2002.

~60 лет – восстановление и стабилизация продуктивности и сопряженных характеристик; относительное восстановление травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в отдельных типах леса;

120–150 лет – восстановление и стабилизация большинства характеристик сообществ;

400–500 лет – переход сообществ в состояние оконной динамики (восстановление разновозрастной структуры древесного яруса).

Основные результаты

На данный момент повторно обследованы 11 из 60 пробных площадей с давностью пожара (на момент начала исследований) 5–160 лет (лишайниковая группа типов) и 66–140 лет (зеленомошная группа типов).

Лишайниковые сосновые леса

Травяно-кустарничковый ярус. За период с 1991(1994) по 2005 г. (2006) изменения в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса зарегистрированы на трех пробных площадях (табл. 2, ПП 85, 82 и 86). В двух случаях – это увеличение общего покрытия яруса от 6 и 8 до 9 и 13%, в одном случае – уменьшение с 13 до 5% (ОДА, $\alpha < 0,05$).

Изменение в покрытии отдельных видов зарегистрированы на двух ПП. Наибольшие – увеличение покрытия *Calluna vulgaris* от 1 до 7% (ОДА, $\alpha < 0,001$) и уменьшение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* с 6,5 до 3% в сообществе с давностью пожара 5→18 лет (ПП 85); и незначительное уменьшение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* с 12 до 8% при давности пожара 94→108 лет (ПП 67).

В целом зарегистрированные изменения травяно-кустарничкового яруса незначительны и приурочены к сообществам с существенным повреждением древесного яруса в результате пожара или рубки в последние 50–60 лет. В сообществах с давностью пожара более 60 лет с незначительным повреждением древесного яруса или при пожаре свыше 150 лет назад изменения в травяно-кустарничковом яруса не зарегистрированы.

Мохово-лишайниковый ярус. Изменение общего покрытия мохово-лишайникового яруса (20→70%, $\alpha < 0,001$) и покрытия лишайников (8→60%, $\alpha < 0,001$) в рассматриваемый период зарегистрированы только на начальных стадиях послепожарного восстановления при давности пожара 5→18 лет (табл. 2). Изменение доли лишайников в мохово-лишайниковом ярусе зарегистрировано в двух случаях – при давности пожара 5→18 лет (от 46 до 83%, $\alpha < 0,001$) и при давности пожара 66→80 лет (от 97 до 99,8%, $\alpha < 0,05$) в сообществе с существенным разрушением древесного яруса в результате последнего пожара.

Изменения в проективном покрытии отдельных видов мохово-лишайникового яруса зарегистрированы в сообществах с давностью пожара 5–100 лет. Наибольшие изменения, затрагивающие весь набор доминантных видов лишайников и ряд видов мхов, отмечены при давности пожара 5→18 лет, где на начальном этапе исследований лишайниковый покров был представлен неидентифицируемой до видов коркой первичных слоевищ видов рода кладония с участием накипного лишайника *Trapeliopsis granulosa*, покрытие которого не превышало 1%. Здесь зарегистрировано увеличение покрытия всех видов лишайников родов кладония и кладина, *Trapeliopsis granulosa*, мха *Polytrichum piliferum*, а также уменьшение покрытия мха *Pohlia nutans* (табл. 2, ПП 85).

При давности пожара 65→80 лет во всех трех исследованных сообществах (табл. 2, ПП 56, 80, 82) отмечено увеличение покрытия *Cladina rangiferina*, также, но не на всех ПП, достоверно наблюдается увеличение покрытия *Cladina stellaris* (ПП 56, 80) и уменьшение – *Cladina mitis* (ПП 80, 82) и *Cladonia uncialis* (ПП 56, 80). Аналогичные изменения отмечены при давности пожара 94→108 лет (ПП 67), но достоверные различия наблюдаются только в уменьшении покрытия *C. mitis* и *C. uncialis*.

В целом все изменения мохово-лишайникового яруса регистрируются в сообществах с давностью пожара 5–110 лет и совпадают с описанной ранее на основе анализа пространственно-временных рядов динамикой послепожарного восстановления мохово-лишайникового яруса (Ahti, Oksanen, 1990; Горшков, 1993). В сообществах с давностью пожара свыше 150 лет изменений мохово-лишайникового яруса не зарегистрировано.

Зеленомошные и зеленомошно-лишайниковые сосновые леса

Травяно-кустарничковый ярус. Изменений в общем покрытии травяно-кустарничкового яруса в пределах исследованной выборки зеленомошных и зеленомошно-лишайниковых сосновых лесов с давностью пожара 66–154 года не зарегистрировано. Существенное изменение покрытия отдельных видов отмечено при давности пожара 66→79 лет в сообществе с полным разрушением древесного яруса последним пожаром – увеличение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* (5→10%, $\alpha < 0,001$) и *Empetrum hermaphroditum* (0.3→3%, $\alpha < 0,01$) и уменьшение – *Calluna vulgaris* (10→5%, $\alpha < 0,05$). Изменение покрытия отдельных видов зарегистрировано еще в двух случаях: при давности пожара 94→108 лет – уменьшение покрытия *Empetrum hermaphroditum* с 6 до 3% ($\alpha < 0,05$); и при давности пожара 140→154 года – увеличение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* с 3.5 до 6% ($\alpha < 0,05$).

В целом, как и в лишайниковых сосняках, изменения травяно-кустарничкового яруса незначительны и приурочены к сообществам с существенным повреждением древесного яруса пожаром или рубкой в последние 50–60 лет. В сообществах с давностью пожара свыше 90 лет зарегистрированные за последние 14 лет изменения не превышают 8% от общего покрытия яруса, поэтому их следует рассматривать как флуктуации, обусловленные пространственной динамикой видов.

Мохово-лишайниковый ярус. Общее покрытие мохово-лишайникового яруса в исследованных сообществах с давностью пожара 66–154 года не изменяется.

Изменение доли лишайников в мохово-лишайниковом ярусе отмечено в двух из четырех исследованных сообществ (см. табл. 3, ПП 75, 63). При давности пожара 66→80 лет (пп 75) в сообществе с полным разрушением древесного яруса последним пожаром зарегистрировано уменьшение доли лишайников с 84 до 53% (ОДА, $\alpha < 0,001$), общего покрытия лишайников – с 60 до 40% ($\alpha < 0,001$), а также уменьшение покрытия *C. mitis* (34→7%, $\alpha < 0,001$) и *C. uncialis* (7→2%, $\alpha < 0,001$) и увеличение – *Cladina rangiferina* (12→25%, $\alpha < 0,001$) и *Pleurozium schreberi* (7→33%, $\alpha < 0,001$) и общего покрытия мхов (11→36%, $\alpha < 0,001$). При давности пожара 94→108 лет и давности рубки ~55→69 лет (ПП 63) отмечено уменьшение доли лишайников с 27 до 6% ($\alpha < 0,001$) и общего покрытия лишайников с 20 до 5% ($\alpha < 0,001$). При этом регистрируется уменьшение покрытия большинства видов лишайников и увеличение общего покрытия мхов (58→77%, $\alpha < 0,001$) и *Pleurozium schreberi* (56→76%, $\alpha < 0,001$).

В сообществах с давностью пожара 94→108 лет с незначительным повреждением древесного яруса последним пожаром и с давностью пожара 140→154 года с полным разрушением древесного яруса в результате пожара изменений доли лишайников в мохово-лишайниковом ярусе, покрытия мхов и лишайников не наблюдается (см. табл. 3, ПП 64, 76). При давности пожара 140→154 года (табл. 3, ПП 64) отмечено уменьшение покрытия *Dicranum scoparium* (15→7%, $\alpha < 0,01$) и увеличение покрытия *Barbilophozia sp.* (1→3%, $\alpha < 0,01$).

Основные выводы

1. В результате проведенных исследований методом прямых наблюдений было показано, что изменения в напочвенном покрове в лесных сообществах с давностью нарушения свыше 140 лет не регистрируются. Изменение покрытия отдельных видов не превышают 5–8% от общего покрытия яруса. Подтвержден вывод авторов, установленный на основе

анализа пространственно-временных рядов о стационарном состоянии напочвенного покрова сообществ с давностью пожара свыше 140 лет как в лишайниковых, так и в зеленомошных сосновых лесах (Горшков, 1993; Баккал и др. 2005).

2. Установлено, что в лишайниковых сосновых лесах при давности пожара 5→18 лет общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 70%, доминируют *Cladonia deformis*, *C. crispata* и *Trapeliopsis granulosa*. В сообществах с давностью пожара 65–160 лет общее покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 85–90% и не изменяется в процессе многолетней динамики. При давности пожара ~60 лет в напочвенном покрове доминируют *Cladina mitis*, в 80–110 лет – *Cladina rangiferina*, свыше ~120 лет – *Cladina stellaris*. Таким образом, подтверждены выводы авторов о послепожарном восстановлении мохово-лишайникового яруса лишайниковых сосновых лесов (Горшков, 1993).

3. Значительные изменения общего проективного покрытия и покрытия конкретных видов травяно-кустарничкового яруса зарегистрированы при давности пожара до 60 лет в сообществах с незначительным повреждением древесного яруса и до 80 лет в сообществах с полным разрушением древесного яруса. Полученный результат подтверждает вывод авторов о стабилизации общего покрытия травяно-кустарничкового яруса и покрытия отдельных видов как в лишайниковых, так и зеленомошных сосновых лесах при давности пожара 60–90 лет (Баккал, Горшков, 2000; Баккал и др. 2005).

4. В результате проведенного исследования установлено, что при восстановлении зеленомошных и зеленомошно-лишайниковых лесов после различных нарушений вытеснение лишайников, преобладающих в покрове на начальных этапах восстановления, зелеными мхами прекращается через 90 лет после пожара в сообществах с незначительным повреждением древесного яруса. В сообществах с полным разрушением древесного яруса в результате рубки или пожара этот процесс полностью завершается через 120 лет.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 06-04-48902.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова. Полевая геоботаника. Т. 3, М.; Л., 1964. С. 300–447.

Баккал И.Ю., Горшков В.В. Состояние травяно-кустарничкового яруса сухих сосновых лесов Кольского полуострова в условиях атмосферного загрязнения // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб, 2005. С. 88–102.

Баккал И.Ю., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Динамика восстановления основных компонентов бореальных сосновых лесов после пожаров // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб, 2005. С. 271–281.

Варгас де Бедмар А. Исследования о запасах и приросте лесов в Тульской губернии, произведенные при таксации оной в 1844 году, двух Щегловских форстов и Карницкой части леса // Лесной журнал. Петербург, 1846. Кн. 1 и 2.

Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // ДАН России. 1993. Вып. 333. С. 111–114.

Горшков В.В., Ставрова Н.И. Возрастная структура популяций *Pinus sylvestris* L. в северотаежных сосновых лесах с различной давностью пожара // Растит. ресурсы. 2002. Т.38. Вып. 1. С. 3–24.

Горшков В.В., Ставрова Н.И., Тарасова В.Н. Повреждение деревьев сосны обыкновенной и древесного яруса сосновых лесов Европейского Севера в результате пожаров // Лесоведение. 2004. № 2. С. 1–11.

Горшков В.В., Катютин П.Н., Ставрова Н.И. Структура популяций *Betula pubescens* (*Betulaceae*) в северотаежных лесных сообществах с различной давностью нарушения // Растит. ресурсы. 2005 а. Т. 41. Вып. 2. С. 1–17.

Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005 б. № 3. С. 37–45.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 182 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 247 с.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценологический анализ видового состава // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 9. С. 61–75.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экологическая система ассоциаций // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 8. С. 23–35.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Географическое варьирование типа леса сосняк лишайниково-зеленомошный // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 19–29.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 818–830.

Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С. и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л., 1977. 304 с.

Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М., 1971. 275 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Л. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1–6. Вып. 2, 1988. Вып. 3, 1988.

Никонов В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л., 1987. 142 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., 1985. 190 с.

Ставрова Н.И., Горшков В.В. Влияние параметров лесных сообществ на суммарную продуктивность и возобновление *Pinus sylvestris* L. на разных этапах послепожарных сукцессий на Европейском Севере // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 3. С. 1–15.

Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions. *Vegetatio*, 1990. Vol. 86. P. 39–70.

Auclair A.N.D. Postfire regeneration of plant and soil organic pools in a *Picea mariana* – *cladonia stellaris* ecosystem. *Can. J. For. Res.* 1985. Vol. 15. P. 279–291.

Bazzaz F.A. Plant species diversity in old field successional ecosystem in Southern Illinois. *Ecology*. 1975. Vol. 56. P. 485–488.

Bormann B. T., Sidle R. C. Changes in productivity and distribution of nutrient in a chronosequence at Glacier Bay National Park, Alaska. *Journal of Ecology*. 1990. № 78, P. 561–578.

Bormann F. N., Likens G. E. Pattern and process in forested ecosystem. N. Y., 1979. 253 pp.

Covington W. W. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. 1981. *Ecology*. Vol. 62. P. 41–48.

Crocker R. L., Major J. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *J. of ecol.* 1955. Vol. 43. № 2. P. 427–448.

De Granoope L., Gagnon D., Bergeron Y. Changes in the understory of Canadian southern boreal forests after fire. *J. Veg. Sci.*, 1993. P. 803–810.

Gorshkov, V. V., Bakkal, I. J., Stavrova, N. I. Postfire Recovery of Forest Litter in Scots Pine Forests in Two Different Regions of Boreal Zone. *Silva fennica*. 1996. Vol. 30. № 2–3. P. 209–219.

Gorshkov, V. V., Bakkal, I. Yu. Species Richness and Structure variations of Scots Pine Forest Communities during the period from 5 to 210 Years after Fire. *Silva Fennica*. 1996. Vol. 30. № 2–3 P. 329–340.

Helli P., Niemi G. Bird community dynamic in boreal forest. // DeGraaf R.M., Miller R.I. (ed.). *Conservation of Faunal Diversity in Forested Landscapes*. Chapman & Hall, London etc., 1996, P. 209–234.

Kellman M., Ruolet N. Nutrient flux and retention in a tropical sand-dune succession // *J. Ecol.* 1990. Vol. 78. P. 664–676.

Leak W. B. Secondary forest succession in New Hampshire, USA // *Forest Ecol. and Manag.* 1991. Vol. 43. № 1–2, P. 69–86.

Morneau C. S., Payette. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec // *Can. J. Bot.* 1989. Vol. 67. P. 2770–2782.

Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. Third edition, W.B. Saunders, Philadelphia, 1971. 574 p.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // *Acta Forest. Fennica*. 1955. Vol. 62. P. 1–363.

Southwood T.R.E., Brown W.K., Reader M.E. The relationships of plant and insect diversities in succession // *Biol. J. Linn. Soc.* 1979. Vol. 12. P. 327–348.

Whittaker R.H. *Communities and Ecosystems*. 2nd ed. New York, 1975.

Whittaker R.H., Woodwell G. M. Structure production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York // *Journal. of Ecology*. 1968. Vol. 57. P. 157–176.