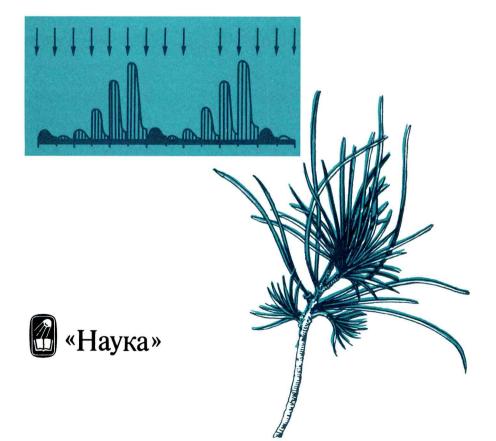
С.Н.САННИКОВ Н.С.САННИКОВА

Экология естественного возобновления сосны пологом леса



АКАЛЕМИЯ НАУК СССР

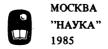
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР Институт экологии растений и животных

С.Н. САННИКОВ, Н.С. САННИКОВА

Экология естественного возобновления сосны под пологом леса

Ответственный редактор

доктор биологических наук П.Л. Горчаковский



Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. — М.: Наука, 1985. 152 с.

Рассмотрены экологические закономерности динамики численности, выживания и роста подроста сосны обыкновенной под пологом леса на примере доминирующих типов равнинных сосняков южной части лесной и лесостепной зон Западной Сибири. Обосновывается гипотеза "импульсной пирогенной возобновляемости и стабильности" сосновых лесов. Пля лесоводов, экологов, геоботаников.

Табл. 15, ил. 51, библиогр. 418 назв.

Рецензенты:

Е.Л. Маслаков, С.Г. Шиятов.

ВВЕДЕНИЕ

Экология возобновления популяций — один из кардинальных, но, к сожалению, слабо разрабатываемых разделов популяционной биологии, фитоценологии и лесоведения (Harper, 1977; Работнов, 1978а; Мелехов; 1980). С точки эрения популяционной экологии естественное возобновление — одна из важнейших характеристик ценопопуляции, отражающая ее репродуктивную способность, степень адаптации, стабильность и тенденции динамики численности в тех или иных условиях среды. В лесных экосистемах исход возобновления популяций доминирующих видов древесных растений — детерминантов сообществ — во многом определяет дальнейшие возрастные изменения видового состава, структуры и продуктивности фитоценозов, а следовательно, и лесоводственные программы формирования древостоев.

В современном лесоводстве в связи с возрастающей ролью многообразных защитных, рекреационных и других прижизненных функций леса все более перспективными становятся постепенные и выборочные способы рубок главного пользования, позволяющие осуществить непрерывное пользование лесным сырьем без резкого нарушения генофонда и экологической (средозащитной) роли лесного покрова. Следовательно, в "стратегии лесовосстановления" будущего, по крайней мере, в лесах защитного назначения, ставка, вероятнее всего, будет сделана на предварительное естественное возобновление автохтонных древесных видов.

Леса с доминированием сосны обыкновенной (Pinus silvestris L.) занимают в СССР около 115 млн. га — 16% покрытой лесом площади (Букштынов и др., 1981). Они являются важнейшей сырьевой базой и имеют разностороннее и все возрастающее народнохозяйственное значение. Одной из главнейших "старых, но вечно новых" проблем лесоводства в сосняках является проблема их восстановления в связи с рубками главного пользования.

Под пологом поступающих в рубку спелых и перестойных сосновых лесов европейской части СССР, Урала, Зауралья и Западной Сибири на 60—70% площади имеется достаточное количество подроста для "удовлетворительного" восстановления сосны. Но сохранение и эффективное использование этого подроста затруднены, так как он неравномерно распределен по площади, неоднороден по высоте и часто нежизнеспособен, особенно если рубка ведется с использованием современных валочно-трелевочных машин. Поэтому получение минимально необходимого количества жизнеспособного подроста сосны к моменту главной рубки — по-прежнему одна из актуальных задач лесоводства.

Планомерное управление естественными лесовосстановительными про-

цессами под пологом сосновых лесов путем применения определенных способов рубки древостоев и мер содействия возобновлению возможно лишь на основе тщательного экологического изучения закономерностей появления, выживания, роста и развития подроста сосны в различных природных регионах и типах леса в зависимости от локальных сочетаний абиотических и биотических факторов.

Между тем в подавляющем большинстве работ предшествующего периода по естественному возобновлению сосны содержится информация лишь о численности (в лучшем случае о жизненности и высотной структуре) подроста под пологом тех или иных типов леса. Эти данные позволили выявить самые общие качественные особенности процесса возобновления в различных типах леса многих регионов и послужили основой для проведения лесовосстановительных мероприятий. Однако более или менее детальные, особенно стационарные исследования, посвященные количественной оценке и анализу влияния отдельных факторов среды и структуры превостоев на пинамику возобновления под пологом леса, единичны, выполнены в малосопоставимых биогеоценотических и экспериментальных условиях и не дают достаточно ясного и целостного представления об экологических взаимосвязях в системе "древостой - подрост - среда". Многообразные и часто противоречивые факты, закономерности и в целом явление подпологового возобновления такого светолюбивого эксплерентного вида, как сосна обыкновенная, до сих пор не получили сколько-нибудь удовлетворительного объяснения с единых эволюционноэкологических позиций.

В связи с изложенным целью настоящей работы являлась попытка количественного анализа и интерпретации зависимости динамики численности, жизненности и роста подроста сосны под пологом доминирующих типов равнинных сосновых лесов от ведущих факторов абиотической и биотической среды с позиций популяционной экологии, биогеоценологии и эволюционного учения.

В качестве объекта исследований избраны репрезентативные для центральной части ареала сосны обыкновенной лесные массивы двух географических подзон западной части Западной Сибири (равнинного Зауралья)—предлесостепной (Припышминские боры) и южнолесостепной (Кочердыкско-Озернинский бор Притоболья). Отметим, что в лесостепном Притоболье (Курганская область) процессы лесовозобновления ранее вообще не изучались.

Работа выполнена на Талицком стационаре Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР и на Тюменской лесной опытной станции Ленинградского научно-исследовательского Института лесного хозяйства в 1971—1983 гг.

Авторы выражают искреннюю признательность И.В. Гришиной, А.И. Захарову, Н.Н. Пьянковой, Т.С. Павловой, Ю.А. Елькину и другим лицам, которые участвовали в сборе и аналитической обработке материалов исследований.

ГЛАВА І

ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ ПОЛ ПОЛОГОМ ЛЕСА

Литература по естественному возобновлению сосны обыкновенной, в частности по ее саморепродукции под собственным пологом, чрезвычайно обильна. Особый интерес лесоводов к подросту "предварительных" генераций возник со времени введения постепенных рубок (Яшнов, 1887; Яхонтов, 1909; Морозов, 1912; Vanselow, 1949), а в последние 30 лет он вновь возрос в связи с разработкой технологии сплошных рубок "с сохранением подроста".

В итоге предшествующего этапа изучения возобновления сосны, который можно назвать "эколого-лесоводственным", более или менее полно изучены региональные особенности семеношения древостоев, а также обилия и жизнеспособности подроста сосны под пологом сосновых лесов различных типов и ландшафтно-географических зон во многих частях обширного ареала этого вида.

Главнейшие условия среды и успешность подпологового возобновления в сосняках Скандинавии и Центральной Европы в той или иной мере отразили Мюллер (Müller, 1929), Capbac (Sarvas, 1937), Ванзелов (Vanselow, 1949), Лехто (Lehto, 1956), Ольберг (Olberg, 1957), а в европейской части СССР. – И.В. Тюрин (1925), П.И. Чудников (1925), И.Д. Юркевич (1939), А.П. Шиманюк (1955), Л.П. Рысин (1970) и многие другие авторы. Общее представление о ходе и некоторых географических особенностях саморепродукции сосны в лесах Урала, Западной Сибири и Северного Казахстана можно получить по работам П.И. Чудникова (1931), П.Л. Горчаковского (1940), Л.Н. Грибанова (1956, 1960), А.П. Шиманюка (1962), С.Н. Санникова (1961, 1973), Н.А. Луганского (1974), Б.П. Колесникова и др. (1975), В.Н. Габеева (1977). По Средней и Восточной Сибири можно назвать региональные сводки А.В. Побединского (1965), Б.В. Чугунова (1961), А.И. Бузыкина (1969, 1975), И.П. Щербакова (1975). Географические различия в обилии и "периодичности" семеношения древостоев сосны в лесах СССР отчасти отражены Л.Н. Ланиловым (1952), Т.П. Некрасовой (1960), А.А. Молчановым (1967), а в Скандинавии — Сарвасом (Sarvas, 1962) и Хагнером (Hagner, 1965).

С позиций современной популяционной биологии (Шварц, 1969, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Нагрег, 1977) и биогеоценологии (Сукачев, 1964, 1974; Карпов, 1964, 1969; Дыпис, 1969, 1978; и др.) общим недостатком предшествующих исследований является то, что возобновляемость древесных растений рассматривалась в статике и вне связи с пространственно-временными изменениями структуры их популяций и ведущих факторов среды биогеоценоза. По-видимому, в лесной экологии назрела необходимость перехода от феноменологического к количественному кау-

зальному изучению зависимости процессов возобновления от главнейших факторов среды с выявлением их относительной роли.

На наш взгляд, общей задачей дальнейших исследований по экологии естественного возобновления древесных растений (как одного из кардинальных разделов их популяционной экологии) должны стать выявление, анализ и объяснение на эволюционной основе закономерностей динамики возникновения, выживания и начальных фаз формирования молодняков. Это "эколого-динамическое" исследование процесса образования и развития новых поколений популяций необходимо проводить в неразрывной связи с динамикой структуры и функций взрослых поколений (древостоев) на фоне изменений главнейших факторов макро- и микросреды в различных типах ландшафта и биогеоценозов.

Ниже приводится краткий обзор узловых тесно взаимосвязанных проблем количественного экологического направления в изучении возобновления сосны обыкновенной под "материнским" пологом на популяционнобиогеоценологической основе.

ИЗУЧЕНИЕ СЕМЕНОМЕНИЯ ДРЕВОСТОЕВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ СТРУКТУРЫ

Возобновляемость является результатом реализации в самосев "репродуктивного потенциала" ценопопуляции, измеряемого урожаем жизнеспособных семян (Нагрег, 1977). Поэтому количественная экологическая оценка успешности возобновления возможна лишь на основе определения среднегодового урожая семян каждой изучаемой популяции. Между тем, лишь в немногих прежних работах плотность подроста или самосева сопоставляется с семеношением на одних и тех же пробных площадях (Тюрин, 1925; Sarvas, 1937; Lehto, 1956). В связи с трудоемкостью и незначительной точностью выборочного учета шишек и семян на модельных деревьях для популяционного анализа необходима разработка статистически надежных методов экспресс-оценки семеношения.

В популяционно-экологическом аспекте представляет также интерес исследовать пространственную вариабельность семеношения в зависимости от изменений структуры древостоя. Некоторые сведения о зависимости урожая семян от полноты и сомкнутости крон древостоев содержатся в работах А.П. Тольского (1922, 1950), Д.Я. Гиргидова (1976), Т.П. Некрасовой (1960, 1962), А.А. Молчанова (1967) и других авторов. По мнению В.Д. Отиевского (1898), семеношение деревьев в изреженных сосновых лесах мало отличается от такового у семеных деревьев на сплошных вырубках и во много раз обильнее, чем в непрореженных древостоях. Однако на количественном уровне пространственная вариабельность семеношения отдельных деревьев и древостоев в зависимости от их плотности, полноты и сомкнутости крон в условиях однородных экотопов не изучена.

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОДРОСТА

Специальные работы по вопросам динамики поселения, численности, жизнеспособности и возрастной структуры подроста сосны под пологом леса почти отсутствуют. По данным И.В. Тюрина (1925) и П.И. Чудникова (1925, 1931) в первые пять-десять лет после низовых пожаров в сосняках подзон лесостепи, предлесостепи и южной тайги появляются обильные поколения подроста сосны, которые к концу второго-третьего десятилетия большей частью отмирают. По мнению многих авторов, в сосняках лишайниковых северной тайги процесс массового поселения подроста сосны после пожаров начинается не сразу, а с 10—15-го года и длится вплоть до четвертого десятилетия (Мелехов, 1949; Пушкина, 1960; Репневский, 1963; Цветков, 1972; Артемьев, Чертовской, 1976; Бойченко, 1980).

Однако ни в одной из перечисленных выше работ не дано детальной количественной характеристики процесса поселения, выживания, динамики численности и жизнеспособности пирогенных генераций подроста, основанной на длительных стационарных наблюдениях в условиях определенных типов биогеоценозов и микросреды. Поэтому факторы, "механизмы", реальный ход и конечные результаты процесса подпологового возобновления сосны недостаточно выяснены. Между тем знание этих закономерностей — ключ к пониманию популяционной экологии сосны и основа для проведения рубок главного пользования и лесовосстановительных мероприятий.

ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ ВАЖНЕЙШИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

Субстрат. Под пологом равнинных сосновых лесов субстрат для прорастания семян и укоренения проростков сосны обычно представлен моховым, лишайниковым покровами или подстилкой, фракционный состав и биохимические свойства которой зависят от видового состава фитоценоза и весьма мозаичны (Карпачевский, 1977). После низовых пожаров формируется специфичный "гаревой" тип субстрата с той или иной толщиной недогоревшего органогенного слоя. Реже — как следствие вывала деревьев с корнем, деятельности животных или обработки почвы с целью содействия возобновлению — может встречаться механически минерализованная поверхность почвы.

Резкие различия в численности, выживании и росте всходов хвойных видов на подстилке, обожженной и минерализованной почве на сплошных вырубках и под пологом леса отмечены многими авторами (Тюрин, 1925; Новосельцев, 1932; Тимофеев, 1951; Декатов, 1936, 1961; Vaartaja, 1954; Попов, 1954; Молчанов, Преображенский, 1957; Побединский, 1965; Yli-Vakkuri, 1961a,b; Bjor, 1971; Санников, 1966, 19706, 1976). В подавляющем большинстве случаев, за исключением сосняков лишайниковых, максимум численности самосева сосны найден на минерализованной почве, минимум — на ненарушенной грубогумусной подстилке. Возобновляемость на гаревом субстрате характеризуется некоторой промежуточной величиной.

Стационарные исследования Л.В. Попова (1954, 1957) в Южной Карелии и наши в Зауралье (Санников, 1965, 1970в) показали, что грубогумусная слаборазложившаяся подстилка с ее неблагоприятными физическими свойствами — высокой воздухоемкостью, плохой водно-капиллярной связью с подстилающим минеральным горизонтом почвы и крайней неустойчивостью гидротермического режима — главное препятствие для возобновления сосны, ели и лиственницы на сплошных вырубках. Сходными гидротермическими свойствами обладает и гипново-моховой, а также лишай-

никовый покровы из кустистых кладоний (Молчанов, 1952, 1953; Жуковская, 1970; Вјог, 1971; Костырина, 1977; Санников, Захаров, 1978; Волокитина, 1980). Гигрофильные политриховые и особенно сфагновые мхи отличаются высокой водопоглощающей и водоудерживающей способностью, обусловленной анатомическим строением (Mägdefrau, Wutz, 1951) и сравнительной устойчивостью водного режима. Химические свойства грубогумусной подстилки и мохового покрова в сосняках и ельниках также неблагоприятны для всходов (Bublitz, 1953; Попов, 1954; Гортинский, 1964; Титов, 1965; Смоляницкий, 1967, 1977; Рысин, 1970), так как кислая среда, битумы, смолы и водные экстракты многих веществ из этих субстратов задерживают прорастание семян и рост проростков сосны и ели.

Гидротермический режим обнаженного минерального горизонта почвы, напротив, характеризуется высоким и стабильным уровнем влагообеспеченности, что при хорошей "семезаделывающей способности" обеспечивает высокую грунтовую всхожесть семян и успешное укоренение проростков (Попов, 1954; Санников, 1965, 19706, 1976; Малышева, 1969; Вјог, 1971). Однако минерализованная почва сравнительно бедна гумусом, зональными элементами и микрофлорой, быстро уплотняется с поверхности и подвержена морозному пучению, что вызывает массовое выжимание корней однолетних всходов (Совершаев, 1965; Санников, 1966).

В серии работ, выполненных в сосняках-зеленомошниках Зауралья, нами показано (Санников, 1965, 1966, 1970в, 1973), что сильно обожженная подстилка (толщиной 0,5—1,5 см) по своим гидрофизическим свойствам занимает промежуточное положение между ненарушенной подстилкой и минерализованной почвой. После дождей, выпадающих с интервалом не более одного-двух дней, влажность гаревого субстрата поддерживается на уровне, достаточном для прорастания семян сосны. В сосняках-зеленомошниках в первые три-пять лет после пожара по большинству химических свойств (рН, содержание зольных элементов, минеральных форм азота и др.), а также по теплообеспеченности, микробиологической активности и фитоценотическим условиям "гаревой" субстрат, по-видимому, оптимален для роста и развития всходов сосны (Hesselman, 1917; Ткаченко, 1931; Сушкина, 1933; Арефьева, 1963; Фирсова, 1964, 1969; Арефьева, Колесников, 1964; Санников, 1963, 1965, 1973, 1976; Viro, 1969, 1974).

К сожалению, почти все перечисленные работы выполнены в условиях сплошных вырубок и гарей. Лишь водный режим подстилок под пологом сосняков довольно подробно исследован лесными гидрологами и пирологами (Созыкин, 1939; Молчанов, 1952, 1953; Малянов, 1940; Жданко, 1960; Захаров, 1983). Как фактор же прорастания семян и выживания всходов древесных растений влажность подстилки и мохового покрова прослежена в единичных работах (Yli-Vakkuri, 1961b; Карпов, 1969; Вјог, 1971; Санникова, 1977).

В целом экологические режимы, преимущества и недостатки различных типов субстрата в лесах изучены слабо. Одной из причин недостаточной информации о флюктуациях влажности в лесных подстилках является отсутствие экспресс-методов ее определения на одних и тех же ненарушенных образцах. Кроме того, анализ и сравнение режимов абиотической среды, характеризуются резкими суточными и сезонными колебаниями (тем-

пература, влажность, радиация), затруднен из-за отсутствия методов количественной оценки степени отклонения этих режимов от оптимума.

Экоклимат. Совокупность климатических факторов, действующих на границе раздела "растение — среда", принято называть "экологическим климатом" (Slavik et al., 1957; Гребенщиков, 1965).

К числу лимитирующих факторов экоклимата, препятствующих выживанию и росту подроста сосны под пологом леса, следует отнести, по-видимому, лишь дефицит фотосинтетически активной радиации (ФАР). Температура же и относительная влажность припочвенного слоя воздуха в лесу характеризуются гораздо меньшими суточными амплитудами, чем на открытых вырубках и гарях, и редко выходят за пределы устойчивости всходов (Сахаров, 1940; Декатов, 1936, 1961; Молчанов, 1953; Шиманюк, 1955; Гейгер, 1960; и др.).

Сезонные и суточные режимы ФАР под пологом сосновых лесов различного возраста и полноты в настоящее время хорошо изучены (Сахаров, 1940; Алексеев, 1963, 1975; Надеждина, 1964; Цельникер, 1969; Белоцерковская, 1973; Росс, 1975; Галенко, 1981; и др.). Для различных ландшафтно-географических зон и подзон показано, что относительная ФАР в сосняках лишайниковых, зеленомошных и долгомошных групп типов леса на высоте расположения ассимиляционного аппарата всходов сосны (5—10 см) в большинстве случаев не ниже 20—25% и достаточна для их выживания: компенсационный пункт для хвои находится около 10% (Карманова, 1970а, 6; Лир и др., 1974; Алексеев, 1975). Но начиная с трех-пятилетнего возраста теневыносливость сосенок значительно ниже, чем у однодвухлетних всходов (Санников, 1963, 1976; Алексеев, 1975; Санников и др., 1978), и фотосинтез их лимитируется дефицитом света.

Недостаток света как главная или одна из важнейших причин угнетения и отмирания подроста сосны отмечался большинством авторов, изучавших ее возобновление под пологом леса, особенно в сосняках с развитым нижним ирусом из трав или подроста ели, в которых освещенность у поверхности почвы снижается до 2-3% (Сахаров, 1951; Оскретков, 1957; Рысин, 1964; Рысин, Шмальгаузен, 1964; Зворыкина, 1969а; Колесников и др., 1973; Алексеев, 1975). Однако ввиду трудности вычленения в лесу действия фактора "свет" из числа многих других, иногда тесно сопряженных с ним, количественные закономерности роста подроста в зависимости от интенсивности ФАР во всем диапазоне ее естественной вариабельности под пологом сосняков до сих пор не выявлены. Эксперименты по альтернативной схеме с исключением влияния корневой конкуренции древостоя, также не могут выявить эту зависимость, так как структура древесного полога и освещенность в подобных опытах недостаточно варьируются.

Корневая конкуренция древостоя. Влияние полноты как наиболее легко учитываемого показателя структуры древостоя на естественное возобновление сосны пытались изучить многие авторы (Юркевич, 1939; Березюк, 1956; Положенцев, Зигангиров, 1961; Абрамов, 1965; Ткаченко, 1972; Габеев, 1977; и др.). Большинство авторов сходятся на том, что оптимальной для естественного возобновления сосны в сосняках группы Pineta hylocomiosa является полнота от 0,4 до 0,6. При большей полноте численность подроста уменьшается вследствие увеличения дефицита света, а при меньшей — в результате усиления конкуренции со стороны разрастающегося

травяно-кустарничкового яруса (Банникова, 1967; Рысин, 1970; Лащинский, 1973, 1981). Следует, однако, подчеркнуть, что традиционный метод изучения средних показателей полноты и численности подроста на сравнительно небольшом количестве крупных пробных площадей, относящихся к различным биогеоценозам, не позволяет получить статистически надежной зависимости численности подроста от полноты древостоя в однородных условиях экотопа и генетической структуры популяции.

За три четверти века после того, как Фрике (Fricke, 1904) с помощью обрубки корней материнских деревьев впервые доказал факт их корневой конкуренции по отношению к подросту, в сосновых и еловых лесах поставлено множество аналогичных опытов (Морозов, Охлябинин, 1911; Aaltonen, 1926; Карпов, 1954, 1962, 1969; Грибанов, 1956, 1960; Тихонова, 1958; Пьявченко, 1960; Иугаунис, 1960; Клокова, 1960; Рысин, Шмальгаузен, 1964; Бузыкин, 1965а; Виппер, 1965; Карманова, 1970а; Луганская, Луганский, 1978; и др.). Эксперименты с траншейной обрубкой корней деревьев, во многих случаях сочетавшиеся с поливом и удобрением окопанных и контрольных площадок, показали следующее.

Во-первых, в зоне корневой конкуренции взрослых деревьев подрост растет в несколько раз хуже, чем при снятой конкуренции, особенно в сосняках на сравнительно сухих и бедных гумусом почвах в зоне недостаточного увлажнения. Более или менее резкое снижение доступных запасов влаги и элементов минерального питания в ризосфере деревьев (Кпарр — дит. по: Рысин, 1970; Карпов, 1969; McDonald, 1976), усугубляемое дефицитом ФАР, перехватываемой кронами, и, как следствие, относительно слабое развитие корней подроста (Kozlowski, 1949; Карпов, 1955) — основные экологические причины его угнетения и отмирания под пологом сомкнутых древостоев.

Во-вторых, исследования Ширли (Shirley, 1945 — цит. по: Карманова, 1970а; Рысин, Шмальгаузен, 1964; Карманова, 1970а,б, 1976) показали, что в зоне достаточного увлажнения, особенно на сравнительно гумусированных почвах (например, в сложных сосняках Подмосковья) при освещенности ниже минимума светового довольствия (7 –10%) исключение корневой конкуренции деревьев не обеспечивает их выживания.

В-третьих, в соответствии с классическими вегетационными опытами Либиха — Митчерлиха (Lundegårdt, 1957) установлено, что относительная роль в общей конкуренции отдельных факторов — содержания элементов зольного питания, минеральных форм азота, влаги или освещенности — тем больше, чем дальше от оптимума они находятся. Так, например, Г.Ф. Морозов и С.Д. Охлябинин (1911), В.Г. Карпов (1955) и Л.Н. Грибанов (1956) пришли к выводу, что в условиях сухих боров степной зоны ведущим фактором выживания подроста сосны является влага. Напротив, в среднетаежной подзоне, особенно в заболоченных кустарничково-сфагновых сосняках, где почвенная влага вполне достаточна, решающую роль играет содержание зольных элементов и азота (Пьявченко, 1960; Карпов, 1962).

В целом предшествующие работы дают лишь общее представление о качестве влияния корневой конкуренции древостоя на рост и выживание подроста. Ни в одной из названных выше работ напряженность конкуренции как на окопанных, так и на контрольных площадках не оценивалась количественно.

Попытки количественной оценки корневой конкуренции соседних деревьев в биогруппах в зависимости от размеров и удаленности этих деревьев друг от друга предпринимались многими авторами. Так, например, Продан (Prodan, 1968), Лаар (Laar, 1973) в качестве показателя корневой конкуренции древостоя на круговых площалках с п ближайшими деревьями (от одного до девяти) использовали площадь поперечного сечения их стволов в переводе на 1 га. Кеннель (Kennel, 1966) пля изучения зависимости между объемным приростом и расстоянием до соседних деревьев и их размером применил множественный регрессионный анализ и нашел наиболее тесную связь между приростом и диаметрами, а также площалью проекций крон окружающих деревьев. Спарр (Spurr, 1962) и Лаар (Laar, 1973) определяли корневую конкуренцию по модифицированному методу Биттерлиха, основанному на измерении величин углов, перекрываемых стволами соседних деревьев, расположенных вокруг изучаемого дерева. Illтерн (Stern, 1966) изучал применимость нескольких показателей конкуренции для круговых площадок с радиусами от 1,25 до 7,50 м в древостоях сосны обыкновенной и ели европейской и получил наибольший коэффициент корреляции для показателя, вычисленного по сумме площадей сечений стволов окружающих деревьев, отнесенных к их расстояниям от изучаемого дерева. При этом корреляция увеличивалась с возрастом и уменьшалась по мере повышения полноты древостоя. Шведские и американские лесоводы также предложили ряд показателей конкуренции корневой системы древостоя (Hegyi, 1974; Daniels, 1976). Сущность их сводится к определению в пределах некоторой круговой площадки суммы отношений диаметров деревьев-конкурентов к диаметру изучаемого дерева, в свою очередь отнесенных к соответствующим расстояниям между этими деревьями. На основе показателей конкуренции разрабатываются методы моделирования роста деревьев и древостоев в целом в зависимости от их плотности и других особенностей структуры (Ek, Monserud, 1974; Daniels, Burkhart, 1975; Daniels, 1976).

В заключение следует отметить, что все известные нам показатели конкуренции деревьев, учитывающие лишь диаметры или площади сечений стволов, недостаточно обоснованы экологически и физиологически. Во-первых, объем потребления элементов почвенного питания и влаги и, следовательно, конкурентную мощность дерева определяют не все ткани ствола, а только его физиологически активные проводящие ткани. Последние же у сосен представлены главным образом несколькими периферическими годичными слоями ксилемы и флоэмой (Иванов, 1936; Каширо, 1961; Крамер, Козловский, 1963; Маrtin, 1963; Лир и др., 1974). Во-вторых, на наш взгляд, радиус круговых площадок, охватывающих конкурирующие соседние деревья, должен определяться не "слепым" эмпирическим подбором его (по максимальному коррелированию изучаемых величин), а радиусом распространения главных латеральных корней деревьев.

Конкуренция травяно-кустарничкового яруса. Большинство исследователей, изучавших естественное возобновление сосны под пологом леса, считает, что травяно-кустарничковый ярус, перехватывая и без того дефицитные свет, осадки, почвенную влагу и элементы минерального питания, оказывает отрицательное влияние на жизненность, рост и выживаемость подроста. В сосновых лесах Урала и Западной Сибири это отмечалось А.М. Шебаловым (1954), А.П. Клинцовым (1954), Н.Ф. Кожеватовой (1955),

В.М. Глазыриным (1957), С.Н. Санниковым (1961), Е.М. Фильрозе (1961) и другими авторами. В сомкнутых сосняках, особенно на относительно сухих и бедных гумусом песчаных почвах при незначительном проективном покрытии, травяной покров не препятствует появлению всходов сосны (Бузыкин, 1965а). Но в насаждениях, чрезмерно изреженных пожарами или постепенными, проходными и санитарно-выборочными рубками, а также на площадках, искусственно изолированных от корней древостоя (Баннико¹¹., 1967; Виппер, 1973), в типах леса на свежих и влажных супесчаных и суглинистых почвах мощный травостой подавляет рост и развитие всходов древесных растений.

Исследования Л.П. Рысина и Ф.Н. Панковой (1964) показали, что в сосняже лещиновом чернично-разнотравном Подмосковья относительная освещенность под пологом сомкнутых одновидных зарослей орляка составляет 9—25, вейника тростниковидного — 12—26, черники — 24—35, костяники — 13—39% от радиации, приходящей к поверхности их полога. В общем итоге поверхности почвы в сосновом лесу достигает нередко менее 5—10% суммарной ФАР открытого места (Рысин, Шмальгаузен, 1964; Зворыкина, 1969а; Колесников и др., 1973; Алексеев, 1975), что ниже минимума для выживания всхолов сосны.

Другой причиной отрицательного влияния травянистого яруса на подрост хвойных древесных растений, особенно резко проявляющегося в разреженных лесах, является корневая конкуренция травостоя за влагу и элементы минерального питания (Карпов, 1969; Зворыкина, 1969а,6; Leibundgut, 1964; — цит. по: Рысин, 1970; Виппер, 1973).

Попытки выявить связь обилия и роста всходов сосны и ели с обилием и проективным покрытием доминирующих растений травяно-кустарничкового яруса предпринимались Ю.А. Злобиным (1958, 1960) и В.И. Василевичем (1962). Однако в этих исследованиях роль травостоя изучалась на фоне широкого варьирования количественно неопределенной корневой конкуренции древостоя, которая могла намного превосходить корневую конкуренцию травянистых растений. Поэтому изучение конкурентной роли травянистого яруса в возобновлении древесных растений необходимо проводить сопряженно с изучением корневой конкуренции деревьев во всем диапазоне изменений этого фактора.

Потребление семян сосны животными. Далеко не весь урожай полноэернистых всхожих семян сосны и ели, представляющий "репродуктивный потенциал" их популяций, реализуется в возобновлении. Значительная — у ели и лиственницы иногда большая — часть семян еще в шишках повреждается ржавчинными грибами и насекомыми (Пастухова, 1967; Молчанов, Преображенский, 1957; Молчанов, 1967; Стадницкий, 1971; Нагрег, 1977). Некоторая доля урожая семян в шишках (у ели нередко до 80%) потребляется птицами и белкой (Новиков, 1953; Титсек, 1961, 1967; Доппельмаир и др., 1966; Молчанов, 1967; Формозов, 1976). У сосны, шишки которой сильно засмолены и раскрываются позднее, чем у ели и лиственницы, семена до опадения на почву менее подвержены расхищению фауной. Все же 15—20% ее семян ежегодно потребляется дятлами и белкой (Доппельмаир и др., 1966; Молчанов, 1967).

Расхищение семян хвойных древесных растений птицами, мышевидными грызунами и другими животными после их опадения или высева на поверх-

ность субстрата отмечено многими авторами (Vaartaja, 1954; Березюк, 1956; Hooven, 1958; Turček, 1961; Yli-Vakkuri, 1961a.b; Санников, 1963. 1965, 1976; Huss, Sinko, 1969; Карпов, 1969; Волков, 1970; Bjor, 1971; Кирсанов, 1976; Larsson, 1975; Санникова, 1977; Heikilla, 1977; и др.). Так, например, по данным Гашвиллера (Gashwiller, 1970), в латентный период птицы уничтожают от 3 до 24, а мышевидные грызуны и белки от 22 до 41% всех опавших семян дугласовой пихты и тсуги запалной. Обобщая сведения названных выше авторов, можно заключить, что в зависимости от многих биоценотических условий, особенно от величины урожая семян и численности консументов, птицы и мелкие млекопитающие потребляют в латентный период от 8-10 до 90-96% опавших на поверхность почвы семян хвойных древесных растений. Некоторые противоречия в оценке абсолютной и относительной роли различных группировок животных в расхищении этих семян объясняются различиями в географических и биоценотических условиях, биологии потребляющих видов, а также в методах исследований. В целом количественной оценке роли фауны, расхишающей семена и проростки сосны обыкновенной, до настоящего времени уделялось недостаточно внимания.

Средопреобразующая и возобновительная роль низовых пожаров. Циклические пожары, которым через те или иные интервалы времени (чаще всего через 20—100 лет) подвергались естественные светлохвойные леса северного полушария (Swain, 1973; Zackrisson, 1977, 1980; Cwynar, 1978), участившиеся в агрикультурную эпоху, являются непреходящим эволюционно-экологическим фактором (Корчагин, 1954; Komarek, 1966; Mutch, 1970; Санников, 1973, 1981; Wright, Heinselman, 1973; Stern, Roche, 1974). Действуя внезапно, быстро и крайне интенсивно, как "катастрофа" для всего биоценоза, огонь вызывает глубокое и длительное прямое или косвенное преобразование всех компонентов биогеоценоза.

Обобщая результаты исследований многообразных экологических последствий пожаров в сосновых лесах Евразии, мы пришли к выводу, что в сосняках-зеленомошниках таежной и лесостепной зон в первые четыре-пять лет после низового пожара, выжигающего не менее половины слоя грубого гумуса, создается благоприятная для самосева сосны "экологическая ниша" (по: Hutchinson, 1958), в которой главнейшие условия среды близки к оптимальным для появления и выживания всходов, а их сезонная и многолетняя динамика соответствуют эволюционно обусловленному феноритмотипу онтогенеза сеянцев (Санников, 1965, 1966, 1973, 1981). В частности, "оптимизация" биотопа для самосева светлохвойных видов после пожара происходит благодаря удалению огнем верхнего неразложившегося слоя подстилки и мохового покрова с их неблагоприятными физическими и химическими свойствами (Молчанов, 1953; Попов, 1954; Санников, 1965; Колесников и др., 1973); повышению обеспеченности субстрата влагой, теплом (Ahlgren, Ahlgren, 1960; Uggla, 1960; Пушкина, 1960; Scotter, 1963; Санников, 1965, 1970в, 1973; Фирсова, 1969; Viro, 1969, 1974; Санникова, 1977; Бузыкин, Попова, 1978) и доступными элементами минерального питания (Арефьева, 1963; Фирсова, 1964, 1969; Арефьева, Колесников, 1964; Viro, 1969, 1974; Kozlowski, Ahlgren, 1974; John, Rundel, 1976; и др.); активизации микрофлоры (Сушкина, 1931; Творогова, 1959; Хренова, 1963; Kozlowski, Ahlgren, 1974), уничтожению или подавлению конкурирующих со всходами хвойных видов растений нижнего яруса и части деревьев, а также повреждающих или расхищающих семена и самосев грибов, насекомых, птиц и мелких млекопитающих; стимуляции развития комменсальной растительности (Данилов, 1937; Санников, 1968, 1973, 1981).

Некоторые неблагоприятные для самосева сосны условия среды складываются на гарях в случае "пережога" подстилки на относительно сухих (с недоступной корням всходов капиллярной каймой влаги) и бедных гумусом почвах сосняков лишайниковой группы типов леса: резкое уменьшение запасов органического вещества, избыточная щелочность, понижение влажности, эрозия почвы и т.п. С другой стороны, в случае "недожога" поверхности почвы, часто наблюдаемого во "влажных" и "сырых" условиях местопроизрастания, толстый недогоревший слой подстилки, мхов и обильное вегетативное возобновление травянистой и лиственной превесной растительности (Симон, 1934; Гулисашвили, 1931; Колесников и др., 1973; Чижов, Санникова, 1978) также препятствуют появлению и выживанию всходов хвойных видов. Таким образом, в зависимости от типа леса, интенсивности горения и других факторов средообразующая роль огня в возобновлении может очень широко меняться. Оптимум же условий среды для самосева, по-видимому, создается лишь при некоторых специфичных для того или иного вида растений, типа биогеоценоза и ландшафта степени и частоте огневого воздействия (Молчанов, Преображенский, 1957; Санников. 1973).

Необходимо отметить, что экологические последствия палов и пожаров изучались, главным образом, на сплошных вырубках в связи с проблемой их огневой очистки от порубочных остатков и лесовосстановления. Исследования же изменений среды, вызванных низовыми пожарами под пологом леса, сравнительно немногочисленны и большей частью носят качественный характер, так как не учитывают степени отклонения тех или иных факторов после пожара от исходного состояния в зависимости от интенсивности огня. Влияние подпологовых пожаров на такие важные, решающие для начальных фаз возобновления сосны констелляции факторов, как гидротермический режим субстрата, экоклимат и животные-потребители семян, опавших на поверхность почвы, почти не изучено.

Резкая стимуляция, вспышка возобновления сосны под пологом лесов, пройденных низовым пожаром, отмечена многими авторами в различных частях ареала Pinus silvestris и типах леса (Ткаченко, 1911, 1939; Тюрин, 1925; Müller, 1929; Соколов, 1931; Молчанов, 1934; Мелехов, 1936, 1948; Sarvas, 1937; Aaltonen, 1948; Vanselow, 1949; Корчагин, 1954; Шиманюк, 1955; Lehto, 1956; Olberg, 1957; Пушкина, 1960; Репневский, 1963; Побединский, 1965; Бузыкин, 1965а, 1969, 1975), в частности на Урале и в смежных регионах (Чудников, 1925, 1931; Симон, 1934; Санников, 1958, 1961, 1964, 1966, 1970г, 1973 и др.; Смолоногов, Никулин, 1963; Бойченко, 1970, 1980). В результате сопоставления возобновляемости сосны под пологом сосновых лесов равнинного Зауралья на всем меридиональном протяжении ареала этого вида — от южностепной до предтундровой подзоны — нами показано, что общая численность подроста сосны во всех рядах энтопически аналогичных типов леса после устойчивых пожаров 5—15летней давности, как правило, в несколько раз выше, чем в лесах, свыше

25—30 лет не затронутых огнем (Санников, 1973). Таким образом, пирогенность массового подроста еосны в доминирующих типах леса несомненна. Однако роль пожаров в трансформации различных компонентов биогеоценозов сосновых лесов, факторов среды и возобновительная эффективность огня в различных типах леса, особенно занимающих крайние положения в топоэкологическом профиле — в сосняках лишайниковой и сфагновой групп, — не вполне выяснены. Совершенно недостаточно изучены такие важные аспекты "пожарной экологии" возобновления сосны, как динамика его численности и структуры в связи с интенсивностью и давностью огня, полнотой, возрастом, корневой конкуренцией древостоя и т.п.

Количественный анализ и оценка роли факторов среды. Корреляционнорегрессионные методы статистического анализа, ранее с успехом примененные в агрометеорологии (Сиротенко, 1965; Уланова, Сиротенко, 1968; и др.), могут служить неплохим средством выявления экологических связей в системе "среда — древостой — подрост", по крайней мере, на первом этапе изучения. Примером успешного применения этих методов, в частности множественного корреляционного анализа, в изучении факторов, определяющих скорость роста сеянцев древесных растений, являются исследования И.В. Кармановой (1976), проведенные на фоне экспериментально изменявшихся условий корневой конкуренции древостоя, относительной освещенности и почвенного питания. Однако работы, посвященные корреляционно-регрессионному и факторному анализу зависимости изменений численности и состояния подроста древесных растений в естественных условиях биогеоценозов от изменений структуры древостоев и сопряженных факторов микросреды, пока немногочисленны (Monserud, Ek, 1977).

К числу актуальных проблем экологии в целом и экологии возобновления древесных растений в частности следует отнести также необходимость выявления в комплексе факторов среды биогеоценоза относительной роли отдельных факторов или их констелляций, например состояния субстрата, условий почвенного увлажнения и питания, ФАР, конкуренции древостоя и травостоя и т.д. С этой целью целесообразно, прежде всего, сопряженное изучение изменений численности и жизнеспособности подроста с изменениями структуры древостоя и комплекса факторов микросреды в пределах биогеоценозов (Санников, Санникова, 1979). Кроме того, необходим поиск приемлемых методов математико-статистической обработки результатов исследований, позволяющих более корректно, чем обычные корреляционно-регрессионные методы, анализировать системы взаимосвязанных компонентов и факторов, с которыми мы, как правило, имеем дело в экосистемах (Карманова, 1976).

Конечной же целью экологического изучения процессов естественного возобновления популяций древесных растений должна быть разработка логически стройной и разносторонне обоснованной теории, необходимой для обобщения и объяснения с эволюционных позиций всех полученных ранее закономерностей, а также для дальнейшего успешного изучения, прогнозирования и лесоводственного регулирования этого ключевого процесса в жизни леса.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

ЗОНАЛЬНО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

В качестве объектов для сравнительного эколого-географического изучения структуры и естественного возобновления популяций сосны нами избраны Припышминский и Кочердыкско-Озернинский массивы сосновых лесов. По лесорастительному районированию Урала и Зауралья Б.П. Коленикова (1960), первый из них относится к подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов лесной зоны, а второй находится в южной части подзоны южной (типичной) лесостепи вблизи ее границы со степью (рис. 1).

Оба массива, отстоящие друг от друга на 250 км по меридиану, относятся к системе островных боров Притоболья, приуроченных к сходным по механическому составу (пески, супеси) отложениям надпойменных

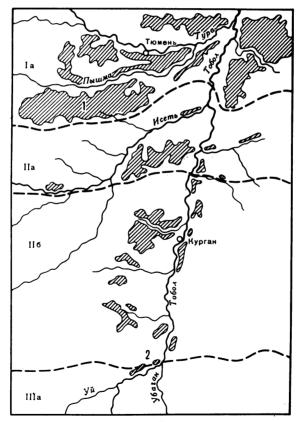


Рис. 1. Схематическая карта сосновых лесов Притоболья

I — Припъпшминский;
 2 — Кочердыкско-Озернинский массивы;
 пунктиром обозначены границы подзон;
 Ia — лесоверная;
 IIб — лесостепь южная;
 III — степь северная

террас рек Пышмы и Тобола. Растительность этих сосновых лесов, повидимому, имеет общие центры происхождения и историю формирования (Нейштадт, 1957; Горчаковский, 1969).

Припышминские боры, относящиеся к Пышминской географической группе популяций сосны (Санников, 1976), — наиболее крупный в югозападной части Западной Сибири и компактный массив сосновых лесов (около 500 тыс. га) с вкраплениями ельников. Он представляет собой относительно широкую (до 50 км) ленту, протянувшуюся на 200 км в широтном направлении вдоль среднего и нижнего течения р. Пышмы, в основном по ее правому берегу — от устья р. Дерней (63°10′ в д.) до устья р. Пышмы (66°10′ в д.). Небольшие по площади разрывы на территории Припышминских террас заняты сельхозугодьями (пашнями и лугами) на дерново-подзолистых почвах.

Кочердыкско-Озернинский массив с расположенными севернее Каминским и Глядянским борами, в которых также проводились наши исследования, относятся к Звериноголовской географической группе популяции сосны (Санников, 1976). В настоящее время Кочердыкско-Озернинский бор представляет узкую широтную ленту сосновых лесов протяженностью около 25 км и шириной 3—6 км с небольшим разрывом посредине (с. Прорывное). Массив приурочен к левобережным песчаным террасам р. Тобол на ее широтном отрезке вдоль северной границы с Казахстаном (от 64° 15′ в д. до 64° 36′ в д.).

Можно предположить, что современные островные боры Притоболья лишь разрозненные остатки ранее гораздо более обширных сосняков, образовавших более или менее сплошные ленты по право- и лесобережной надпойменным террасам (Соловьев, 1960).

КЛИМАТ

Согласно классификации климатов Б.П. Алисова (1956), климат южной части лесной и лесостепной зон в пределах зауральских провинций Западной Сибири следует отнести к южной подобласти континентальной лесной Западно-Сибирской области. Благодаря большей континентальности и меньшему числу пасмурных дней центральные и южные районы Западной Сибири получают больше солнечного света и тепла, чем районы европейской территории СССР, расположенные на той же широте (Орлова, 1962).

Среднегодовое число часов солнечного сияния в Припышминских борах составляет около 1990, а на широте Кочердыкско-Озернинского массива — 2150 (с мая по октябрь — 1225 и 1339, соответственно). Максимальная интенсивность радиации в июне в полдень при ясном небе в этих массивах различается несущественно (1,24—1,30 ккал/см² в мин.). Незначительна разница (2—3%) и между средними многолетними суммами общей радиации в июне—июле. На юге лесостепной зоны они несколько выше (от 14,5 до 16 ккал/см²), чем в Припышминских борах (от 14,2 до 15,5 ккал/см²). Однако хроническая сухость верхних горизонтов почвы в южной лесостепи определяет повышенные затраты радиации на турбулентный теплообмен между почвой и припочвенным воздухом и на нагревание почвы. Это должно приводить к дефициту влаги

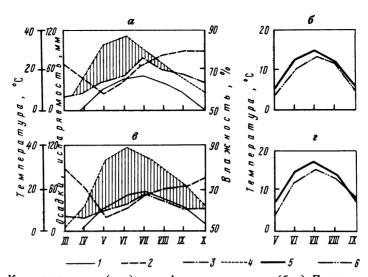


Рис. 2. Климадиаграммы (a, s) и эдафотермодиаграммы (b, s) Припышминского (a, b) и Кочердыкско-Озерминского (a, s) лесных массивов

Среднемесячные показатели: 1 — температура воздуха; 2 — относительная влажность воздуха; 3 — осадки; 4 — испаряемость; 5 — температура почвы на глубине 5 см; 6 — то же на глубине 20 см

и перегреву почвы и тканей растений. Годовая суммарная радиация составляет 90—95 ккал/см² в год в Припышминских борах и 100—110 ккал/см² в год в Кочердыкско-Озернинском боровом массиве.

Как видно на климадиаграммах (рис. 2), среднегодовая температура воздуха в Припышминских борах несколько выше (+1,6°), чем на юге лесостепной зоны (+1,0), а средняя температура января равна -17,6 и -18,2°, соответственно. Июльская среднемесячная температура на 0,5° выше в Кочердыкско-Озернинском массиве (+19°), чем в Припышминском (+18,5°).

Общая продолжительность вегетационного периода (со среднесуточной температурой выше +5°) увеличивается к югу — со 162 дней в Припышминских борах до 168 дней в Кочердыке. Период с устойчивой среднесуточной температурой выше +10°, при которой возможны вылет из шишек и массовое прорастание семян сосны, начинается в Припышминских борах 12—15 мая, в Кочердыке 8 мая и длится соответственно 120 и 134 дня.

Характерной чертой континентального климата Зауралья являются поздние весенние (в среднем до 25 мая в Кочердыке и до 27 мая в Припышминских борах) и ранние осенние заморозки (с 18 и 12 сентября, соответственно). Безморозный период сокращается со 119 дней в Кочердыке до 105 дней в Припышминских борах.

Годовая сумма осадков значительно меньше (на 24%) в Кочердыкско-Озернинском массиве (385 мм), чем в Припышминском (507 мм). Для естественного возобновления сосны наиболее важны осадки, выпадающие в мае-июле, когда семена могут дать жизнеспособные всходы. За этот период в Припышминских борах выпадает 180, а в Кочердыкском массиве 128 мм. Вероятность выпадения "возобновительной серии осадков" (с мая по июль), обеспечивающих дружное прорастание семян (Санников, 1961), уменьшается с 65—70 в Припышминских борах до 35—40% в Кочердыкско-Озернинском массиве. Августовские и сентябрьские осадки не играют существенной роли в появлении жизненных всходов, но зато обеспечивают их выживание. Вероятность сочетания возобновительных серий осадков и отсутствия засух в "послевсходовый" период составляет 55% в Припышминских борах и 23% в Кочердыкско-Озернинском массиве. Коэффициенты увлажнения, вычисленные по Н.Н. Иванову (1948), в мае-июне в Припышминских борах в полтора раза выше (0,4—0,6), чем в Кочердыке (0,3—0,4).

Средняя дата разрушения устойчивого снегового покрова на открытых участках в Припышминском массиве — 10 апреля, а в Кочердыкско-Озернинском — 7 апреля. Под пологом леса снег сходит позднее на 20 дней в Припышминских борах (Овсянников, 1914) и на 10—12 дней — в Кочердыке. На фоне обычной в Зауралье весенней засухи к моменту массового вылета семян из шишек (вторая декада мая в Припышминских борах и первая декада в Кочердыке) подстилка и моховой покров под пологом леса настолько высыхают, что прорастание семян всецело зависит от возобновительных серий осадков.

ГЕОМОРФОЛОГИЯ И РЕЛЬЕФ

Припышминский и Кочердыкско-Озернинский боры находятся на западной окраине Западно-Сибирской аккумулятивной равнины вблизи от ее стыка с абразионно-эрозионной платформой Зауралья.

В долинах рек Пышмы и Тобола геоморфологи выделяют четыре надпойменных террасы (Шукина, 1948; Волкова, 1977; и др.). Преимущественно распространены геоморфологические уровни второй (15— 30 м над уровнем рек) и первой (8—12 м) надпойменных террас. В нижнем течении левых притоков Тобола (Тавды, Туры, Пышмы и Исети) и в среднем течении Тобола эти террасы образуют общирные (около 1 млн. га) песчаные арены, покрытые сосновыми борами. Рельеф надпойменных террас в целом равнинный, пологоувалистый.

В конце плейстоцена — начале голоцена, в афитогенную фазу развития ландшафта террас, поверхность их в южном Притоболье (Гаель, Трушковский, 1962) и на востоке Припышминского массива, по-видимому, подвергалась интенсивному развеванию. Об этом свидетельствуют эоловые дюнно-бугристые формы рельефа в названных районах.

почвообразующие породы

На большей части территории Припышминских боров почвообразующие породы представлены аллювиально-делювиальными песками (реже супскями), мощность которых достигает 10—12 м (например, в карьере у г. Талицы). В механическом составе отложений преобладают мелко- и среднезернистые пески, общая доля которых составляет от 62 до 80%.

В Кочердыкско-Озернинском массиве, как и в Припышминских борах,

почвообразующие породы представлены сортированными мелко- и среднезернистыми песками. Содержание частиц с диаметром от 0,5 до 0,05 мм в метровом слое почвы колеблется от 73 до 90% в первом массиве и от 63 до 75% во втором. Содержание физической глины в горизонте С (глубина 95–100 см) в Припышминских борах возрастает от 5–8 на мощных песчаных отложениях увалов до 35–58% в нижних частях склонов (Надеждин, 1960; Фирсова, 1969). В кочердыкских же перевеянных песках оно, по нашим наблюдениям, значительно ниже. На глубине 45–50 см содержание мелкозема здесь колеблется от 2 до 5% и только в нижней части склона на глубине 95–100 см иногда повышается до 20–23%. Таким образом, сравниваемые нами лесные массивы характеризуются в общем однотипным составом песчаных почвообразующих пород.

почвы

По мнению П.И. Чудникова (1930), почвы коренных Припышминских сосняков-зеленомошников относились к подзолистому типу. Исследования Б.В. Надеждина (1960) и В.П. Фирсовой (1969) показали, что под влиянием травянистой растительности, внедряющейся под полог сосновых лесов в результате рубок и бокового осветления, в последние десятилетия усиливается дерновый процесс и формируются дерново-подзолистые почвы.

На вершинах и иисолируемых склонах относительно крутых и высоких всхолмлений и бугров под пологом сосняков лишайниковых и брусничнолишайниковых преобладают песчаные сильнодренированные суховатые и сухие бедные гумусом и илом почвы подзолистого типа.

Вершины невысоких песчаных бугров (увалов) заняты соснякамибрусничниками и экологически близкими к ним сосняками брусничновересковыми. Почвы под ними слабоподзолистые рыхлопесчаные суховатые относительно бедные элементами минерального питания. Грунтовые воды на глубине более 3—5 м.

На пологих дренированных склонах — доминирующих элементах рельефа — под пологом сосняков бруснично-черничных почвы дерново-среднеподзолистые свежие, периодически суховатые со слабо развитым аккумулятивным горизонтом (2—4 см). Обычно они двучленного сложения: верхние песчано-супесчаные горизонты на глубине 50—70 см подстилаются прослойками супеси (ортзанда), над которыми в первой половине вегетационного периода наблюдается слабая верховодка. На вырубках и под производными сосново-березовыми лесами в тех же экотопах развиваются дерново-подзолистые почвы с более мощным аккумулятивным горизонтом (до 3—5 см).

На нижних слабодренированных частях склонов и общирных плоских вершинах увалов под сосняками зеленомошно-черничными почвы дерновосредне- и сильноподзолистые, также двучленного сложения. Верхний песчано-супесчаный нанос на небольшой глубине (30—50 см) подстилается суглинком или глиной. Верховодка здесь ближе к поверхности почвы и устойчива в течение большей части вегетационного периода. В производных сосняках злаково-мелкотравных и березовых лесах обычны дерновоподзолистые почвы с гумусовым горизонтом мощностью 5—8 см. В сос-

няках травяных и орляковых преобладают относительно богатые гумусом свежие супесчано-суглинистые дерново-подзолистые почвы. Грунтовые воды на глубине от 3 до 5 м.

Гидроморфные почвы окраин слабопроточных западин в сосняках и березняках осоково-травяных представлены сырыми торфянисто-подзолисто-глеевыми почвами с мощностью торфа от 30 до 70 см. Грунтовые воды на глубине около 0,7-1,0 м.

И наконец, в центральной части замкнутых бессточных западин на верховых болотах в сосняках кустарничково-сфагновых почвы чисто органогенные торфяные на мощном торфянике.

Почвы островных боров Притоболья ранее почти не были изучены. По нашим наблюдениям (табл. 1), в Кочердыкско-Озернинском массиве на вершинах песчаных бугров под сосняками мертвопокровно-лишайниковыми (весной выражен промывной тип водного режима) преобладают эоловые слабосформированные боровые почвы, по-видимому, скрытоподзолистого типа. Горизонт A_1 в них почти не выражен (мощность до 1 см), почвенный профиль не дифференцирован. Грунтовые воды залегают на глубине 4-5 м и не доступны корням сосны.

На средних частях склонов, занятых сосняками злаково-мелкотравными, по-видимому, производными от сосняков мелкотравно-зеленомошных, преобладают дерново-слабоподзолистые почвы с хорошо выраженным светло-серым горизонтом A_1 мощностью от 6 до 12 см, белесоватым горизонтом A_2 и тонкими псевдофибрами на глубине 120—130 см. Дерново-подзолистые почвы описаны также для сосняков Аман-Карагая, расположенного на 200 км южнее Кочердыкского бора (Гаель и др., 1962). Эти почвы вполне соответствуют современным климатическим и ценотическим условиям, для которых характерны изреженность полога выборочными рубками и интенсивное внедрение в боры луговых и степных видов травянистых растений, почти полностью вытеснивших гипновые мхи.

Таким образом, автоморфные песчаные почвы сосняков южного Притоболья, сформировавшиеся на относительно выщелоченных песках (pH– KCl от 4,5 до 5,4) и характеризующиеся слабопромывным типом водного режима (за счет весенних талых вод), мы относим к подзолистому типу.

Шлейфы (нижние части склонов) песчаных бугров и пониженные равнинные участки, к которым приурочены сосняки вишняково-спирейноразнотравные, характеризуются преобладанием своеобразных дерновоборовых (Гаель и др., 1962) или серых лесных песчано-супесчаных почв с мощностью гумусового горизонта 40—50 см. Возможно, эти почвы сформировались во влажную субатлантическую эпоху под пологом смешанных сосново-лиственных лесов с примесью дуба и вяза в среднем голоцене, 7 5—2,5 тыс. лет назад (Нейштадт, 1957; Хабаров, 1977).

И наконец, в замкнутых плоских котловинах под сосново-березовыми и березово-осиновыми осоково-разнотравными лесами с близким уровнем грунтовых вод (0,5—1,5 м) обычны дерново-луговые и черноземно-луговые оглеенные и осолоделые почвы. Гидроморфные почвы Кочердыкско-Озернинского бора, вероятно, как и в географически аналогичном Бузулукском боровом массиве, прошедшие стадию дерново-луговых и черноземно-луговых почв (Хабаров, 1977) и в настоящее время испытывающие действие слабосолонцеватых вод, нельзя отнести к подзолистому типу.

Таблица 1 Главнейшие типы сосновых лесов Кочердыкско-Озернинского лесного массива

Группа типов песа	Почва	Гидрологи- ческие усло- вия	Тип леса ¹			
			коренные	производные		
Сосняки на крутых вершинах высоких бугров (дюн)	Эоловые сла- босформиро- ванные рых- лопесчаные скрытоподзо- листые сухие, периодичес- ки сухова тые (влажность летом 3-5%)	Грунтовые воды на глу- бине 5-6 м	Сосняк мертвопокровно- лишайнико- вый (1,1%). Бонитет IV	_		
Сосняки на пологих склонах ува- лов и невысоких слабовыпу клых вершинах	Дерново-под- золистые пес- чаные сухова- тые, периоди- чески сухие (влажность ле- том от 4 до 8%)	Грунтовые воды на глубине 2,5-3,5 м	Сосняки мелкотравно-зелено- мошные и зла- ково-мелкотрав- ные (72%) . Бо- нитет II-III	Березняки и березоосинники злаково- мелкотравные (11,5%)		
Сосняки на нижних частях склонов и плоских равнинных местоположениях	Дерново-боровые песчано- супесчаные и серые лесные суховатые, периодически свежие (влажность легом от 5–6 до 10%)	Грунтовые воды на глубине 1,5-2,5 м	Сосняки вишняково-разнотравный и осоково- злаково-мелко- травный (7,5%). Бонитет II—III	осинники злаково-раз- нотравные		
Сосняки неглу- боких западин рельефа	Дерново-луговые и луговочерноземные, серые лесные осолоделые, изредка солонцеватые, свежие (влажность летом от 7-8 до 15%)	Грунтовые воды на глубине 0,5-1,5 м	Сосняки с березой осоковотравяные (0,2%) Бонитет IV—III	Березняки и осинники осо- ково-вейнико- ковые (0,7%)		

¹ В скобках показана доля от общей лесопокрытой площади с преобладанием сосны.

Топоэкологически аналогичные типы почв с преобладанием дерновоборового типа при полном отсутствии почв подзолистого типа описаны А.Н. Маланьиным (1976) в Аракарагайском бору Кустанайской области, расположенном в 120 км к югу от Кочердыкско-Озернинского массива.

Зональные типы почв на междуречных территориях, окружающих Кочердыкско-Озернинский массив с севера, по исследованиям Л.С. Долговой (1954) и И.А. Фрейберг (1970), относятся к типам серых лесных и серых лесных осолоделых, сформировавшихся под осиново-березовыми колками. Кроме того, пятнами в понижениях рельефа при близком залегании покровных сутлинков встречаются почвы солонцово-солончакового комплекса (Фрейберг, 1970).

ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ТИПЫ ЛЕСА

Особенности состава растительности Припышминского лесного массива и окружающих территорий определяются его географическим положением в подзоне предлесостепных (подтаежных) сосново-березовых лесов.

Коренные зональные типы растительности на серых лесных почвах междуречья Пышма-Ница к северу от Припышминского борового массива представлены березовыми и осиново-березовыми злаково-разнотравными лесами с элементами таежного мелкотравья. Большая часть их территории раскорчевана и распахана. В понижениях рельефа расположены заболоченные березняки осоково-вейниковые. На надпойменных террасах речек — левых притоков р. Пышмы — изредка встречаются сосново-березовые и елово-березовые мелкотравно-зеленомошные леса на дерновоподзолистых супесчано-сутлинистых почвах.

В собственно Припышминском массиве, границы которого четко совпадают с конфигурацией надпойменных террас, коренная растительность носит таежно-лесостепной характер (Чудников, 1930; Зубарева, 1960). В составе мохового яруса сосняков- и ельников-зеленомошников, не расстроенных рубками и пожарами, обычно доминируют гипновые мхи Pleurozium schreberi Brid., Dicranum undulatum Br., Ptilium crista-castrensis Hedw., а в травяно-кустарничковом ярусе обычны растения бореального комплекса (Ledum palustre L., Vaccinium vitis-idaea L., Vaccinium myrtillus L., Galium boreale L., и др.). В сфагновых сосняках бореальный комплекс доминирует. В то же время на опушках массива, особенно по обочинам дорог и вблизи деревень встречаются многие "степные" виды: Filipendula heхареtala Gilib., Adonis vernalis L., Festuca sulcata Hack., Artemisia caespitosa Ledeb. и др. В последнее время в связи с рубками встречаемость этих видов возрастает.

Несмотря на широко распространенные на сплошных вырубках процессы смены сосны березой и осиной, в составе растительности Припышминских боров преобладают сосновые леса (43% покрытой лесом площади). На долю ельников, сохранившихся лишь в пониженных местообитаниях, редко затрагиваемых пожарами, приходится всего 1,7% площади.

В составе коренных типов сосновых лесов Припышминского массива резко доминируют сосняки бруснично-черничные (33%), злаково-мелкотравные (27%) и черничники (20%). На долю сосняков-брусничников приходится 13%. Незначительную часть занимают сосняки кустарничковосфагновые (4%), осоково-травяные (около 1%) и бруснично-вересковые. Лишь доли процента приходятся на сосняки бруснично-лишайниковые, лишайниковые и сосняки сложные (с липой), являющиеся географическим аналогом сложных сосняков подзоны елово-широколиственных лесов Европейской части СССР. Кратко опишем изучавшиеся нами коренные типы биогеоценозов.

Сосняк бруснично-лишайниковый (С. бр-лш) занимает вершины крутых высоких бугров (дюн) с суховатыми, периодическими сухими подзолистыми песчаными почвами. Влажность последних летом в верхнем 10-сантиметровом слое от 3 до 10—12%. Грунтовые воды — на недоступной корням глубине (более 5 м). Полнота естественных пирогенных древостоев в возрасте от 80 до 160 лет 0,5—0,7; состав 10С. Распределение

деревьев групповое (контагиозное). В составе нижнего яруса доминируют кустистые кладонии (Cladonia alpestris (L.) Rabh., Cl. rangiferina (L.) Web. emend. Vain, Cl. silvatica (L.) Hoffm.), а после пожара преобладают бокальчатые и трубчатые формы (Cl. gracilis (L.) Willd., Cl. coccifera (L.) Willd., Cl. botrytes (Hag.) Willd.). Из мхов встречаются Polytrichum juniperinum Hedw., Poly piliferum Hedw.). В травяно-кустарничковом ярусе редкие Vaccinium vitis-idaea, Pulsatilla patens (L.) Mill., Antennaria dioica (L.) Gaertn., Dianthus deltoides L., Gnaphalium silvaticum L. и др. Подлесок отсутствует.

Сосняк-брусничник (с-бр) приурочен к вершинам сравнительно невысоких всхолмлений и к верхним частям их покатых склонов. Почвы под этими борами слабоподзолистые рыхлопесчаные суховатые, относительно бедные гумусом и азотом (Надеждин, 1960; Зубарева, 1960; Фирсова, 1969). Тонкие прослойки или линзы ортзанда встречаются на глубине 70—80 см и более. Полнота древостоев в возрасте от 80 до 160 лет 0,6—0,8. Состав их 10С, реже 10С ед. Б. В подлеске встречаются Rosa cinnamomea L., Sorbus sibirica L., Juniperus communis L., В моховом ярусе доминируют Pleurozium schreberi, Polytrichum juniperinum, Pol. piliferum, а в травяном ярусе: Vaccinium vitis-idaea, рассеянно или единично встречаются Calamagrostis arundinacea, Calamagrostis epigeios Roth., Carex ericetorum Pall.. Antennaria dioica.

Сосняк бруснично-черничный (с. бр-ч) — наиболее распространенный тип леса Припышминского массива — занимает преобладающие элементы рельефа — пологие склоны и слабовыпуклые вершины увалов. Почвы — свежие дерново-подзолистые песчано-супесчаные. На глубине 40—80 см обычны водоупорный суглинок (или прослойки ортзанда) и слабая верховодка. Модальная полнота древостоев 0,8—1,0, состав 10С ед. Б., бонитет І—ІІ. Подлесок представлен единичными экземплярами Sorbus sibirica, Salix caprea L., Rosa cinnamomea, Juniperus communis. В моховом ярусе доминируют Pleurozium schreberi, Dicranum undulatum, а после пожаров — Polytrichum juniperinum, Pol. piliferum. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus, Lycopodium anceps Wallr., Calamagrostis arundinacea, Ramischia secunda Garcke, Chimaphilla umbellata (L.) Nutt., Geranium silvaticum L., Galium boreale L., Potentilla erecta (L.) Hampe.

Сосняк-черничник (с-ч) занимает в Примышминском массиве около 20% общей площади. Располагается на слабодренированных нижних частях склонов, плоских вершинах и террасах. Почвы свежие, периодически влажные супесчаные дерново-подзолистые. На глубине 30—40 см — подстилающие сутлинки и (до первой половины лета) обильная верховодка. Для древостоев (I, реже II бонитет) V класса возраста характерен состав 9С1Б. Подлесок развит слабо. В нем встречается Sorbus sibirica, Salix саргеа, Alnus incana (L.) Moench, Juniperus communis. Моховой ярус в этом типе леса образует сплошной фон. Доминируют Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, пятнами встречаются Ptilium crista-castrensis Hedw., Rhytidiadelphus triquetrus Hedw., по микропонижениям — Polytrichum commune Hedw. Характерный комплекс растений травяно-кустарничы вого яруса —Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum L., Linnaea borealis L., Pirola rotundifolia L., Luzula pilosa (L.) Willd., Melampyrum pratense L., Po-

tentilla erecta Hampe, Molinia coerulea (L.) Moensh. Физиономическим вариантом сосняков-черничников, возникающим под влиянием низовых пожаров, осветления поверхности почвы рубками, являются сосняки злаково-мелкотравные. В нижних ярусах их гипновые мхи встречаются лишь отдельными пятнами, а доминируют злаки (Calamagrostis arundinacea, Molinia coerulea, Brachypodium pinnatum) и перечисленные выше виды "борового мелкотравья".

Сосняк кустарничково-сфагновый (с. к-сф) занимает верховые болота. Полнота древостоев V класса возраста 0,3—0,5; состав 10С, бонитет V—Va, подлесок отсутствует. В моховом ярусе преобладают Sphagnum magellanicum Brid., Sph. fuscum (Schimp.) Klinggr., Sph. girgensonii Russ. В травяно-кустарничковом ярусе более или менее константны Ledum palustre L., Chamaedaphne calyculata (L.) Moench., Andromeda polidolia L., Oxycossus quadripetalis Gilib., Vaccinium vitis-idaea и др.

Подробная характеристика остальных типов леса Припышминского массива приводится в работах П.И. Чудникова (1930); Р.С. Зубаревой (1960), С.Н. Санникова (1961, 1962). В соответствии с более тяжелым механическим составом почв в западной части этого массива доминируют высокопроизводительные сосняки бруснично-черничные и черничники (около 70% площади). В восточной же части (в пределах Тюменской области) чаще встречаются сосняки бруснично-лишайниковые брусничники и бруснично-вересковые на бугристых песчаных (частью эоловых) отложениях. Необходимо отметить также, что в сосняках лишайниковых и брусничниках преобладают сравнительно низкополнотные древостои, сосняки бруснично-черничные и черничники представлены преимущественно высокополнотными насаждениями (модальная полнота 0,8-1,0); сосняки злаково-мелкотравные характеризуются меньшей полнотой (0,6-0,8) и, наконец, сосняки кустарничково-сфагновые отличаются низкой полнотой (0,3-0,5). Эти лесотипологические особенности структуры древостоев имеют важное значение для семеношения и возобновления популяний сосны.

Коренные типы растительности, окружающей территорию Кочердыкско-Озернинского массива, характеризуются осиново-березовыми и березово-осиновыми остепненными злаково-разнотравными лесами, местами в сочетании с разнотравно-злаковыми лугами (карта "Растительность Западно-Сибирской равнины", 1976).

В пределах Кочердыкско-Озернинского массива структура типов леса отражается схемой (см. табл. 1), разработанной нами на основе полевых исследований 1971—1972 гг. с учетом материалов исследований Н А. Коновалова (1956) и Ф.А. Соловьева (1960).

Некоторые показатели структуры древостоев сосны по данным последнего лесоустройства:

Класс возраста	I	II	Ш	IV	v	VI	VII	VIII
Площадь,	3359	2581	833	2338	2926	1278	1369	610
г а %	23	17	5	14	19	9	9	4

Таким образом, в массиве преобладают молодые древостои (до 40-летнего возраста), образовавшиеся на месте сплошных вырубок, а также

средневозрастные и приспевающие (60-100 лет). Спелые же и перестойные леса большей частью вырублены.

Преобладают древостои с полнотой 0,6—0,8, близкие по этому показателю структуры к древостоям восточной части Припышминского массива:

В сосняках мертвопокровно-лишайниковых (с. мп-лш) константно встречаются кладонии (общее проективное покрытие около 15—25%), единично такие ксерофиты, как осока верещатниковая (Carex ericetorum) и овсяница овечья (Festuca ovina L.).

В сосняке злаково-мелкотравном (с. зл-мтр) в моховом ярусе (пятнами) преобладают Pleurozium schreberi (проективное покрытие около 20%) и Dicranum undulatum (10%). Встречаемость их более 50%. Отмечены также Ptilium crista-castrensis, Hylocomium splendens Hedw. Из лишайников рассеянно присутствуют Cladonia alpestris, Cl. rangiferina, Cl. silvatica. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют Calamagrostis epigeios, Carex ericetorum, Ramischia secunda. Реже встречаются Pirola rotundifolia, Vaccinium vitis-idaea, Rubus saxatilis L., Pteridium aquilinum Kuhn., Polygonatum officinale All., Chimaphila umbellata, Geranium sulvaticum, Equisetum silvaticum L. и др. В подлеске — редко Spiraea salicifolia L.

В сосняке вишняково-разнотравном (с. вш-ртр) в подлеске обильно представлены Cerasus fruticosa Pall., Genista tinctoria L., Spiraea salicifolia. Проективное покрытие достигает 65—70%. Под их пологом встречаются мхи — Pleurozium schreberi и Dicranum undulatum. В травяно-кустарничковом ярусе единично встречаются Asparagus officinalis L., Polygonatum officinale, Thalictrum aquilegifolium L., Erigeron canadensis L. и другие виды.

ГЛАВА III

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

методические принципы

В соответствии с целью работы основные методические принципы исследований сводились к следующему:

- а) биогеоценолого-географический подход сравнительное изучение процессов возобновления популяций сосны в различных ландшафтно-географических подзонах и типах биогеоценозов;
- б) ценопопуляционно-микроэкосистемный подход, сущность которого сводится к анализу изменений численности, жизнеспособности и роста подроста в тесной связи с сопряженными пространственными изменениями структуры и функций древостоя и главнейших факторов микросреды в пределах того или иного биогеоценоза и ценопопуляции (Санников, Санникова, 1979);

- в) эколого-динамический изучение процессов естественного возобновления популяций на фоне сезонной и многолетней динамики ведущих факторов среды;
- г) экспериментальный многократное воспроизведение и стационарное изучение начальных решающих фаз возобновления в различных типах микросреды.

Ниже рассматриваются методы исследований в плане основных вопросов программы.

КЛАССИФИКАЦИЯ БИОТОПОВ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Нами принята следующая схема соподчиненных единиц классификации типов биотопов естественного возобновления популяций сосны и сопутствующих видов в пределах ландшафтно-географических подзон: тип лесного массива (сосновые леса на песчаных надпойменных террасах) — тип леса (представленный "коренным" или "условно коренным" типом биогеоценоза) — тип биотопа (гари или негорелые участки — свыше 25 лет — в пределах одного типа биогеоценоза). Номенклатура диагностика и энтопические аналоги типов леса Припышминского и Кочердыкско-Озернинского массивов даны по С.Н.Санникову (1962, 1974).

Под типом леса в соответствии с представлениями генетической (динамической) школы лесной типологии (Ивашкевич, 1933; Aichinger, 1951; Колесников, 1956, 1974; Zlatnik, 1960; Мелехов, 1980; и др.) и нашими исследованиями (Санников, 1970а) мы понимаем экосистему — "пучок" циклически резко дивергирующих (под влиянием экзогенных нарушений структуры), но затем постепенно конвергирующих (дигрессивно-демутационных) рядов возобновления и развития лесных биогеоценозов в пределах одного типа экотопов (лесорастительных условий) и одного ландшафтного региона.

В Припышминском лесном массиве исследования проводились в шести доминирующих типах леса (в естественных пирогенных типах биогеоценозов), охватывающих весь топоэкологический профиль сосновых лесов: в сосняках бруснично-лишайниковых, брусничниках, бруснично-черничных, черничниках, элаково-мелкотравных и кустарничково-сфагновых. В Кочердыкско-Озернинском массиве изучались три типа леса, энтопически аналогичные первому, третьему и пятому из названных выше типов леса Припышминских боров, а именно: в сосняках мертвопокровно-лишайниковых, элаково-мелкотравных и вишняково-разнотравных.

В Припышминском массиве, избранном в качестве "ключевого" для экологического изучения естественного возобновления сосны, в каждом типе леса подбирались серии пробных площадей, отражающих различные стадии возрастного развития древостоев — от 40—50 до 190—200-летнего возраста. В Кочердыкско-Озернинском массиве естественное возобновление изучалось под пологом 60—120-летних древостоев.

АНАЛИЗ ЗАВИСИМОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ОТ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЙ ДРЕВОСТОЕВ

В лесоводстве и лесоведении издавна применяются методы изучения строения древостоев путем сплошного перечета достаточно большой выборки деревьев (250—300 экз.) на относительно крупных (0,25—1,0 га) пробных площадях. На этих же пробах выполняется и выборочный статистический учет подроста — обычно на 10—30 систематически размещенных учетных площадках размером от 1 до 10 м². Однако такие пробные площади малопригодны для выявления закономерностей динамики численности, жизнеспособности и роста подроста в зависимости от ближайшего ценотического окружения и факторов микросреды. Пространственная структура древостоев и подроста со случайным (или контагиозным) размещением особей весьма неоднородна (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Плотников, 1970).

Поэтому получаемые средние для всей пробной площади характеристики плотности стояния, диаметра, высоты деревьев, сомкнутости, возраста и жизненности древостоя и подроста и других показателей не отражают всего диапазона вариабельности изучаемых факторов и, следовательно, не могут вскрыть количественной зависимости возобновления от структуры древостоя.

Популяционно-экологический подход требует сопряженного изучения изменений показателей подроста, окружающего древостоя (в зоне его влияния) и важнейших факторов внешней среды. Нами разработаны "ценопопуляционно-микроэкосистемный" принцип и соответствующая система методов количественного статистического изучения изменений численности, жизнеспособности и роста подроста в зависимости от горизонтальной структуры, роста и семеношения окружающего древостоя, а также от состояния субстрата, толщины подстилки, проективного покрытия и фитомассы травяно-кустарничкового яруса, освещенности и других факторов (Санников, Санникова, 1979).

Исходя из требований наибольшей генетической однородности особей в пределах ценопопуляции с учетом дальности наиболее эффективного разлета пыльцы и семян (50—70 м), размер пробных площадей для получения репрезентативной выборки принят от 0,75 до 1,5 га (Санников и др., 1976).

Сопряженный учет структуры древостоя, подроста и факторов его среды выполнялся на 60–120 круговых площадках. Каждая из них представляет, на наш взгляд, элементарные части (микроэкосистемы) лесного биогеоценоза, характеризующиеся спецификой состава, структуры и наиболее тесными взаимоотношениями древостоя, подроста, нижних ярусов фитоценоза, почвы, гидрологических факторов, микроклимата, фауны и т.п. В центре таких микроэкосистем "древостой — среда — подрост" сказывается эдифицирующее влияние корневой конкуренции только тех деревьев, которые расположены на площадке. Круговые площадки с радиусом, равным средней длине главных боковых корней деревьев (от 7 до 15 м), конкурирующих с подростом, систематически размещались на трех—пяти параплельных трансектах, отстоящих друг от друга на 10—20 м, с шагом между их центрами в пять метров. При этом длощадки частично

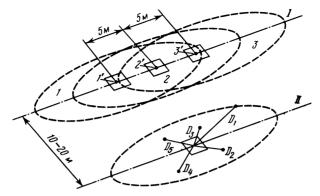


Рис. 3. Схема размещения учетных площадок на пробной площади I, II — трансекты; 1, 2, 3 — круговые площадки для учета древостоя; 1', 2', 3' — квадратные площадки для учета подроста и факторов среды; D_1, D_2, D_3, D_4 — расстояния от центра площадок до деревьев

перекрывались (рис. 3). Общая площадь учетных площадок на пробе в большинстве случаев изменялась в пределах от 9000 до 50000 $\rm m^2$ с количеством деревьев на них от 700 до 1400. Всего заложено 12 таких постоянных пробных площадей, на которых учтено и обмерено около 7500 деревьев.

Изучение структуры и корневой конкуренции древостоя

Считая, что конкурентная роль корневой системы дерева, заключающаяся в потреблении влаги и минеральных веществ почвы (Харпер, 1964; Карпов, 1969; Карпов и др., 1983), тесно коррелирует с объемным приростом ствола, можно допустить, что фактор корневой конкуренции дерева (ККЛ) прямо пропорционален объемному приросту ствола (Z_n) и находится в обратной связи с расстоянием до дерева от центра учетной плошадки (D). Последнее допущение основано на данных исследований Л.Н. Грибанова (1956), Мак-Дональда (McDonald, 1976) и наших (Санникова, 1979). На круговых площадках у каждого дерева определялись: диаметр на высоте 1,3 м $(d_{1,3})$ прирост по радиусу (Z_r) за последние пять лет (с помощью приростного бурава), расстояние от центра учетной площадки (D). Текущий объемный прирост деревьев определялся графическим методом по эмпирической кривой зависимости объема деревьев (V) от $d_{1,3}$, полученной на основе определения V и Z_v у шести-девяти модельных деревьев, взятых из средней и крайних ступеней толщины и по высоте близких к средней "кривой высот" древостоя.

Интегральный показатель корневой конкуренции всех (n) деревьев, расположенных на круговой площадке, по отношению к подросту харак-

теризовался суммой
$$\sum_{i=1}^{n} Z_{v}/D$$
.

Оценка семеношения древостоев

Для ценопопуляционно-микроэкосистемного анализа необходимо проследить изменение численности подроста в зависимости от уровня эффективного обсеменения на каждой учетной площадке.

Общий урожай шишек сосны, созревших за определенный период на пробной площади, находился путем подсчета всех шишек, опавших на поверхность почвы за этот период (Lehto, 1956). На участках, пройденных низовым пожаром, среднегодовой урожай определялся путем деления общего количества найденных необгоревших шишек (на 60—120 учетных площадках размером 50 × 50 см) на давность пожара (лет). На негорелых участках общее количество учтенных на площадках неразложившихся шишек (с еще не отделившимися от стерженька чешуями) делилось на средний период разложения шишек. На основании наших наблюдений в Припышминских борах период разложения шишек до стадии отделения кроющих чешуй от оси в среднем составляет в сосняках-черничниках 15 лет, в сосняках бруснично-черничных 18 лет и в сосняках-брусничниках 23 года.

Пересчет урожая шишек в урожай семян, созревших на 1 га древостоя, проводился на основе 20-25-кратного определения количества полнозернистых семян в одной шишке. По нашим многолетним наблюдениям, среднее число полных семян в шишке в Припышминских сосняках составляет: в бруснично-лишайниковом -5, в брусничнике -6, в бруснично-черничном -10, в черничнике -12 и в кустарничково-сфагновым -3.

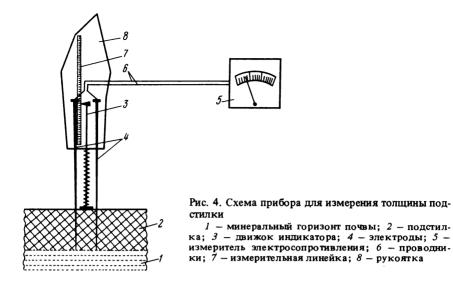
Соотношение величин урожаев за последние шесть-семь лет определялось по следам опавших шишек на 150—200 ветвях, взятых из седьмой-десятой мутовок, считая сверху, из крон 10—15 деревьев ІІ класса роста (Трофимова, 1953; Некрасова, 1957; Горчаковский, 1958).

Травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый покровы

На постоянных учетных площадках размером 1×1 м, расположенных в центре круговых учетных площадок (см. рис. 3), определялись видовой состав, проективное покрытие (с помощью 100-клеточной сетки Раменского) и средняя высота растений травяно-кустарничкового и моховолишайникового покрова. Показатель конкуренции травяного яруса устанавливался по величине его проективного покрытия или воздушно-сухой фитомассы. Последняя определялась путем взятия укосов в период максимального облиствения растений на 60-100 площадках размером 1 м^2 , расположенных рядом с постоянными учетными площадками (в центре круговых).

Субстрат

Под субстратом для семенного возобновления древесных растений мы понимаем верхний слой минеральных горизонтов почвы, мертвого органогенного покрова (подстилки, валежа) или живого мохового и лишайникового покрова толщиной до $6-10\,\mathrm{cm}$, в котором происходит прорастание семян и первоначальное укоренение проростков и всходов (Санников, $1970\mathrm{B}$).



В зависимости от состава и физико-химических свойств (в особенности гидрологических), определяющих успех семенного возобновления, нами различались следующие типы субстратов, наиболее распространенных в сосновых лесах Зауралья: 1) гипново-моховой; 2) лишайниковый (из кустистых кладоний); 3) мертвопокровный; 4) гаревой (обожженные подстилка или мохово-лишайниковый покров); 5) минерализованная (обнаженная) почва.

Из физических свойств субстрата определялись объемный вес, толщина органогенного слоя и влажность.

Измерение толщины подстилки. Точное и быстрое определение мошности слоя лесной подстилки необходимо не только в исследованных по экологии естественного возобновления, но и в лесной гидрологии, пирологии, микологии, а также в биогеоценологических. исследованиях. Нами разработан электрометрический метод измерения толщины подстилки (Санников, Санникова, 1979). Он основан на резком градиенте объемной влажности между подстилкой и минеральным горизонтом почвы, который наблюдается во время длительных бездождных периодов. Измерение проводится с помощью двух игольчатых электродов, которыми вертикально пронзается подстилка (рис. 4). Как только электроды касаются минерального горизонта почвы, электросопротивление резко падает и стрелка мегомметра отклоняется от нулевого положения. В этот момент по шкале и определяется длина погруженной в подстилку части электродов. Ошибка в измерении толшины мертвого напочвенного покрова описанным методом не превышает 2-3 мм. Процесс измерения не сопряжен с нарушением естественного сложения подстилки.

Измерение толщины подстилки выполнено на всех пробных площадях и учетных площадках (около 2500 тыс. измерений), а также на участках экспериментальных посевов.

Динамика влажности и температуры. Динамика объемной влажности и температуры субстрата прослеживалась в период прорастания семян и

Укоренения проростков во всех экспериментальных посевах семян сосны в течение полутора-двух месяцев. В качестве основного метода определения влаги был принят термовесовой. Образцы субстрата брались из поверхностного слоя 0-2 см в алюминиевые боксы с объемом 65 см³ в 5-10-кратной повторности для каждого варианта опыта и высущивались в сущильном шкафу при температуре 80°. Влажность определялась сразу после пождя, ежепневно в первые пва-три пня после пождя, а затем через пень. Кроме того, для стационарных исследований динамики влажности различных типов органогенного субстрата применен метод повторных взвешиваний лизиметров - круглых алюминиевых контейнеров высотой 2 см. диаметром 20 см и с дном из батиста, заряженных субстратом в его естественном сложении (Санников, Захаров, 1978). Лизиметры в 5-10-кратной повторности устанавливались в круглых нишах, вырезанных в соответствующем типе субстрата наравне с его поверхностью. Периодическое взвещание лизиметров (через 2-6 ч) производилось в лесу на весах ВЛТК-500, снабженных ветровой защитой. После завершения прорастания семян и первоначального укоренения проростков определялся сухой вес содержимого контейнеров. Всего выполнено около 2500 определений влажности субстрата¹. Температура субстрата на глубине 5-7 см записывалась недельными термографами и контролировалась срочными термометрами.

Оценка гидротермических условий для прорастания семян. Прорастание семян сосны на неразложившейся хвоево-моховой подстилке начинается при ее объемной влажности выше 15% (Попов, 1954). Суммируя ежедневные превышения влажности субстрата (в процентах) над указанным экологическим минимумом за весь период прорастания (15—20 дней), можно получить показатель влагообеспеченности этого процесса, который мы назвали интегральной эффективной влажностью (ИЭВ). Отношение фактической ИЭВ к оптимальной (равной произведению оптимальной влажности, например, 45% для подстилки, на число дней прорастания) дает представление о степени отклонения фактора от предпочитаемого уровня (Санникова, 1977). Аналогично оценивали интегральную эффективную температуру (ИЭТ) субстрата на глубине 1—2 и 5—7 см.

Химические свойства. На негорелых участках и пожарищах различной давности из химических свойств субстрата и подстилающего горизонта почвы (на глубине от 7 до 10 см), важных для роста всходов сосны, определялись рН (водный), K_2 О (по Пейве), P_2 О₅ (по Кирсанову), общий азот (по Кьельдалю).

 $^{^1}$ Для детальных "микроэкологических" исследований флюктуаций влажности подстилки, мохового и лишайникового покровов и ее влияния на прорастание семян нами разработан и применен электрометрический метод (Санников и др., 1979). Сущность его заключается в периодической регистрации тесно связанного с влажностью среды (η — от 0,80 до 0,94) электросопротивления датчиков из хвои сосны, аккуратно вмонтированных в субстрат.

Изучение экоклимата

Измерение фотосинтетически активной радиации (ФАР). На всех пробных площадях и учетных площадках в пасмурный день (облачность 10 баллов) с помощью люксметра Ю-16 выполнялись измерения интенсивности общей радиации, которые затем выражались в процентах от интенсивности света, определенной на смежной сплошной вырубке или поляне. По мнению В.А. Алексеева (1975) и других авторов, люксметр Ю-16 можно считать одним из лучших приборов для оценки относительных величин ФАР. Измерения проводились в 12—14 ч на высоте 2 м, а также на высоте расположения терминальных почек главной оси среднего по высоте экземпляра подроста сосны на каждой учетной площадке. Кроме того, в отдельные дни прослеживался дневной ход ФАР.

Гидротермический режим воздуха. Температура и относительная влажность воздуха на высоте расположения хвои одно-, двухлетних всходов (5-7 см) на постоянных пробных площадях и в экспериментальных посевах записывались с помощью недельных термографов (М-16 Н) и гигрографов (М-21 Н), установленных под микроклиматической защитой от прямой солнечной радиации и осадков. Термографы еженедельно проверялись по показаниям срочных термометров, а гигрографы — по аспирационным психрометрам. Всего в 1972—1974 гг. в четырех типах леса и различных типах микросреды (на мохово-хвоевой подстилке, обожженной подстилке и минерализованной поверхности почвы) было оборудовано и работало восемь микроклимато-почвенных станций. Каждая из них включала гигрограф, два термографа ("почвенный" и "воздушный"), три-пять максимальных и столько же минимальных термометров, четыре термометра Савинова, термометр-щуп и 10 осадкомеров.

Осадки. Измерение количества вертикальных осадков, проникающих под полог леса, проводилось на опытных посевах с помощью дождемеров Давитая или стеклянных воронок (с приемной поверхностью 200 см²), вставленных в бутылки. Осадкомеры выставлялись на посевах в 10-кратной повторности. Контроль количества и запись интенсивности осадков на пробах выполнялись плювиографами П-2, один из которых находился под пологом леса, а другой на сплошной вырубке. Горизонтальные осадки записывались росографом М-39 и, кроме того, учитывались лизиметрами — по разнице их веса в 21 ч вечером предыдущего и в 5 ч утра текущего дня.

Характеристика гидротермического режима почвы

Влажность почвы. Для выявления сезонной динамики влажности минеральных горизонтов почвы на различной глубине (0-2, 7-10, 15-20, 45-50 и 95-100 см, в сосняке кустарничково-сфагновом — только до уровня грунтовых вод) в четырех типах леса Припышминского массива несколько раз в течение вегетационного периода с мая по сентябрь (одиндва раза в месяц) проводились определения влажности в трехкратной повторности на каждой глубине. Всего выполнено около 1000 определений.

Температура почвы. Одновременно с влажностью на тех же участках определялась температура почвы с помощью термометров-щупов и термо-

метров Савинова на глубине 5, 10, 20, 30, 40, 50, 100 см. Выполнено около 700 измерений температуры почвы. Кроме того, температура почвы во всех вариантах опыта записывалась почвенными термографами. Экстремальные температуры определялись фиксирующими термометрами. Все измерения температуры проводились в четырех-пятикратной повторности.

Суточная и сезонная динамика термических условий для роста корней всходов записывалась с помощью термографов. Биметаллическая пластина последних помещалась в небольшую нишу, аккуратно вырезанную в верхней части минерального горизонта почвы на глубине 5—10 см. Осыпание почвы и подстилки на датчик предотвращалось с помощью каркаса из бронзовой сетки. Разница в температуре почвы (точнее — воздуха почвенной ниши), измеренной этим методом и контрольными термометрами Савинова, не превышала $0.5-0.7^{\circ}$ и, по-видимому, обусловлена инерционностью датчика прибора.

Учет подроста

Подрост древесных растений учитывался на 60-120 площадках размером 1×1 м, расположенных в центре элементарных круговых площадок. Ошибка определения средней численности подроста не превышала 10-15%. У всех экземпляров подроста устанавливались высота стволика, возраст и жизнеспособность. По жизнеспособности различались следующие категории: здоровые, угнетенные, механически поврежденные, больные и мертвые. Критериями жизнеспособности считались: прогрессирующий или, по крайней мере, стабилизированный прирост главной оси стволика, который должен быть не менее прироста верхних боковых ветвей (Злобин, 1970), нормально развитая зеленая хвоя и отсутствие повреждений грибами и насекомыми.

Для изучения хода роста в высоту, определения объема и текущего прироста стволиков по объему из каждой градации растений по высоте $(0-25, 26-50\ \text{см}\ \text{и}\ \text{т.д.})$ на учетных площадках в пределах всей пробной площади отбиралось по три модельных экземпляра. На основании данных обмера секций стволиков моделей (длиной $10-30\ \text{см}$) строились графики зависимости Z_{υ} моделей от их высоты и определялся средний статистический объем и средний текущий прирост по объему среднего по высоте стволика на каждой учетной площадке.

Кроме описанных выше основных постоянных пробных площадей, для сравнительной оценки естественной возобновляемости сосны в различных типах леса изучавшихся подзон заложено 52 временных пробных площади. На таких упрощенных пробах (размер 0,25—0,50 га) выполнялись лесоэкологическое описание с почвенным разрезом, сплошной перечет древостоя, учет семеношения. На 30—40 систематически размещенных учетных площадках размером 1 м² измерялись толщина подстилки и проективное покрытие растений нижних ярусов; определялись численность, жизненность и рост подроста древесных растений.

Изучение динамики численности подроста выполнялось двумя методами:

1) путем стационарных повторных учетов численности и жизненности подроста на постоянных учетных площадках в экспериментальных посевах или

естественных молодняках в течение 6-17 лет; 2) методом восстановленной динамики численности подроста на основе изучения его возрастной структуры и эмпирических кривых выживания подроста различных генераций в опытных посевах (см. гл. V).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ, ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ И РОСТА ВСХОДОВ

Методика опытных выжиганий. Для изучения средопреобразующей и возобновительной роли низовых пожаров в течение трех лет (1971—1973 гг.) в один из засушливых периодов середины лета в сосняках бруснично-лишайниковых, бруснично-черничных и черничниках проводились опытные низовые палы на предварительно опаханных участках (рядом с контрольными).

Методика проведения экспериментальных палов, специальная аппаратура (разработанный нами электротермограф с 24 термопарами, устанавливаемыми на поверхности подстилки и на высоте 10-12 см над ней), результаты изучения динамики и сумм температур в зоне горения в связи со степенью выгорания субстрата подробно рассмотрены в статье С.Н. Санникова и др., (1978). Отметим лишь, что в соответствии с разной толшиной выгоревшего слоя подстилки или мохового покрова (2.5—4.0 см в сосняке бруснично-черничном и 1,0-1,5 см в сосняке-черничнике) и неодинаковой влажностью субстрата сумма температур горения в первом типе леса была примерно в три раза выше, чем во втором. Во всех опытах суммы температур за весь период горения тесно коррелировали с толшиной выгоревшего слоя подстилки и мохового покрова $(\eta - \text{от } 0.89 \text{ до } 0.91)$. На этом основании при изучении экологических последствий пожаров по их интенсивности они подразделялись на четыре категории в зависимости от толщины недогоревшего органогенного слоя (тесно связанного с толщиной выгоревшего слоя): 0-0.5 см — очень сильная, 0.6-1.5 см — сильная, 1.6-2.5 см — средняя и свыше 2.5 см — слабая интенсивность.

Степень огневого повреждения деревьев вычислялась как максимальная (по длине ствола) доля (процент) летального поражения луба и камбия по окружности ствола (Санников, Смольникова, 1983). При этом зона омертвения проводящих тканей и толщина грубой корки определялись с помощью электродов того же прибора, который использовался для измерения толщины подстилки (см. рис. 4).

Методика экспериментальных посевов. Во всех изучавшихся типах леса Припышминского массива на негорелых участках, экспериментальных палах и гарях в течение трех лет (1972—1974 гг.), после завершения вылета семян из шишек (20—25 июня), закладывались опытные посевы семян сосны. Высев проводился в квадратные площадки размером 50×50 или 100×100 см в 10—20-кратной повторности по 100 полнозернистых семян с крылатками без заделки (имитация самосева). Для контроля влияния мелких млекопитающих и птиц часть семян высевалась под защитой из сетки. Кроме того, в каждом варианте опыта было засеяно по пять площадок "рабочей повторности" для последующей препарировки всходов (при изучении их роста и морфогенеза). Наблюдения за гидротермическим режимом субстрата и экоклиматом проводилось на микроклиматических станциях (см. выше). Всего в 1972—1974 гг. было заложено 180 площадок экспериментальных посевов.

Учет численности и жизнеспособности всходов. После посева ежедневно в первые 15 дней, через день во вторую половину первого месяца, один раз в неделю до конца первого вегетационного периода и, наконец, весной и осенью второго-пятого года жизни сеянцев выполнялся учет численности всходов с разделением их по категориям жизнеспособности. При этом особо отмечались повреждения семян и проростков мышевидными грызунами и птицами.

Морфометрия всходов. В конце первого—четвертого вегетационных периодов проводилась выкопка (с тщательной препарировкой и отмывкой корней) 10—15 модельных экземпляров сеянцев в двух основных вариантах опыта (на гари и негари). У каждого экземпляра измерялись высота стволика, длина и толщина корней разных порядков, длина и ширина хвои, число микоризных окончаний; определялся воздушно-сухой вес стволика, хвои, корней.

Влияние влажности песчаного субстрата на прорастание семян сосны. Требовательность к влаге прорастающих семян различных географических групп популяций Среднего и Южного Зауралья (Пышминской, Кочердыкской, Аман-Карагайской и Наурзумской) изучалась в серии лабораторных опытов в термостате при 24°. Семена, извлеченные из шишек при температуре 50–60°, тщательно заделывались в стандартно уплотненный (50 г/см²) песчаный субстрат толщиной 4—5 мм. Посев проводился в чашки Петри по 50 семян в пятикратной повторности для каждого из следующих режимов влажности: 24 3, 5, 10, 15, 25, 35, 50% по объему. Ежедневный контроль за поддержанием постоянной влажности субстрата осуществлялся на весах ВЛТК-500. Потери влаги восполнялись с помощью пульверизатора. Учет проростков проводился ежедневно в течение 2С дней, точность определения средней всхожести семян 15—20%.

Количественная оценка потребления семян сосны мелкими млекопитающими и птицами. Опыт проведен на смежных горелом и негорелом участках под пологом древостоя с полнотой 0,7 в типе леса сосняк злаково-мелкотравный. В течение полутора месяцев (с августа до середины сентября) контейнеры из мелкоячеистой латунной сетки размером 10×10×2 см, заряженные "фоновым" типом субстрата, с высеянными в них семенами сосны (по пять семян с крылатками) устанавливались наравне с поверхностью почвы сериями (по 5 шт.) в 50-кратной повторности в трех вариантах: 1) посевы окружены стенкой из рубероида или железа высотой 50 см, вкопанной в почву на глубину 20 см (исключено влияние мелких млекопитающих); 2) посевы со всех сторон защищены металлической сеткой размером 4×4 см (исключены мелкие млекопитающие и птицы); 3) доступ к посевам для животных свободен (контроль).

МАТЕМАТИКО-СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА РЕЗУЛЬТАТОВ

Корреляционно-регрессионный и факторный анализ. Для выявления зависимости численности, жизненности и роста подроста сосны от структуры древостоя и среды для основных пробных площадей, заложенных по ценопопуляционно-микроэкосистемному принципу, выполнен корреляционно-регрессионный анализ с использованием ЭВМ "Мир-1" и СМ-3.

На первом этапе обработки данных для всех учетных площадок одной

пробной площади составлялись сопряженные ряды изучавшихся показателей подроста, древостоя и микросреды.

На втором этапе вычислялись парные коэффициенты корреляции и корреляционные отношения. На основании этих коэффициентов определена степень достоверности, детерминированности и тесноты связи между факторами. Одновременно по той же программе были найдены уравнения регрессии и их коэффициенты.

И наконец, после выявления ведущих факторов абиотической и биотической среды, т.е. тех, с которыми показатели численности и состояния подроста находятся в наиболее тесной и достоверной связи, выполнен факторный анализ (анализ главных компонент). Результаты последнего служили дополнительным критерием для оценки относительной роли различных факторов и их групп в возобновлении.

Вычисление показателей структуры древостоя, состояния подроста и среды. Для каждой пробной площади на основе данных 30—100 учетных площадок вычислялись (в пересчете на 1 га) следующие средние величины (и их ошибки): по древостою — число деревьев (плотность стояния), абсолютная и относительная полноты, среднегодовое количество семян; по подросту — общая численность; коэффициент варьирования плотности; средние высота, прирост главной оси стволика и прирост по объему (за последние пять лет). Из показателей среды вычислялись: средние относительная освещенность (ФАР), толщина подстилки, общее проективное покрытие растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов.

ГЛАВА IV

СЕМЕНОШЕНИЕ ДРЕВОСТОЕВ

Успех естественного возобновления сосны зависит от многих факторов среды, структуры и функций популяций. Но его первым совершенно необходимым условием является достаточно обильное и частое семеношение, т.е. достаточно высокий репродуктивный потенциал популяции.

УРОЖАЙ И КАЧЕСТВО СЕМЯН

Сопоставляя величины среднегодового урожая полнозернистых семян сосны в Припышминском и Кочердыкско-Озернинском массивах (табл. 2) в энтопически аналогичных типах сосновых лесов на невысоких песчаных увалах надпойменных террас (Санников, 1974), приходим к выводу, что в подзоне предлесостепи семеношение во всех трех сравниваемых типах леса в древостоях близкой полноты и биологического возраста в тришесть раз меньше, чем в южной лесостепи. Разница во всех случаях статистически достоверна на 99-процентном уровне значимости. В то же время семенная продуктивность Припышминских сосняков не ниже, чем в географически замещающих типах леса южной части лесной зоны европейской части СССР и смежных районов Западной Сибири (Тюрин, 1925; Нестеров, 1935; Аэниев, 1959; 1974; Некрасова, 1960, 1962; Молчанов, 1967). В островных борах Южного Притоболья, по исследованиям З.И. Тро-

Таблица 2 Урожай семян сосны (тыс./га/год) в энтопически аналогичных типах леса сосняков Среднего и Южного Зауралья

На вершинах увалов				На средних частях склонов		
тип леса А		P N _S		тип леса	A	
П	одзона пред	∣ 1е∞степи (Пॄ	 липышминский .	лесной массив)	ı	
бр-лш	95	0,70	315 ± 52	бр-ч	140	
бр	100	0,60	326 ± 53	бр-ч	120	
Подзона	южной лесс	степи (Кочер	дыкско-Озерни	нский лесной м	ассив)	
мп-лш	65	0,55	853 ± 137	зл-мгр	80	
мп-лш	65	0,55	1296 ± 68	зл-мтр	100	
мп-лш	85	0,60	1288 ± 123	зл-мтр	105	

 Π р и м е ч а н и е. A — возраст (лет); P — относительная полнота; N_{S} — средний урожай полнозернистых семян. Сокращенную номенклатуру типов леса см. в гл. II.

фимовой (1960), урожай семян сосны в засушливые 1949—1951 гг. был в полтора—четыре раза меньше, чем показано в табл. 2. По-видимому, семенная продуктивность южнолесостепных боров Притоболья сходна с таковой в Бузулукском бору, в котором, по исследованиям А.П. Тольского (1950), средняя урожайность семян сосны составляет около 1 млн/га/год.

По данным Т.П. Некрасовой (1960, 1962), З.И. Трофимовой (1960) и Свердловской контрольно-семенной станции, семена сосны в борах Южного Притоболья обладают несколько большей абсолютной всхожестью (82—98%) и энергией прорастания (90—92%), чем семена припышминских популяций (соответственно 80—96 и 83—89%). Таким образом, превосходство эффективного урожая семян притобольских популяций над таковым в припышминских еще больше, чем это наблюдается в соотношении величин общего урожая.

динамика и цикличность семеношения

На рис. 5а приведена динамика урожаев семян сосны в Припышминских сосняках бруснично-черничных за 35-летний период, по материалам З.И. Трофимовой (1945—1952) и нашим. В указанный период (1945—1980) отмечено три очень высоких урожая (1953, 1970, 1978) и четыре повышенных (1948, 1959, 1965, 1976). Остальные годы характеризуются средней (17 лет), слабой (9 лет) и плохой (2 года) урожайностью. Таким образом, годы наиболее высоких урожаев в Припышминском лесном массиве повторяются с довольно правильной цикличностью через пятышесть лет (совпадая во всех суходольных типах леса). Более половины всех лет характеризуются средней урожайностью, что, по-видимому, вообще типично для сосны обыкновенной (Hagner, 1965; Молчанов, 1967).

Можно констатировать, что наиболее обильная закладка мегастробилов происходила в сравнительно засушливые годы с коэффициентом атмосферного увлажнения в летние месяцы ниже 0,5 (по Иванову, 1948), следующие за относительно влажным летом, при невысоком текущем уро-

На средних частях склонов					
P	N _s	тип леса	A	P	N _s
	Подзона предле	। co <i>cтепи (Пр</i> ип	ышминский	। лесной масс	ив)
1,00	495 ± 37	ч	180	0,86	588 ± 35
0,81	420 ± 38	ų	175	0,96	315 ± 22
Подз	она южной лесост	гепи (Кочерды	кско-Озерни	нский лесно	й массив)
0,80	2200 ± 192	вш-ртр	130	0,70	1660 ± 104
0,80	2559 ± 268	вш-ртр	130	0,60	1768 ± 130
0,70	2475 ± 440		_	_	_

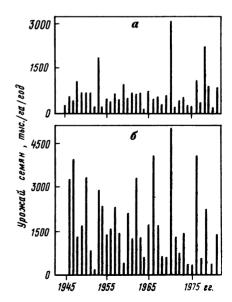
жае семян. Эта закономерность ранее была найдена Т.П. Некрасовой (1957, 1960). Так было, например, в 1946, 1951, 1957, 1963, 1974, 1976 гг. Тем не менее анализ корреляционной связи величин урожаев с показателем увлажнения атмосферы в год закладки генеративных органов за период с 1945 по 1976 г. показал наличие лишь слабой отрицательной зависимости $(r=-0.37\pm0.19)$. Отрицательная связь величин урожаев семян с таковыми в год дифференциации семяпочек и закладки мегастробилов оказалась еще слабее (r=-0.13), а со среднесуточной температурой воздуха в июле года закладки мегастробилов связи не оказалось (ср. Мауринь и др., 1973). Вполне возможно все же, что отмеченная выше пяти-шестилетняя

цикличность семенных лет у сосны обусловлена не только и не столько эндогенными физиологическими ритмами — они у разных особей вряд ли могут совпадать (Sarvas, 1962), — сколько ритмом изменений погодных условий разных лет (Некрасова, 1957).

В Кочердыкско-Озернинском боровом массиве южной лесостепи Притоболья, по данным З.И.Трофимовой (1960) и нашим, семенная продуктивность популящий сосны также резко колеблется из года в год, хотя абсолютно неурожайных лет не отмечено (см. рис. 5б). Максимальная урожайность в средне-

Рис. 5. Динамика семеношения древостоев сосны

a — предлесостепь, δ — южная лесостепь



сомкнутом сосняке злаково-мелкотравном, отмеченная нами в 1970 г., составляла свыше 5 млн семян на 1 га и была почти вдвое выше, чем в том же году в Припышминском массиве в энтопически замещающем сосняке бруснично-черничном (3,27 млн). Следует отметить, что годы высоких урожаев совпадают в обоих массивах. Минимальная величина урожаев семян во всех изучавшихся типах леса в 10—30 раз меньше зафиксированных максимумов. Поскольку вслед за высокоурожайным годом обычно наступают год слабого семеношения, затем один-два года со средним обилием семян, а основная масса всходов сосны появляется в течение трех-пяти лет (Шиманюк, 1955; Санников, 1966; Колесников и др., 1973; Санникова, 1984) и, кроме того, по данным Т.П. Некрасовой (1960, 1962), высокоурожайные годы характеризуются наибольшей всхожестью семян, можно предполагать, что именно семенные годы играют решающую роль в возобновлении.

ЗАВИСИМОСТЬ УРОЖАЕВ СЕМЯН ОТ ТИПА ЛЕСА

Вегетативная и репродуктивная функции деревьев и ценопопуляций в целом в значительной степени обусловлены качеством экотопа. При близких показателях структуры древостоев их продуктивность находится в прямой зависимости от обеспеченности почвы физиологически доступной влагой, теплом, кислородом, элементами минерального питания и другими факторами среды. В рамках климатически однородного региона, какими являются вытянутые с запада на восток Припышминский и Кочердыкский массивы, режимы всех факторов среды определяются типами биогеоценозов.

Ниже сопоставлены средние урожаи семян сосны (тыс/га/год) в древостоях с близкой полнотой (0,7—1,0) 95—110-летнего возраста, относящихся к различным типам леса Припышминского массива:

лишайнико- вый	брусничник	бруснично- черничный	черничник	кустарнич- ково-сфагно- вый
315 ± 52	326 ± 53	463 ± 72	391 ± 24	89 ± 13

Как видно из приведенных цифр, в древостоях 95—110-летнего возраста наименьшая семенная продуктивность (89 тыс. семян на 1 га в год) наблюдается в сосняке кустарничково-сфагновом. Средний урожай семян в сосняках бруснично-лишайниковом и брусничнике примерно в три раза, а в сосняках бруснично-черничном и черничнике в четыре-пять раз выше, чем в сосняке кустарничково-сфагновом.

Однако разница в семенной продуктивности статистически достоверна лишь между сосняком кустарничково-сфагновым, с одной стороны, и всеми суходольными типами леса, с другой. Близкие соотношения величин среднегодового урожая прослеживаются и в 175—180-летних древостоях. Таким образом, в пределах одного ландшафтного региона репродуктивная функция ценопопуляций почти пропорциональна общему запасу и приросту фитомассы древесины (бонитету), что вполне отвечает закономерностям физиологии древесных растений (Лир и др., 1974).

По нашим наблюдениям (см. табл. 2), в Кочердыкско-Озернинском

массиве южной лесостепи в сосняках злаково-мелкотравных, занимающих средние части пологих увалов, семеношение (2200—2559 тыс. семян /га/год) примерно в два раза интенсивнее, чем в древостоях близкого возраста и полноты сосняков мертвопокровно-лишайниковых, приуроченных к вершинам увалов (853—1288 тыс.), и в полтора раза выше, чем в сосняках вишняково-разнотравных на шлейфах склонов (1660—1768 тыс.). Однако по данным З.И. Трофимовой (1960), в последнем типе леса урожай семян сосны (15 кг/га) вдвое выше, чем в борах на вершинах увалов (7,0 кг/га). Следовательно, и здесь отмеченная выше закономерность соответствия урожаев семян и древесины, по-видимому, также справедлива.

СВЯЗЬ СЕМЕНОШЕНИЯ С ПОЛНОТОЙ ДРЕВОСТОЯ

Как отмечалось, более или менее отчетливой связи семеношения с плотностью стояния деревьев и полнотой древостоя ранее не было выявлено по причинам методологического характера.

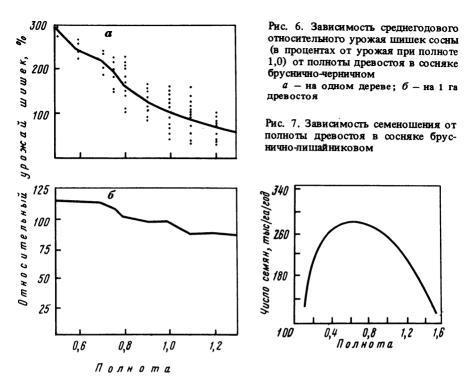
Наши данные, полученные путем группировки круговых площадок по градациям относительной полноты, свидетельствуют, что во всех изучавшихся типах леса Припышминского массива среднегодовое количество шишек, опадающих в центре площадок, в расчете на одно дерево неуклонно увеличивается по мере уменьшения полноты (рис. ба). Так, например, в сосняке бруснично-черничном 175-летнего возраста с уменьшением полноты с 1,3 до 0,5 относительное количество шишек возросло почти в 5 раз. Поскольку в обработку были включены лишь те учетные площадки, на которых подсчет числа опавших шишек выполнен в радиусе крон деревьев I-II класса роста, отмеченная выше закономерность означает тенденцию роста семеношения господствующих деревьев. При этом, несмотря на резкое уменьшение плотности древостоя (с 674 деревьев до 310), урожай шишек в расчете на 1 га древостоя при уменьшении полноты с 1,3 до 0,8 изменился незначительно (см. рис. 6б). И лишь в дальнейшем при уменьшении полноты с 0,8 до 0,5 заметно возрос (на 15-18%). В общем при уменьшении полноты древостоя с 1,3 до 0,5 урожай увеличился на 34%. Данные о некотором увеличении семенной продуктивности изреженных сосняков приводит и А.П. Тольский (1950).

Еще более отчетливая зависимость семеношения древостоя от его полноты получена нами для сосняка бруснично-лишайникового (рис. 7) по данным 120 круговых учетных площадок (каждая площадью 0,07 га). Связь аппроксимируется параболой вида

$$N_{\rm s} = 128 - 266 \cdot P^2 + 420 \cdot P$$

где N_s — среднегодовой урожай семян, P — относительная полнота.

Коэффициент множественной регрессии равен 0,71. Как видно из рис. 7, максимальный и довольно стабильный урожай семян сосны в этом типе леса наблюдается в пределах изменений полноты древостоев от 0,4 до 1,0 с максимумом 290 тыс. семян/га/год при полноте 0,6—0,7. Резкое снижение функции семеношения наступает лишь в крайне редких и плотных биогруппах деревьев — с полнотой ниже 0,2—0,3 и выше 1,1—1,2.



В целом можно заключить, что в пределах изменения полноты от 0,4—0,5 до 1,0 проявляется тенденция к стабилизации репродуктивной функции популяций сосны, обеспечивающая достаточно высокую и равномерную диссеминацию всей занимаемой ею площади.

СВЯЗЬ ЧИСЛЕННОСТИ ГЕНЕРАЦИЙ ПОДРОСТА С СЕМЕНОШЕНИЕМ

Выше было показано, каким резким колебаниям подвержена урожайность семян в различные годы. Однако на возобновление сосны не меньшее, если не большее, влияние могут оказывать и другие, в частности такие абиотические факторы среды, как тип и состояние субстрата (Тюрин, 1925; Декатов, 1936, 1961; Попов, 1954; Санников, 1966, 19706, 1976) или его влажность (Попов, 1954; Санников, 1966; Карпов, 1969; Санникова, 1977), которая зависит от соотношения осадков и испарения. Какова же относительная роль обилия семеношения как фактора, определяющего численность генераций подроста сосны, в сравнении с названными особенностями субстрата?

Нами выполнен множественный корреляционный анализ зависимости численности ежегодных генераций подроста сосны под пологом сосняка бруснично-черничного (с полнотой древостоя 0,86—0,96 в возрасте от 151 до 180 лет) за период 29 лет (1944—1973) от давности пожара, урожая семян и коэффициента атмосферного увлажнения в период прорастания семян сосны (Санников и др., 1979). Частный коэффициент

корреляции численности генераций подроста с семеношением оказался равным +0,24 ± 0,09. Это означает, что на фоне действия других факторов уровень семеношения в условиях сосняка бруснично-черничного Припышминского массива сравнительно слабо влияет на исход возобновления.

потребность семян сосны во влаге для прорастания

Результаты экспериментального изучения влияния влажности песчаного субстрата на прорастание семян сосны четырех географических групп популяций равнинного Зауралья и северной части Тургая — Пышминской, Звериноголовской (Кочердыкско-Озернинский бор), Аманкарагайской и Наурзумской — при оптимальной температуре (24°) приведены на рис. 8 и 9.

Минимальная объемная влажность песчаной почвы, при которой начиналось прорастание семян всех изучавшихся групп популяций, находится в пределах от 2 до 3%. Однако оптимальной для прорастания семян Наурзумской и Аманкарагайской групп популяций является примерно 10-процентная влажность субстрата, а для Пышминской и Звериноголовской групп — 25-процентная. При содержании влаги в песке в пределах от 15 по 35% всхожесть семян всех групп популяций более или менее стабильна: последовательно уменьшаясь, она изменялась в пределах от 61 до 72% в Кочердыкско-Озернинском, 55-70 в Припышминском, 51-53 в Аманкарагайском и 35-42% в Наурзумском лесных массивах. При этом разница во всхожести между лесными и лесостепными группами популяций, с одной стороны, и степными, с другой, была статистически вполне достоверна. Характерно, что увлажнение субстрата выше полной влагоемкости (50%) оказалось более пессимальным для семян южных групп популяций (всхожесть 20-30%), чем для северных (28-44%). Отметим также, что "влажностные" кривые прорастания для северных групп популяций имеют симметричную форму, а для южной - асимметричную с резким смещением оптимума в область невысокой влажности.

Выявленные нами различия в нормах реакции прорастающих семян изученных географических групп популяций на фактор влажности подтверждают правильность выделения В.Н. Сукачевым (1934) и другими авторами (Правдин, 1964) кулундинского подвида сосны обыкновенной (Pinus silvestris, ssp. kulundensis sukacschewii). По данным наших опытов (Санникова, 1975), граница между кулундинским и сибирским подвидами сосны в Зауралье намечается между Кочердыкско-Озернинским и Аманкарагайским островными борами.

Согласно результатам другого лабораторного опыта, проведенного нами по аналогичной схеме и методике (Санникова, 1975), оптимум влажности для прорастания семян сосны южнотаежной Тавдинской и северотаежной Северососьвинской групп популяций так же, как и в Припышминском и Кочердыкско-Озернинском массивах, — около 25%, а для семян из степных ленточных боров Прииртышья (Ключевской лесхоз) — в пределах 10—12%.

Полученные данные о потребности семян сосны зауральских и тургайских популяций во влаге на этапе прорастания могут служить основой

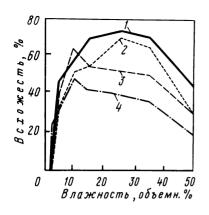
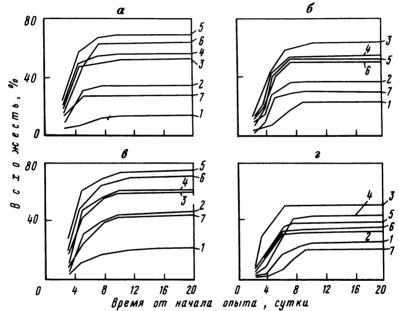


Рис. 8. Влияние влажности песчаного субстрата на прорастание семян сосны различных географических групп популяций

Группы популяций (по Санникову, 1976): 1 — Кочердыкская; 2 — Пышминская; 3 — Аманкарагайская; 4 — Наурзумская

Рис. 9. Динамика прорастания семян при различных режимах увлажнения субстрата

Группы популяций: a — Пышминская, 6 — Аманкарагайская, 8 — Кочердыкская, 2 — Наурзумская. Режимы увлажнения: 1 — 3%; 2 — 5%; 3 — 10%; 4 — 15%; 5 — 25%; 6 — 35%; 7 — 50%



для экологического анализа процессов естественного возобновления, а также для регулирования полива (в том числе с автоматическим поддержанием оптимальной влажности субстрата) в лесных питомниках с учетом происхождения семенного материала.

выводы

1. Среднегодовой урожай семян сосны во всех изучавшихся типах леса подзоны южной лесостепи в три-шесть раз выше, чем в энтопически аналогичных типах леса в предлесостепных Припышминских борах. В обоих массивах семеношение не лимитирует процесса возобновления сосны под пологом древостоев.

- 2. Численность генераций подроста сосны в сосняке бруснично-черничном лишь в слабой степени, хотя и достоверно связана с текущим семеношением ($r = +0.24 \pm 0.09$).
- 3. Годы высоких урожаев семян сосны в Припышминских борах наступают с цикличностью в пять-шесть лет и совпадают с таковыми в Кочердыкско-Озернинском массиве.
- 4. В Припышминском массиве наименьшая семенная продуктивность в соответствии с продуктивностью древостоев наблюдается в сосняке кустарничково-сфагновом. В сосняках бруснично-лишайниковом и брусничнике она примерно в три раза, в сосняках бруснично-черничном и черничнике в четыре-пять раз выше, чем в сосняке кустарничково-сфагновом.
- 5. В сосняках бруснично-черничном и бруснично-лишайниковом предлесостепи с уменьшением полноты древостоев от 1,3 до 0,5 семеношение в расчете на одно дерево увеличивается в несколько раз. При этом общий урожай семян на 1 га древостоя также заметно повышается (на 34–56%). В целом в довольно широком диапазоне изменений полноты древостоев от 0,4—0,5 до 1,0 отмечаются достаточно высокие и относительно стабильные урожаи семян сосны.
- 6. Оптимальная относительная влажность песчаного субстрата почти одинакова для прорастания семян сосны как Пышминской, так и Кочердыкско-Озернинской (Звериноголовской) групп популяций и сходна с таковой для семян южнотаежных и северотаежных популяций Зауралья (25%), но примерно вдвое выше, чем для семян степных Аманкарагайских и Наурзумских популяций сосны (10—12%).

глава V

ДИНАМИКА ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ЛЕСА И ПОДЗОНАХ

Целью данной главы является сравнительная характеристика процесса естественного возобновления сосны в древостоях близкой структуры и возраста в различных типах леса предлесостепной и южнолесостепной подзон.

Как установлено ранее (Ткаченко, 1911; Чудников, 1925, 1930, 1931; Тюрин, 1925; Симон, 1934; Мелехов, 1934, 1936; Молчанов, 1936; Корчагин, 1954; Шиманюк, 1955; Санников, 1958, 1961, 1964, 1966, 1973, 1981), успешное естественное возобновление сосны в равнинных лесах в подавляющем большинстве случаев возможно и происходит после достаточно интенсивных пожаров. Реже вспышку возобновления под пологом сосняков вызывает минерализация поверхности почвы в результате ветровала деревьев, эрозии почвы на горных склонах или механизированной постепенной рубки (Ткаченко, 1911, 1939; Müller, 1929; Vanselow, 1949; и др.).

Общая характеристика возобновляемости ценопопулящий сосны и сопутствующих видов древесных растений в изучавшихся подзонах и типах леса в зависимости от структуры и семеношения древостоев, давности

Таблица 3

Структура древостоев и естественное возобновление древесных растений в доминирующих типах сосновых лесов Припышиминского лесного массива

Древостой		D Ž			
возраст, лет	полнота	семеношение, тыс. га/год	Давность пожара, лет	Толщина подстилки, см	
	Бі	уснично-лишайнико	овый		
50	0,72	54 ± 12	14	0.5 ± 0.1	
80	0,30	237 ± 31	7	0.3 ± 0.1	
95	0,70	315 ± 52	9	0.8 ± 0.2	
100	0,61	220 ± 28	18	1.5 ± 0.2	
175	0,60	300 ± 47	20	$1,0 \pm 0,1$	
		Брусничник			
100	0,60	326 ± 53	18	$1,0 \pm 0,2$	
140	0,60	297 ± 95	14	$1,2 \pm 0,3$	
180	0,78	378 ± 18	17	0.9 ± 0.1	
180	0,55	288 ± 30	45	4.8 ± 0.5	
		Бруснично-чернич	ый		
50	0,51	138 ± 37	14	1,9 ± 0,5	
50	0,65	133 ± 15	20	1.0 ± 0.1	
70	0,75	126 ± 7	14	2.1 ± 0.3	
70	0,85	127 ± 8	20	1.3 ± 0.1	
90	1,06	400 ± 21	22	3.2 ± 0.3	
100	0,70	335 ± 64	6	1.6 ± 0.1	
100	0,71	360 ± 61	9	0.8 ± 0.1	
100	1,10	350 ± 41	100	7.5 ± 0.3	
116	1.00	463 ± 24	116	6.3 ± 0.4	
120	0,81	420 ± 38	45	$4,7 \pm 0,5$	
140	1,00	495 ± 37	140	7.5 ± 0.7	
175	0,96	490 ± 68	12	1.2 ± 0.1	
180	1,13	444 ± 49	17	$1,4 \pm 0,1$	
		Черничник			
105	0,83	314 ± 27	8	2.0 ± 0.3	
120	1,94	391 ± 24	45	$6,5 \pm 0,8$	
140	0,87	250 ± 28	7	$2,7 \pm 0,1$	
175	1,09	480 ± 23	12	$2,5 \pm 0,6$	
175	0,88	315 ± 22	135	$8,5 \pm 0,6$	
180	0,53		17	$2,3 \pm 0,3$	
180	1,18	588 ± 35	17	$2,2 \pm 0,1$	
	;	Злаково-мелкотраві	ный		
115	0,78	391 ± 24	12	$2,2 \pm 0,4$	
	Ку	старничково-сфагно	овый		
90	0,67	80 ± 20	19	_	
110	0,28	_	22	_	
120	0,50	98 ± 15	120	_	
150	0,60	135 ± 23	14	_	
170	0,80	89 ± 13	170	_	

 $^{^1}$ Выживание подроста рассчитано в процентах от количества полнозернистых семян, созревших в древостое за пятилетний период возобновления.

	Кол	ичество под	Количество подроста, тыс. экз./га					
	COCHE					Состав здорового		
общее	выжива- ние, % ¹	здорово- го	ель	береза	осина	подроста		
		Бр	уснично-	пи шайни ко <i>е</i>	ый			
10,0	3,7	2,5	_	-	_	10C		
140,0	11,8	11,3	_	_	_	10C		
53,0	3,4	25,0	_	_	_	10C		
58,9	5,2	38,7	0,2	-	_	10С ед. Е		
24,0	1,6	20,0	_	0,5	_	10С ед. Б		
	•	,	Брусі	шчник				
51,0	3,1	22,0	0,5	1,0	0,5	9С 1Б ед. Е, Ос		
72,5	4,9	31,0	_	-	-	10C		
220,0	11,6	105,0		_	_	10C		
29,5	2.1	8,2	_	0.3		10С ед. Б		
29,3	2,1		nucuuuu	-черничный		100 од. В		
22.0	3,2	0,2	руснично	-черкичный		10C		
		•	-	_	_	10C -		
39,0	5,9	7,0	-	_	_			
18,0	2,9	12,5	-	0,1	_	10С 10С ед. Е, Б		
123,6	1,3	45,2	0,2	0,1	-	10С ед. Е, Б		
25,2	1,3	1,2		0.1	_	10С ед. Б		
65,2	4,0	42,5	-	0,1	0,1	10С ед. Б 10С ед. Б, Ос		
90,2	5,0	79,2	-		•	10С ед. Б, ОС 10С ед. Б		
18,5	1,1	5,0 	1.6	0,1	-	10С ед. Б		
2,8	0,1		1,5	_	_	5E5C		
5,5	1,3	1,5	1,7 1,8	0,2	0,1	6E4C ед. Б, Ос		
21,5	0,9	0,8	1,8	0,2	0,1	10С ед. Е, Б, О		
345,0	14,1	172,5	•	•	0,1	10С ед. Е, Б, О		
236,2	10,3	126,0	2,1	0,1	0,1	10С ед. Е, Б, О		
07.0		50.0	Черні	IYHUK 1.5		10C F		
97,0	6,1	59,0	-	1,5	-	10С ед, Б 10Е ед. Ос		
22,0	1,1	-	20,0	1,0	0,5	7С2Б1Е		
10,0	0,8	4,0	0,5	•	_	7С2Б1Е 9С1Е ед. Б		
91,1	4,6	46,7	3,8	0,8	-	9С1Е ед. Б 9Е1С		
0,8	0,5	0,1	0,7 48,9	0.2	_	5C5C ед. Б		
47,6	2,5	41,8 45,3	3,4	0,2	0,1	9С1Е ед. Б, Ос		
73,2	2,3	•	•	•	•	эсть ед. в, ос		
102.0	6.2		аково-ме	лкотравный 6,0		9С1Б		
102,0	5,2	43,0	-	•		CID		
	40.5	-	тарничко	во-сфагнов	ыи	100 F		
55,1	13,7	19,8	_	υ,8	-	10С ед. Б		
20,9	_	14,0	-	0,1	-	10С ед. Б		
16,3	3,3	2,2	-	-	-	10C		
27,9	4,1	16,8	-	2,0	-	9C1B		
55,3	6,3	-5,3	_	_	-	10C		

Таблица 4

Структура древостоев и естественное возобновление древесных растений в доминирующих типах сосновых лесов Кочердыкско-Озернинского лесного массива

Древостой					
озраст, лет полнота		семеношение, тыс. га/год	Давность пожара, лет	Толщина подстилки, см	
1	Мер	 гвопокровно-лишай1	шковый		
65	0,55	853 ± 137	3	0.8 ± 0.1	
65	0,55	1296 ± 68	65	$2,9 \pm 0,1$	
85	0,60	466 ± 65	85	$4,5 \pm 0,5$	
85	0,60	1288 ± 123	7	0.8 ± 0.1	
87	0,25	658 ± 102	38	$2,5 \pm 0,4$	
		Злаково-мелкотрав	ный		
60	0,30	1810 ± 198	6	1.0 ± 0.3	
80	0,80	2200 ± 192	80	$3,2 \pm 0.8$	
100	0,80	2559 ± 268	24	$4,9 \pm 0,1$	
105	0,70	2475 ± 440	7	0.9 ± 0.2	
110	"окно"	2200 ± 232	7	$2,9 \pm 0,3$	
120	0,40	2790 ± 265	4	$2,9 \pm 0,4$	
		Вишняково-разнотр	авный		
130	0,60	1768 ± 130	5	3.1 ± 0.3	
130	0,70	1660 ± 104	130	$8,2 \pm 0,6$	

пожаров и состояния субстрата дана в табл. 3 и 4. Приведенные данные вполне подтверждают ранее установленную закономерность, представляющую одно из следствий развиваемой нами шиклически-эрозионно-пирогенной теории эволюции и возобновления сосны обыкновенной (Санников, 1983), - более или менее резкое повышение после пожаров численности и доли участия этого вида в составе подроста под пологом древостоев во всех типах биогеоценозов. Хорошо прослеживается также влияние на возобновляемость степени прожженности органогенного субстрата: чем тоньше его слой, тем обильнее возобновление. Однако приводимая в таблицах традиционная статическая картина возобновления сосны на том или ином случайно "выхваченном" в момент учета этапе его послепожарного развития не дает сколько-нибудь целостного представления о возобновлении как непрерывном во времени процессе поселения, выживания и роста молодого поколения ценопопуляции в зависимости от региона, типа леса и главнейших географо-экологических факторов. Попытаемся рассмотреть и сравнить особенности динамики возобновления сосны под пологом модальных по своей структуре древостоев после пожаров средней и сильной интенсивности.

	Колич				
сосна				Состав здорового	
общее	выжива- ние, %	здорово- го	береза	осина	подроста
		Мертвопокр	овно-лишай	 никовый	
73 ± 10	2,90	24	_	0,7	10С ед. Ос
47 ± 6	0,73	1	_		10C
8 ± 3	0,34	1	_	_	10C
301 ± 65	3,30	58	_	_	10C
44 ± 20	1,35	23	_	-	10C
		Злаков	о-мелкотрас	зный	
97 ± 18	0,89	32	3,3	_	9С1Б
6 ± 2	0,06	1	_	_	10C
122 ± 37	0,95	14	1,6	0,3	10С ед. Б, Ос
74 ± 20	0,43	22	4,8	_	8С2Б
195 ± 44	1,27	81	_	-	10C
53 ± 21	0,47	7	-	-	10C
		Вишняк	ово-разнотр	авный	
25 ± 12	2,80	11	1,0	_	9С1Б
$4 \pm 0,2$	0,45	_	_	_	_

процесс поселения и возрастная структура подроста

Возрастная структура подроста дает тем более искаженное представление о ходе появления генераций, чем больше времени прошло после пожара и чем менее благоприятны условия абиотической и биотической среды для выживания подроста. Поэтому приходится с помощью кривых выживания прибегать к восстановлению возрастной структуры пирогенных поколений.

На рис. 10 и 11 показана восстановленная по эмпирическим кривым выживания динамика появления генераций подроста сосны в различных типах леса сравниваемых подзон. Во всех случаях большая часть подроста сосны возникла в первые два-пять лет после пожара. В сосняках группы Pineta hylocomiosa Припышминского массива (см. рис. 10) численность всходов в генерациях первых двух-трех лет постепенно увеличивается, достигая максимума в сосняках бруснично-лишайниковом (62 тыс. экз. на 1 га), брусничнике (180 тыс.) и бруснично-черничном (188 тыс.) на третий год, а в сосняке-черничнике на второй год (72 тыс.). Относительно небольшая численность первой послепожарной генерации объясняется частичным уничтожением огнем семян, опавших на почву, и, возможно, повышенной щелочностью субстрата (Тимофеев, 1951; Ahlgren, Ahlgren, 1960). С третьего года в сосняке-черничнике и с четвертого года в сосня-

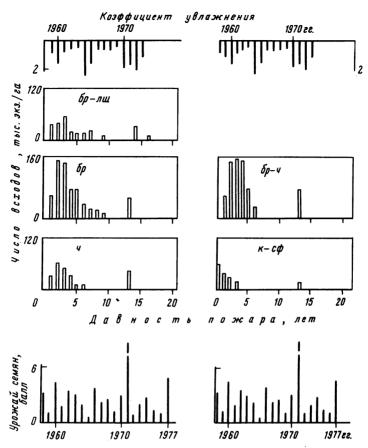


Рис. 10. Динамика появления генераций подроста сосны в различных типах леса подзоны предпесостепи (Припышминский лесной массив)

Типы леса (сосняки): бр-лш — бруснично-лишайниковый; бр — брусничник; бр-ч — бруснично-черничный; ч — черничник; к-сф — кустарниково-сфагновый

ке-брусничнике и бруснично-черничном возобновляемость плавно уменьшается. Генерации, появляющиеся позднее (на шестой-девятый годы) могут быть весьма многочисленны (иногда до 100 и более тыс. экз. на 1 га), но они нежизненны и полностью отмирают к концу третьего-пятого года. Возможными причинами сравнительно быстрого падения возобновляемости сосны на гарях с давностью свыше шести-семи лет являются ухудшение свойств субстрата, повышение конкуренции моховой и травянистой растительности (см. гл. VI) и активизация деятельности животных, потребляющих семена (Huss, Sinko, 1969; Санникова, 1977).

В целом, и особенно в сосняках-зеленомошниках, динамика появления генераций подроста сосны вполне закономерна: можно выделить фазы начала, максимума (относительной стабилизации) и замедления процесса возобновления.

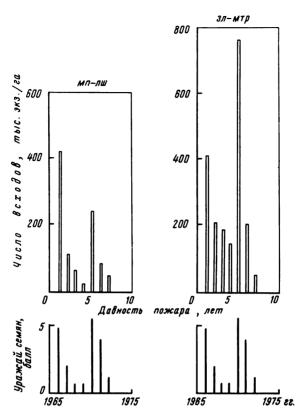


Рис. 11. Динамика появления генераций подроста в борах южной лесостепи (Кочердыкско-Озернинский лесной массив)

Типы леса (сосняки): мп-лш — мертвопокровно-лишайниковый; зл-мтр — злаково-мелкотравный

Иной тип динамики заселения всходами наблюдается в сосняке кустарничково-сфагновом, где большая часть подроста появилась в первый год (74 тыс.), а численность последующих генераций, оставивших заметный след в возрастной структуре, постепенно уменьшалась вплоть до пятого года. По мнению К.В. Зворыкиной (1969б), подтвердившемуся и в наших наблюдениях, это прежде всего объясняется быстрым ростом политриховых и сфагновых мхов (годичный прирост в микропонижениях свыше 1,5—2,0 см), которые обгоняют рост всходов сосны. При этом большая часть всходов оказывается погруженной в сомкнутый моховой покров и отмирает от недостатка света (Смоляницкий, 1967, 1977).

Наконец, в сосняке бруснично-лишайниковом возобновительный процесс отличается неравномерностью и даже дискретностью появления генераций, хотя подавляющая часть подроста и здесь появляется в первые шесть лет.

Сопоставляя численность генераций сосны с урожаями семян и коэффициентами увлажнения (по Иванову, 1948) в период прорастания семян,

можно видеть (см. рис. 10), что во всех суходольных типах леса большая часть всходов сосны появилась в 1960 г., отличавшемся высоким коэффициентом увлажнения (1,9) и повышенным урожаем семян. Напротив, относительно сухие 1962—1963 гг., несмотря на сравнительно обильное семеношение древостоя (баллы 3—4), оставили небольшой след в возрастной структуре подроста.

В сосняках мертвопокровно-лишайниковых и злаково-мелкотравных южной лесостепи процесс появления всходов также отличается неравномерностью по годам, а численность генераций всходов, как и в Припышминских борах, с увеличением давности пожаров постепенно снижается. Однако даже на шестой—седьмой годы она достигает 210—670 тыс. экз. на 1 га (см. рис. 11).

Зависимость естественного возобновления сосны в степных борах от осадков отмечалась многими авторами (Березюк, 1956; Технеряднов,

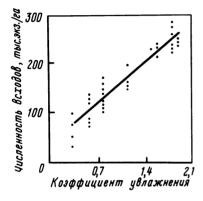


Рис. 12. Связь численности генераций подроста сосны с коэффициентом увлажнения в период прорастания семян и укоренения проростков

1957: Грибанов, 1960). Но теснота и форма этой связи не выявлены, так как влияние условий увлажнения затушевывается другими факторами, особенно колебаниями урожаев семян. Действительно, изучая связь численности подроста с коэффициентом атмосферного увлажнения на фоне многих переменных факторов естественного возобновления сосны — давности пожаров, обилия семян и т. п., - мы получили низкий коэффициент коррепящии r = +0.21 (Санников, Захаров, Санникова, 1979). Это свидетельствует о весьма слабой, гипотетичной зависимости естественного возобновления сосны от осадков. В то же время, как отмечалось выше, с давностью пожаров была найдена очень тесная отрицательная связь (r = -0.84). В связи с этим мы предприняли попытку проследить влияние коэффищиента увлажнения на численность генераций однолетних всходов сосны на выравненном фоне других факторов. В корреляционный анализ были включены данные лишь тех экспериментальных посевов и наблюдений на пробных площадках, которые отвечали следующим условиям: а) давность гари не превышает трех лет; б) толщина недогоревшего слоя подстилки от 0,5 до 1,5 см; в) латентный период примерно одинаков (20-30 дней). Результаты наблюдений были "приведены" к одному "нормальному" уровню обсеменения — 500 тыс. на 1 га/год. Коэффициент увлажнения определялся по Н.Н. Иванову (1948) за период 30 дней с начала выпадения "возобновительной серии осадков".

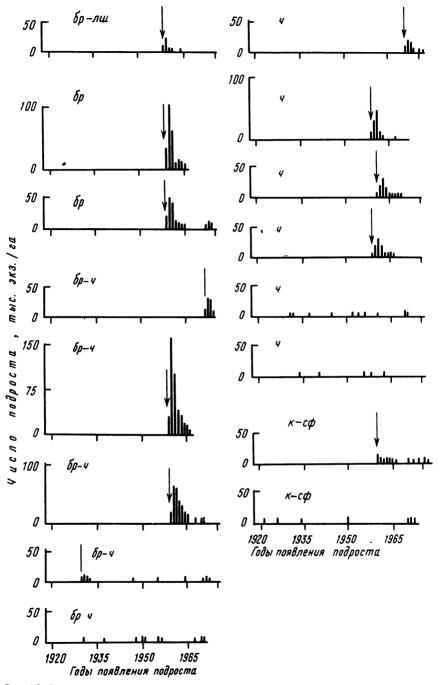


Рис. 13. Возрастная структура подроста сосны в различных типах леса подзоны предлесостепи. Обозначения типов леса см. на рис. 10. Стрелкой показан год пожара

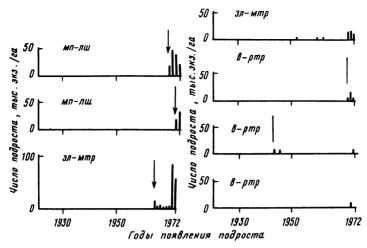


Рис. 14. Возрастная структура подроста сосны в различных типах леса подзоны южной лесостепи. Обозначения типов леса см. на рис. 11; вш-ртр — сосняк вишняково-разнотравный. Стрелкой показан год пожара

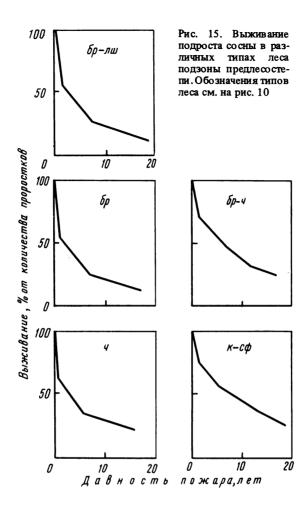
Полученные корреляционное поле и уравнение регрессии показаны на рис. 12. Коэффициент корреляции связи $r=+0.915\pm0.026$. Уравнение регрессии N=131 k+'0.414, где N- численность генерации всходов сосны (тыс. экз./га), k- коэффициент увлажнения. Относительная ошибка коэффициентов регрессии находится в пределах 0.4-9.5%.

Таким образом, для Припышминских боров (доминирующий тип леса — сосняк бруснично-черничный) выявлена очень тесная положительная корреляционная связь численности генераций сосны с коэффициентом увлажнения. Можно предположить, что в борах южной лесостепи эта связь будет еще более тесной.

Возрастная структура подроста в различных типах леса изучавшихся массивов представлена на рис. 13 и 14. В Припышминских борах во всех типах леса возрастная структура подроста тесно связана с давностью пожаров. Сохранность генераций к моменту учета быстро уменьшается по мере запаздывания их появления по отношению к году пожара. Подавляющая часть сохранившегося подроста появилась с первого по седьмой годы после пожара (рис. 13). В южнолесостепных борах на свежих гарях сохраняется тот же тип возрастной структуры. Однако на гарях с давностью пять-семь лет осталась лишь незначительная часть первых послепожарных генераций, приуроченная к "окнам" древостоя. Основная же масса подроста в этих борах представлена одно-двухлетними всходами, численность которых быстро уменьшается с увеличением давности пожара (рис. 14).

выживание подроста

На рис. 15 приведены кривые выживаемости подроста сосны (для генераций второго года после пожара) в различных типах леса Припышминского массива. Форма кривых довольно сходна. Все они аппроксимируются уравнением гиперболы вида $y = a \cdot x^{-b}$.



Выживание подроста вычислялось в процентах от количества всходов в начале первого года жизни на основе повторных подсчетов растений на постоянных учетных площадках в экспериментальных посевах (в течение 4—5 лет) и в естественных молодняках.

Наибольшим выживанием к 17-летнему возрасту характеризуются сосняк кустраничково-сфагновый (30%), сосняк бруснично-черничный (25%) и сосняк-черничник (19%), а наименьшим — суховатый сосняк-брусничник (13%) и "сухой" сосняк бруснично-лишайниковый (11%). Вероятнее всего, это объясняется лесотипологическими различиями в режиме увлажнения субстрата и почвы, а также в напряженности конкуренции древесного яруса (см. гл. VII).

На хорошо прожженной подстилке (с толщиной недогоревшего слоя 1,0-1,5 см) выживаемость подроста, выраженная в процентах от среднегодового урожая семян, в общем также уменьшается по мере падения влагообеспеченности, составляя на 17-20-й годы 13,7% в сосняке кустар-

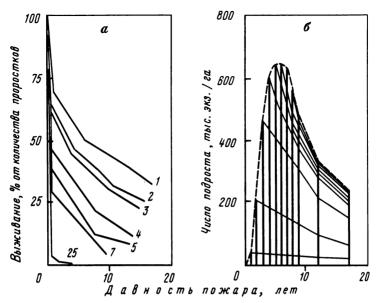


Рис. 16. Кривые выживания пирогенных генераций (a) и интегральная структура динамики численности (б) подроста сосны в типе леса сосняк бруснично-черничный Припышминского лесного массива. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 25 — годы появления подроста после пожара

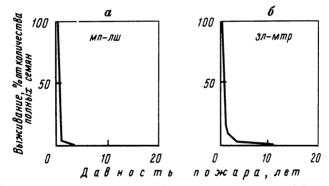


Рис. 17. Выживание подроста сосны в борах южной лесостепи. Обозначения типов леса см. на рис. 11

ничково-сфагновом, 9,7% в сосняке бруснично-черничном и 1,6% в сосняке бруснично-лишайниковом. Эта тенденция нарушается, однако, в сосняке-черничнике, где при слабом выгорании грубого гумуса (толщина недогоревшего слоя 2–3 см) грунтовая всхожесть семян и конечная выживаемость подроста (2,6%) меньше, чем в сосняке бруснично-черничном.

На рис. 16а показана дифференциальная выживаемость первых генераций подроста сосны в сосняке бруснично-черничном. Видно, что в последующих генерациях закономерно повышается интенсивность отпада всходов. На десятый год после пожара выживаемость в четвертой генерации

составляет 42%, а в седьмой всего 10% от выживаемости в первой генерации. И наконец, генерации, возникающие на 20—25-й годы после пожара, вообще не выживают более двух-трех лет.

Следует подчеркнуть также значительное статистически достоверное преимущество в размерах и скорости роста в высоту у одновозрастных особей подроста первых двух генераций по сравнению с последующими. В целом же более интенсивный рост и повышенная выживаемость первопоселенцев в пирогенных поколениях популяций сосны дает им реальное селективное преимущество в процессе дальнейшей ранговой дифференциации (Маслаков, 1981) и в конечном итоге ведет к формированию одновозрастных древостоев.

В южнолесостепных борах Притоболья кривые выживания подроста, вычисленного в процентах от среднегодового урожая полнозернистых семян, отличаются большой крутизной падения, особенно в сосняках мертвопокровно-лишайниковых на вершинах песчаных дюн (рис. 17). Численность всходов в этом типе леса к концу первого года жизни составляет 2.9-3.3% от количества семян, созревших в древостое за период возобновления, причем все они отмирают уже на третий-четвертый год. Главнейшей причиной интенсивного отпада здесь, несомненно, является крайне низкая влажность почвы к концу вегетационного периода (2-3%). близкая к влажности завядания всходов (Морозов, Охлябинин, 1911; Тольский, 1922; Березюк, 1956; Карпов, 1954; Грибанов, 1956; Клокова, 1960; Воронков, 1973; и др.). В сосняке злаково-мелкотравном выживание к концу первого года в несколько раз выше (18%), чем в сосняке мертвопокровно-лишайниковом, но тем не менее под относительно сомкнутым пологом леса (с полнотой более 0,5-0,6) почти весь подрост также погибает к концу четвертого-шестого года жизни. Близкие данные о долговечности подроста приводит В.М. Глазырин (1955) для степного Аракарагайского бора.

В Припышминских сосняках-зеленомошниках под сомкнутым пологом древостоя (с полнотой более 0,7—0,8) период существования подроста не превышает 35—40 лет. Этот период долговечности подроста сосны намного ниже (в полтора-два раза), чем на севере таежной зоны (Vaartaja 1952; Артемьев, Чертовской, 1976; Санников, Бойченко, 1978).

динамика численности подроста

Восстановленная по кривым выживания динамика численности подроста в различных типах леса и подзонах показана на рис. 18 и 19. Форма и уровень кривых динамики численности определяются интенсивностью и продолжительностью заселения площади всходами сосны, а также погодичными изменениями в соотношении поселения и отпада всходов. При превышении в популяции поселения ("рождаемости") над отпадом ("смертностью") получаем восходящие ветви кривых, в противном случае — нисходящие. Если отпад особей равен их прибыли, по-видимому, возможна временная стабилизация общей численности (Pielou, 1977). Механизмы динамики численности подроста сосны видны на рис. 166, где представлены погенерационные и интегральная численности (на примере сосняка бруснично-черничного Припышминского массива). Общая (интегральная)

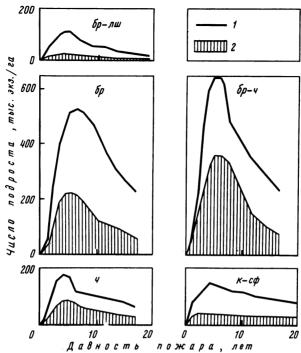


Рис. 18. Динамика численности подроста сосны в различных типах леса подзоны предлесостепи

1-общая численность; 2-жизнеспособный подрост. Обозначения типов леса см. на рис. 10

численность подроста N_T в какой-либо год (через T лет после пожара) определяется как сумма выживших за период T генераций всех предшест-

вующих лет: $N_T = \sum\limits_{1}^{T} N_0^i \cdot e^{-klnt};$ где, N_0^i — исходная численность генера-

ции i в год появления; e — основание натуральных логарифмов; k — коэффициент регрессии, отражающий выживаемость генерации i ко времени T лет после пожара; t — число лет жизни генерации i на гари до момента T. На основе этой формулы, приведенных выше эмпирических кривых выживания и расчетных данных о первоначальной численности генерации нами построены кривые интегральной численности подроста сосны для всех изучавшихся типов леса (см. рис. 18 и 19).

Анализируя изменение общего количества подроста в различных типах леса Припышминского массива, можно отметить следующее. В первые один-четыре года после пожара в результате массового поселения и высокой выживаемости всходов кривые общей численности характеризуются более или менее круто восходящими ветвями (фаза массового поселения и накопления всходов). В дальнейшем в связи с уменьшением ежегодной прибыли всходов и увеличением интегрального отпада генераций подроста, появившихся в предыдущие годы, приросты численности постепенно умень-

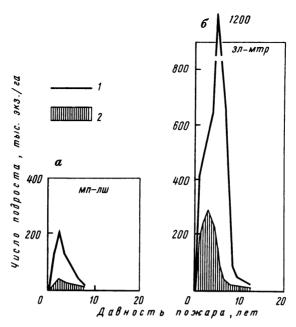


Рис. 19. Динамика численности подроста сосны в подзоне южной лесостепи 1 — общая численность; 2 — жизнеспособный подрост. Обозначения типов леса см. на рис. 11

шаются. С четвертого по седьмой годы после пожара, когда отпад подроста примерно равен его прибыли или незначительно отличается от него, наблюдается плавный перегиб динамики численности (фаза относительной стабилизации численности).

Абсолютный максимум численности подроста (см. рис. 18) в древостоях близкого возраста после сравнительно интенсивного пожара наблюдается в сосняке бруснично-черничном (652 тыс. экз. на 1 га). Далее в порядке убывания возобновляемости следуют сосняки: брусничник (534 тыс.), черничник (180 тыс.), сфагновый (136 тыс.) и лишайниковый (112 тыс.).

Таким образом, фитоценотический оптимум возобновления популяций сосны в предлесостепи очерчивается ареалом сосняков-брусничников и бруснично-черничных. Разница в возобновляемости между тремя остальными типами леса вряд ли достоверна.

Последующая динамика общей численности описывается более или менее плавно нисходящими ветвями (фаза постепенного сокращения численности). На основании данных учета на пробных площадях с давностью пожара свыше 25 лет можно констатировать, что общая численность подроста продолжает уменьшаться и через 25—30 лет в сосняках лишайниковых и через 35—40 в сосняках-зеленомошниках обычно остается лишь несколько десятков на 1 га больных и угнетенных экземпляров (преимущественно в окнах и вблизи опушек стен леса).

В Кочердыкско-Озернинском массиве (рис. 19) максимум численности подроста отмечен нами на пятый год в сосняке злаково-мелкотравном (1 млн 186 тыс. экз. на 1 га) и на второй год в сосняке мертвопокровнолишайниковом (225 тыс.). Однако даже относительной стабилизации численности в этих борах не отмечается: кривые динамики характеризуются резко выраженным переломом. В сухих островных борах южной лесостепи долговечность подавляющей части подроста не превышает трехшести лет, и только в окнах древостоя с диаметром более 10—12 м группы подроста выживают до 12—15 лет.

Таким образом, и в предлесостепной подзоне, и, тем более, в южной части лесостепной зоны обильный и жизнеспособный подрост, появляющийся после устойчивого низового пожара под пологом сомкнутого древостоя (с полнотой 0.5-0.6 и более), обречен на отмирание.

динамика жизнеспособности подроста

Жизнеспособность подроста, определенная как процент здоровых особей от их общей численности, во всех типах леса Припышминских боров неуклонно падает с увеличением давности пожара (см. рис. 18). На фазе массового поселения всходов минимумом жизнеспособности характеризуются крайние в экологическом профиле сосняки бруснично-лишайниковые (31%) и кустарничково-сфагновые (36%). Максимум жизнеспособности отмечен в сосняке бруснично-черничном (58%). Сосняки-брусничники и черничники характеризуются промежуточными величинами жизненности подроста, соответствующими их положению в экологическом профиле.

В дальнейшем жизнеспособность подроста во всех типах леса более или менее быстро падает и на 17-й год после пожара в сосняке сфагновом составляет 16, бруснично-лишайниковом — 12, брусничнике — 20, бруснично-черничном — 32, в черничнике — 38%. По-видимому, доля здоровых экземпляров отражает степень соответствия условий биотопа потребностям ювенильных сосенок. Начиная со второго-третьего года в сосняках злаково-мелкотравных процент жизнеспособных экземпляров быстро уменьшается (почти в два раза со второго по пятый год, см. рис. 19), а к 11-летнему возрасту остается лишь около 20% здоровых экземпляров — преимущественно в окнах полога. В сосняках же мертвопокровно-лишайниковых жизненных экземпляров подроста не остается уже к концу третьего-четвертого года.

ход РОСТА ПОДРОСТА

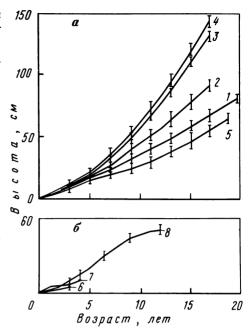
На рис. 20 приведены кривые хода роста в высоту средних растений подроста сосны в различных типах леса при одинаковой полноте (около 0,7) окружающего древостоя.

Для подроста во всех типах леса Припышминского борового массива характерен хотя и резко замедленный по сравнению с самосевом на гари, но все же прогрессирующий рост в высоту. Кривые роста сосны в высоту заметно расходятся лишь с третьего-четвертого года жизни. К 17-летнему возрасту в полном соответствии с продуктивностью древостоев наиболь-

Рис. 20. Рост в высоту подроста сосны в предлесостепных (a) и южнолесостепных (б) борах

Типы леса (сосняки): I -бр-лш; 2 -бр; 3 -бр-ч; 4 -ч; 5 -к-сф; 6 -мп-лш; 7 -зл-мтр; 8 -вш-ртр

шей высотой характеризуется полрост в сосняке-черничнике (148 ± ± 10,7 см). Далее в порядке убывания следуют высоты подроста сосняке бруснично-черничном $(135 \pm 9.3 \text{ см} - \text{разница с пред-}$ шествующим типом леса недостоверна), сосняке-брусничнике (95± ± 7.6 см), сосняке бруснично-лишайниковом (72 ± 6,3 см) и соскустарничково-сфагновом няке (57 ± 6,1 см). Начиная с 15-16-го года разница в высоте подроста между всеми типами леса, за исключением разницы между сосняком-черничником и бруснично-черничным статистически достоверна.



У подроста сосны в сосняке злаково-мелкотравном южной лесостепи только в первые три-четыре года прирост в высоту слегка увеличивается, затем вплоть до седьмого года стабилизируется, а позднее начинает уменьшаться. Задержка в росте главной оси и развитии ассимиляционного аппарата (длина хвои менее 3 см) означает явное падение жизнеспособности), так как в условиях открытых биотопов для ювенильных сосенок этого возраста характерен прогрессирующий рост в высоту (Санников, 1976). В борах мертвопокровно-лишайниковых уже в первые два-три года отмечается заметная депрессия роста и жизнеспособности всходов, что вскоре приводит к их массовому отпаду.

выводы

- 1. Процесс массового поселения всходов сосны под материнским пологом, как правило, начинается после интенсивного пожара и в зависимости от типа леса охватывает период до пяти лет в Припышминских борах и до семи лет в Кочердыкско-Озернинском массиве. В предлесостепной подзоне максимум поселения всходов отмечается в сосняках кустарничково-сфагновом и черничнике в первый-второй годы, а в сосняках бруснично-лишайниковом, брусничнике и бруснично-черничном на второй-третий годы. В дальнейшем в тесной связи с увеличением давности пожаров и ухудшением биотопических условий возобновляемость быстро уменьшается.
- 2. В сосняках мертвопокровно-лишайниковом и злаково-мелкотравном южной лесостепи численность генераций всходов сосны с первого по седьмой год после пожара также заметно снижается.

- 3. На выравненном фоне давности пожара, толщины недогоревшего слоя подстилки, урожая и латентного периода семян численность генераций всходов в сосняке бруснично-черничном Припышминского массива тесно и достоверно (r = +0.915 и 0.026) связана с показателем атмосферного увлажнения.
- 4. Кривые выживания подроста во всех типах леса обоих массивов имеют сходную форму, аппроксимируясь уравнениями гиперболы. В первых двух генерациях интенсивность отпада закономерно возрастает в ряду от сосняков кустарничково-сфагновых к соснякам бруснично-лишайниковым предлесостепной подзоны и далее от сосняков злаковомелкотравных к соснякам мертвопокровно-лишайниковым южнолесостепной подзоны. В Припышминских борах в более поздних генерациях выживаемость подроста закономерно уменьшается и на 20—25-й годы после пожара всходы выживают не более двух-трех лет.
- 5. Динамика численности пирогенного подроста во всех типах леса имеет общие черты и может быть подразделена на три фазы: I массового поселения и накопления всходов; II относительной стабилизации (или максимума) численности; III угнетения и сокращения численности подроста. В южнолесостепных борах Притоболья фаза стабилизации численности не выражена.
- 6. Максимальный возраст выживания подроста под пологом леса (точнее в зоне корневой конкуренции древостоя) в предлесостепных борах составляет 35—40 лет, в южнолесостепных 3—7 лет. Таким образом, под сомкнутым пологом сосновых лесов обеих подзон подрост сосны обречен на отмирание, однако может быть успешно использован путем своевременного проведения постепенных или сплошных рубок.
- 7. Максимумы численности подроста, по которым целесообразно сравнивать возобновляемость сосны под пологом в различных типах леса, в предлесостепи убывают в ряду: сосняк бруснично-черничный (652 тыс. экз. на 1 га), сосняк-брусничник (534 тыс.), сосняк-черничник (180 тыс.), сосняк кустарничково-сфагновый (136 тыс.), сосняк бруснично-лишайниковый (112 тыс.). Максимум возобновляемости в южнолесостепном сосняке злаково-мелкотравном (1186 тыс.) всходов) примерно в четыре раза выше, чем в сосняке мертвопокровно-лишайниковом.
- 8. Во всех изученных типах леса обеих подзон в древостоях с модальной полнотой жизнеспособность подроста понижается по мере увеличения давности пожара и уменьшения влажности экотопа.
- 9. В предлесостепных борах для подроста сосны, по крайней мере в течение двух десятилетий, характерен прогрессирующий рост: в южной лесостепи он дегрессирует начиная со второго-четвертого года.

НИЗОВЫЕ ПОЖАРЫ КАК ФАКТОР ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА КОМПОНЕНТЫ БИОГЕОЦЕНОЗА

В отличие от других агентов среды, изменяющихся более или менее постепенно и ритмично, огонь действует на лес внезапно, кратковременно и крайне интенсивно, как катастрофа для всего сообщества, вызывая глубокое и длительное прямое и косвенное преобразование всех компонентов биогеоценоза. Считая лесной пожар естественным экзогенным эволюционноэкологическим фактором циклически импульсного действия (Санников, 1973, 1981), рассмотрим важные для возобновления пирогенные изменения основных компонентов экзосистем сосновых лесов на примере сосняков-зеленомошников Припышминского массива.

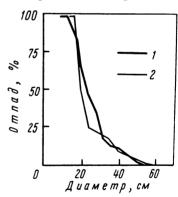
Древостой

По исследованиям А.А. Молчанова и И.Ф. Преображенского (1957), деструктивное влияние низовых пожаров на древостой зависит от их интенсивности, типа леса и возраста древостоя.

Нами изучались изменения структуры древостоев после интенсивных (устойчивых) низовых пожаров, при которых выгорело 75—90% слоя подстилки в сосняке бруснично-черничном и 65—80% в сосняке-черничнике.

В сосняке бруснично-черничном 95-летнего возраста на четвертый год

Рис. 21. Отпад деревьев на 12-й год после интенсивного низового пожара в предлесостепных сосняках бруснично-черничном (1) и черничнике (2)



после пожара плотность древостоя уменьшилась на 41%, а полнота снизилась с 0,94 до 0,63. Благодаря массовому отмиранию (57–100%) тонкомерных деревьев (с диаметром ствола 8–16 см), средний диаметр древостоя увеличился с 17 до 19 см (отпад деревьев с диаметром выше 20 см не превышал 25%). Несколько меньше было деструктивное влияние пожара в 95-летнем сосняке-черничнике. Число деревьев здесь уменьшилось примерно в полтора раза, а полнота на 28%.

В перестойных 160-летних древостоях сосняка-черничника интенсивный пожар вызвал летальные повреждения и вывал с корнем всех деревьев ели II яруса. Кроме того, погибла вся береза и наиболее тонкомерные (с толщи-

ной коры менее 1,5 см) деревья сосны (14—26% общей численности, рис. 21). На 12-й год после пожара общая полнота древостоя в сосняке бруснично-черничном уменьшилась на 0,26, но видовой состав его не изменился. В сосняке-черничнике относительная полнота древостоя снизилась на 0,4, а древостой из двухъярусного смещанного по видовому составу (9С1Е ед.Б) преобразовался в одноярусный с абсолютным доминированием сосны (10С). Близкие данные о послепожарных изменениях состава и ярусного сложения древостоев в сосняке ягодниково-зеленомошно-липняковом приводит Р. С. Зубарева (1970) для южной тайги.

Травяно-кустарничковый и моховой ярусы

Подробный анализ видового состава травяно-кустарничковой и моховой растительности и ее послепожарных изменений в сосняках-зеленомошниках Припышминского массива дан нами ранее (Колесников и др., 1973). Установлено, что интенсивный пожар в сосняках бруснично-черничном и черничнике элиминирует бореальные мхи, травянистую растительность и способствует возобновлению и росту лугово-лесных видов. В результате на 12-й год зеленомошно-плауновая физиономия нижнего яруса фитоценоза сменилась злаково-мелкотравной. Сделан вывод о производном характере значительной части современных травяных и травяно-зеленомошниковых ассоциаций. Аналогичный характер послепожарных сукцессий в нижнем ярусе сосняков Южной Финляндии описан П. Виро (Viro, 1969).

Ниже кратко рассмотрены лишь те показатели послепожарной структуры нижних ярусов, которые, оказывая существенное влияние на экоклимат и конкурентные отношения, имеют первостепенное значение для возобновления сосны.

В сосняках бруснично-лишайниковых восточной части Припышминских боров и мертвопокровно-лишайниковых Кочердыкско-Озернинского массива летние палы уничтожают покров из кустистых кладоний, которые в первые пять-десять лет замещаются редким покровом бокальчатых и трубчатых кладоний. Аналогичная картина наблюдается и в борах северной тайги европейской части СССР и Зауралья (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960; Бойченко, 1980).

В сосняках бруснично-черничном и черничнике моховой покров в течение первых двух лет после пожара почти отсутствует. С третьего-четвертого года небольшими пятнами появляются политриховые мхи (Polytrichum juniperinum, Pol. piliferum в сосняке брусничном и бруснично-черничном и Pol. juniperinum, Pol. commune — в сосняке-черничнике). Однако проективное покрытие этих мхов на 12—17-й годы после пожара не превышает 12—20% в первом типе леса и 15—20 во втором.

В сосняке бруснично-черничном редкий и невысокий покров из политриховых мхов представляет благоприятный субстрат для поселения всходов (Санников, 1968). В сосняке-черничнике покров из Polytrichum соттипе высотой 5-6 см в первые два-три года после пожара, по-видимому, также представляет неплохой субстрат для возобновления сосны, но позднее он начинает существенно препятствовать укоренению проростков, зависающих на его подушках (Чертовской, 1963).

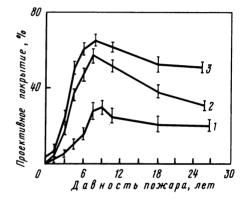
Проективное покрытие гипновых мхов становится заметным (5%)

начиная с третьего года в сосняке-черничнике и с четвертого в сосняке бруснично-черничном. На 12-й год оно составляет соответственно 15 и 12%. По данным П. И. Чудникова (1930), вполне подтвердившимся в наших наблюдениях, гипновые мхи начинают доминировать в нижнем ярусе на гарях с давностью более 30—35 лет.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в первый год после пожара во всех типах леса группы Pineta hylocomiosa не превышает 5%. На второй год оно все еще незначительно в сосняке-брусничнике (4%), но уже достигает 18–20% в сосняках бруснично-черничном и черничнике (рис. 22). Максимальное проективное покрытие травянистого яруса во всех типах леса отмечено на шестой—девятый годы: 65% в сосняке-черничнике, 58% в сосняке бруснично-черничном и 30% в сосняке-брусничнике. Обычно в это время в травяно-кустарничковом ярусе,

Рис. 22. Послепожарная динамика проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса в сосняках-зелено-мошниках подзоны предлесостепи

1 — бр; 2 — бр-ч; 3 — ч



особенно при сильном изреживании древостоя, господствуют Chamaenerion angustifolium, Calamagrostis arundinacea. В перестойных же древостоях, менее повреждаемых огнем, доминируют Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus, Calamagrostis arundinacea (Колесников и др., 1973). Позднее вследствие падения проективного покрытия иван-чая и других пирогенных видов (Viola canina, Lathyrus pisiformis, Rubus saxatilis) травостой постепенно изреживается. К 17—20-му году после пожара проективное покрытие стабилизируется в сосняке-черничнике—около 55%, в бруснично-черничном—30% и в брусничнике—20%.

Пожароустойчивость и биоморфы растений нижнего яруса. Циклические пожары в сосновых лесах, несомненно, содействовали отбору наиболее пожароустойчивых экобиоморф видов и биотопов (Корчагин, 1954; Смирнов 1970; Санников, 1973, 1981).

Как показали наши исследования (Чижов, Санникова, 1978), пожароустойчивость и возобновляемость растений на гарях определяются, во-первых, способностью к корнеотпрысковому возобновлению и, во-вторых, глубиной размещения и численностью почек возобновления на корневищах (рис. 23). Учет сохранности растений после низовых пожаров и глубины размещения органов вегетативного возобновления позволил разделить травянистые растения Припышминских сосняков-зеленомошников по пожароустойчивости на три группы.

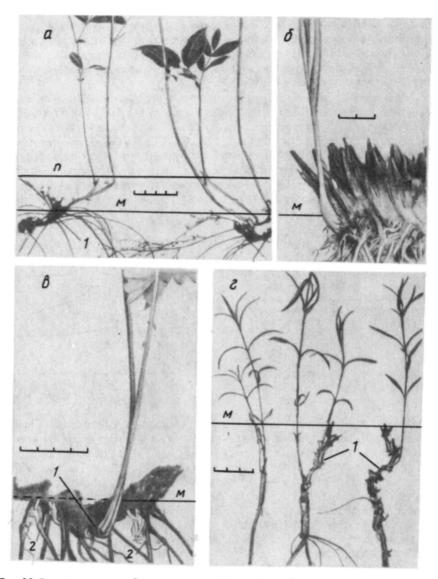


Рис. 23. Вегетативное возобновление травянистых растений после пожара a—Lathyrus vernus; δ — Molinia coerulea; θ —Filipendula ulmaria; ϵ —Dianthus deltoides. l—корневища; ℓ 2—корни; ℓ 4—поверхность минерального горизонта почвы

Пожароустойчивые — облигатно-корнеотпрысковые виды, или геофиты, — виды, почки возобновления которых расположены в минеральном горизонте почвы на глубине не менее 1—2 см. Растения этой группы сохраняются более чем на 50% даже при интенсивных низовых пожарах, сопровождающихся выгоранием слоя подстилки на 80—90%.

К пожароустойчивым относятся такие виды, как Calamagnostis epi-

geios, Pteridium aquilinum, Aegopodium podagraria, Pulsatilla flavescens, Equisetum arvense, Viola canina, Polygonatum officinale, Lathyrus pisiformis.

Временно подавляемые пожаром — виды с почками возобновления на корневищах, расположенными в нижнем хорошо разложившемся и обычно недогорающем слое подстилки (гемикриптофиты) или в верхнем сантиметровом слое минерального горизонта почвы. Сохранность их в значительной мере зависит от степени выгорания подстилки. После интенсивных палов обилие их может сокращаться в два-пять раз за счет отмирания особей, корневища которых сосредоточены в подстилке. Однако уменьшения ценотической роли популяций этих видов не наблюдается, так как они довольно быстро восстанавливают утраченные позиции за счет вегетативного и семенного возобновления.

Наиболее характерными представителями видов, временно подавляемых пожаром, являются Chimaphila umbellata, Ramischia secunda, Geranium silvaticum, Trifolium lupinaster, Trollius europaeus.

Неустойчивые к пожару — виды с органами вегетативного возобновления на поверхности почвы или в подстилке. После интенсивных пожаров обилие их сокращается более чем в десять раз. Возобновление популяций происходит медленно. К этой группе относятся Lycopodium annotinum, Linnaea borealis, Calamagrostis arundinacea, Molinia coerulea, Luzula pilosa, Stellaria graminea, Melica nutans.

На рис. 23 показан характер послепожарного возобновления травянистых растений некоторых видов — представителей различных групп пожароустойчивости.

Из 88 изучавшихся нами видов травянистых растений и кустарничков сосняков-зеленомошников 64% относятся к пожароустойчивым, около 20 — к временно подавляемым пожаром и только 16 — к неустойчивым. Обнаруживается тесная связь пожароустойчивости с типами экобиоморф, по классификации Высоцкого-Казакевича, развитой в работах И.Г. Серебрякова (1962). В ряду снижения устойчивости к пожарам биоморфы можно разместить следующим образом: корнеотпрысковые, стержнекорневые, корнеклубневые, луковичные, длиннокорневищные, корневищно-рыхлокустовые, короткокорневищные, кистекорневые, длиннокорневищные, корнеподстилочные, подземно-столонные, плотнокустовые, надземно-столонные, надземно-ползучие.

Субстрат

Огонь в зависимости от его интенсивности и степени выгорания подстилки более или менее изменяет физические и химические свойства субстрата для появления и укоренения всходов сосны.

Объемный вес мохово-хвойного субстрата как правило увеличивается в несколько раз. В сосняке бруснично-черничном сразу после интенсивного пожара, при котором выгорело около 80% исходной толщины мохово-хвойного субстрата, объемный вес последнего увеличился примерно в шесть раз (табл. 5), а толщина уменьшилась с 7,1 ± 0,23 до 1,4 ± 0,26 см. После слабого пожара объемный вес субстрата увеличился менее существенно, а его толщина уменьшилась с 7,5 ± 0,4 до 3,0 ± 0,5 см.

Таблица 5
Толщина и объемный вес субстрата в сосняках Припышминского лесного массива

Характеристика суб-	Давность пожара, лет						
страта	1	7	20	90			
	Брусничн	ю-черничный					
Толщина, см	1,40 ± 0,26	$1,50 \pm 0,28$	$4,40 \pm 0,27$	$7,10 \pm 0,23$			
Объемный вес, г/см ³	$0,79 \pm 0,08$	$0,86 \pm 0,06$	$0,28 \pm 0,04$	$0,13 \pm 0,01$			
		Черничник					
Толщина, см	$5,10 \pm 0,80$	$5,40 \pm 0,37$	_	8,60 ± 0,25			
Объемный вес, г/см ³	$0,15 \pm 0,02$	0.18 ± 0.03	_	0,06 ± 0,01			

Таблица 6
Относительные величины интегральной эффективной влажности и температуры мохового и гаревого субстратов

Тип леса	T	Толщина под-	иэв, %		иэт, %	
	Тип субстрата	стилки, см	1972 г.	1973 г.	1972 г.	1973 г.
Сосняк	моховой	5,5 ± 0,40	23	41	39	40
бруснично-	гаревой	$3,0 \pm 0,79$	130	140	45	50
черничный	гаревой	$1,5 \pm 0,15$	160	178	_	_
Сосняк-	моховой	$6,3 \pm 0,50$	60	50	28	52
черничник	гаревой	5.1 ± 0.80	80	97	48	64

Важно отметить, что пожар любой интенсивности увеличивает вариабельность толщины и объемного веса субстрата. Это приводит к мозаичности сопряженных химических свойств гаревого субстрата (Попова, 1979). Так, например, в сосняке бруснично-черничном до пожара средняя толщина субстрата составляла 7,1 ± 0,23 см с коэффициентом варьирования 25%. После пожара коэффициент варьирования толщины субстрата достиг 198%. В относительно сухих типах леса (сосняки бруснично-лишайниковые и брусничники) вследствие более равномерного и сильного высыхания субстрата (Захаров, 1983) последний выгорает сравнительно равномерно (коэффициенты варьирования соответственно 56 и 65%). Для сосняков же черничников и злаково-мелкотравных характерно неоднородное, мозаичное выгорание подстилки и мохового покрова (коэффициенты варьирования 165% и 196%, соответственно).

В первые пять-семь лет в связи с разрастанием политриховых мхов и действием осадков происходит некоторое уплотнение гаревого субстрата. Позднее из-за накопления свежего опада объемный вес верхней части субстрата снова уменьшается, постепенно приближаясь к таковому на негорелых участках.

Уничтожая верхнюю наиболее рыхлую и неразложившуюся часть подстилки и мохового покрова, но оставляя их нижние плотные и компактные слои, тесно связанные водными капиллярами с минеральным горизонтом почвы (Попов, Шубин, 1959), огонь резко изменяет гидротермический режим субстрата. Как видно из табл. 6, после пожара средней интенсивности в сосняке бруснично-черничном относительная интегральная эффективная влажность субстрата (на глубине 0–2 см) на фоне повышенного увлажнения дождями примерно в четыре-пять раз выше (130–140%), чем в негорелом моховом покрове (23–41%). После интенсивного пожара ИЭВ увеличилась в четыре-восемь раз и значительно (на 60–78%) превышала оптимум для прорастания семян. В сосняке-черничнике после слабого пала относительная ИЭВ приблизилась к оптимальной (80–97%), на негорелом же участке она была в полтора-два раза ниже.

На рис. 24 приведена динамика температуры верхнего минерального горизонта почвы на глубине 2—7 см на гари и контрольных участках по данным анализа термограмм в трех типах леса.

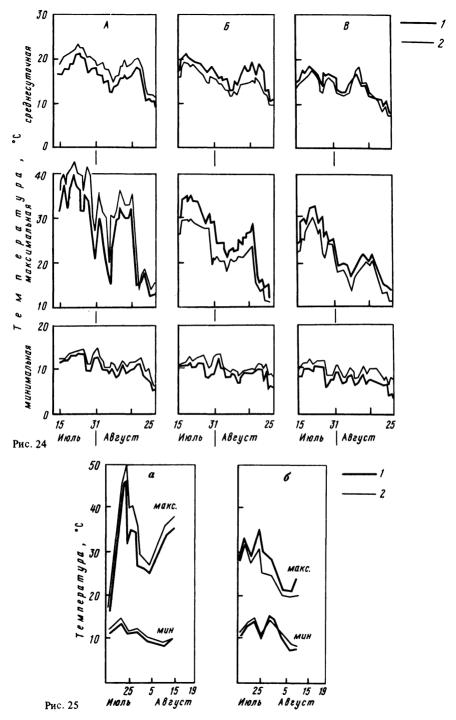
В сосняке бруснично-лишайниковом максимальная дневная температура под покровом из кладоний (высота слоевищ 4-6 см) в большинстве случаев была на $3-6^{\circ}$ (в отдельные дни на $7-8^{\circ}$) выше, чем на той же глубине под обожженным субстратом. Минимальная ночная температура также несколько выше под ненарушенным лишайниковым покровом (на $0.5-1.5^{\circ}$). Максимальная суточная амплитуда температуры под слоевищами лишайников достигла 30° , под гаревым субстратом 28° .

Аналогичное соотношение температуры найдено также по синхронным показателям максимальных и минимальных термометров на глубине 1 см (рис. 25). Следует отметить, что на обожженном субстрате под пологом сосновых лесов максимальные температуры поверхности субстрата на глубине 1 см (в бликах) не превышают 45° и не достигают летальных для проростков значений — в отличие от поверхности сплошных гарей, на которой абсолютные дневные максимумы температуры летом достигают 52—55° (Санников, 1965).

За счет постоянного превышения дневных максимумов и ночных минимумов температуры под лишайниками над соответствующими экстремумами на гари среднесуточная температура субстрата в первом типе микросреды также была на $3-4^{\circ}$ выше в течение всего периода наблюдений (см. рис. 24a).

Качественно иное соотношение термического режима обожженного и негорелого субстратов наблюдалось в сосняках бруснично-черничном и черничнике (см. рис. 24б, в). Здесь максимальные дневные температуры под горелой подстилкой выше, чем под покровом гипновых мхов. Минимальная же ночная температура в обоих типах леса выше под моховым покровом. По-видимому, это объясняется большей влагоемкостью и теплоемкостью доминирующего в этих типах леса гипново-мохового покрова по сравнению с лишайниковым и обожженным. Максимальная амплитуда температуры субстрата в сосняках бруснично-черничном и черничнике значительно ниже, чем в сосняке бруснично-лишайниковом. В сосняке бруснично-черничном в гаревом субстрате она равна $20-25^{\circ}$, в моховом $-15-17^{\circ}$, в сосняке-черничнике — соответственно 18-22 и $15-18^{\circ}$.

Среднесуточная температура почвы под обожженным покровом в сосня-



ке бруснично-черничном на $2,0-3,5^{\circ}$ выше, чем под ненарушенным гипново-моховым. Аналогичные соотношения среднесуточной температуры под различными субстратами наблюдались и в сосняке-черничнике. Меньшая разница $(1-2^{\circ})$, изотермия и некоторая инверсия в этом типе леса объясняются незначительной толщиной выгоревшего слоя мхов и подстилки $(1,0-1,5\ \text{см})$.

В целом, сопоставляя специфику влияния огня на термические режимы субстрата, можно отметить следующее. Низовой пожар приводит к "отеплению" субстрата для корней проростков в сосняке-черничнике и бруснично-черничном и существенно "охлаждает" поверхность почвы в сосняке бруснично-лишайниковом. При этом значительные различия в теплообеспеченности субстрата в этих типах леса, наблюдаемые до пожара, более или менее нивелируются (см. рис. 24).

Для количественной экологической оценки послепожарных изменений в термическом режиме субстрата для прорастания семян и укоренения проростков использован предложенный нами (Санникова, 1977) коэффициент относительной интегральной эффективной температуры (ИЭТ), характеризующий степень отклонения фактора от оптимума (см. табл. 6). Относительная ИЭТ субстрата для корней проростков и однолетних всходов после пожара в сосняке бруснично-черничном заметно увеличилась — с 30 до 45% в 1972 г. и с 40 до 50% в 1973 г. В сосняке-черничнике теплообеспеченность процесса прорастания семян и роста всходов сосны в первый год после пожара возросла почти вдвое, но на второй год — лишь несущественно.

Таким образом, пожар, по крайней мере средней и сильной интенсивности, в первые два—три года существенно улучшает гидротермический режим субстрата для прорастания семян, укоренения и роста проростков сосны и других растений.

Почва

Гидротермический режим. Во всех случаях дневная температура почвы на гари выше, чем на негорелых участках. В летние ясные дни на глубине 1-5 см разница достигает $3-5^{\circ}$. Вниз по почвенному профилю эти различия сглаживаются, но еще на глубине 50-60 см составляют $1-2^{\circ}$; лишь на глубине 95-100 см наблюдается изотермия (рис. 26).

Повышение теплообеспеченности обожженной почвы, ранее наблюдавшееся многими авторами на сплошных гарях (Scotter, 1963; Санников, 1965; Viro, 1969; и др.), под пологом леса можно объяснить не только устранением теплоизолирующих слоев подстилки, мохового и травяно-кустарничкового ярусов, но и изреживанием древостоя огнем. Это превышение тем-

Рис. 24. Динамика температуры почвы на глубине 5-10 см на горелом (1) и негорелом (2) участках в сосняках. A — бруснично-лишайниковом; B — бруснично-черничном; B — черничнике

Рис. 25. Динамика максимальной и минимальной температуры субстрата на глубине 1 см на горелом (I) и негорелом (2) участках в сосняках; a — бруснично-лишайниковом (покров из кустистых кладоний); δ — бруснично-черничном (гипново-моховой покров)

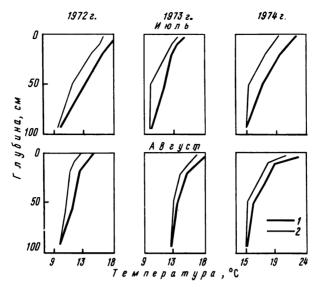


Рис. 26. Температура почвы на горелом (1) и негорелом (2) участках в сосняке бруснично-черничном в 1972—1974 гг.

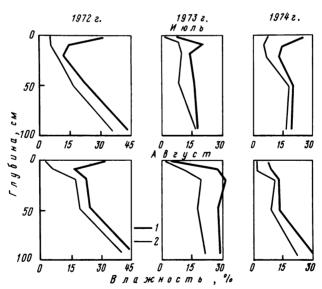


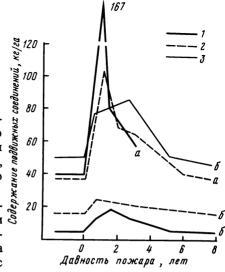
Рис. 27. Влажность почвы (объемный процент) на горелом (1) и негорелом (2) участках в сосняке бруснично-черничном в 1972—1974 гг.

Рис. 28. Послепожарная динамика минеральных форм азота и зольных элементов почвенного питания

a — в сосняках-зеленомошниках Зауралья (по Арефьевой, 1963); δ — в Южной Финляндии (по Viro, 1969) I — NH $_4$ + NO $_3$; 2 — P $_2$ O $_5$; 3 — K $_2$ O

пература почвы на гари наблюдается и накапливается в течение всего продукционного сезона (достигая в сумме 300—350° в субстрате) и, несомненно, должно благоприятно сказываться на росте подроста.

Влажность минеральных горизонтов почвы на глубине до 100 см (рис. 27) также во все годы наблюдений была существенно выше на горелых участках по сравнению с негорелыми, по крайней мере в июле—



августе, в период минимального содержания влаги в боровых почвах (на 3-10%). Эта почвоувлажняющая роль пожара, по-видимому, связана с уменьшением полноты (в данном случае на 18%) и корневой конкуренции древостоев, а также, возможно, с лучшим проникновением осадков в обожженную почву.

Химические свойства. Как показали исследования З.Н.Арефьевой (1963), В.П.Фирсовой (1964, 1969), З.Н.Арефьевой и Б.П.Колесникова (1964) в Припышминских борах, а также П.Виро (Viro, 1969) в соснякахзеленомошниках Финляндии, Э.П.Поповой (1979) и В.Н.Горбачева с соавторами (1982) в сосняках Среднего Приангарья, в первые два-четыре года после пожара, несмотря на некоторое уменьшение количества органического вещества, в верхних горизонтах почвы происходит благоприятное для роста всходов древесных растений повышение содержания легкодоступных зольных элементов и минеральных форм азота.

Пожары средней и сильной интенсивности, при которых выгорают нижние ярусы растительности и более половины слоя подстилки, приводят к увеличению в верхнем 10-сантиметровом слое почвы содержания подвижных соединений азота, кальция и магния в два-три раза, калия и фосфора в 1,2—1,5 раза (рис. 28). При этом рН смещается из кислого диапазона (4,2—5,0) в слабокислый или даже нейтральный (5,7—6,8), по-видимому, предпочитаемый проростками и всходами сосны (Санников, 1976). Некоторая потеря валового азота на достаточно гумусированных влажных и прогреваемых песчано-супесчаных почвах сосняков-зеленомошников и мелкотравно-злаковых компенсируется вследствие стимуляции огнем микробиологических процессов (Hesselman, 1917; Сушкина, 1931; Хренова, 1963; Арефьева, Колесников, 1964; Ahlgren, Ahlgren, 1960; и др.) и повышения обилия бобовых растений (Lathyrus pratensis, Vicia sepium, Cytisus ruthenicus, Trifolium lupinaster и др.). На таких почвах пожары, активизируя размножение и деятельность аммонифицирующих, нитрифицирующих, целлюлозо-

разлагающих, олигонитрофильных бактерий и актиномицетов, а также многих видов почвенных беспозвоночных-гумусообразователей, в частности дождевых червей и энхитреид (Kozlowski, Ahlgren, 1974; Горбачев и др., 1982), способствуют ускоренному разложению недогоревшего слоя подстилки и улучшению условий минерального питания всходов сосны, по крайней мере в первые 3—5 лет после огневого воздействия. Позднее, повидимому, в связи с вымыванием подвижных соединений в нижележащие горизонты почвы (Фирсова, 1964, 1969; Viro, 1969) и ростом их потребления восстанавливающимися нижними ярусами фитоценоза, подростом и древостоем содержание элементов питания в почвах гарей быстро уменьшается и на 5—10-й годы стабилизируется примерно на допожарном уровне. Исключение представляют, пожалуй, лишь обменные кальций и магний, концентрация которых (и соответственно рН) в течение 20—30 лет после пожара обычно выше, чем на давно негорелых участках.

По нашим наблюдениям, в Припышминских борах-зеленомошниках, на гарях трех-шестилетней давности в горизонте A_1 (глубина 5-10 см) отмечается пониженная кислотность (pH 5,0-5,7) по сравнению с негарью (4,2-4,3), постепенно увеличивающаяся с давностью пала. В сосняке бруснично-черничном на третий год после пожара наблюдается значительное повышение содержания P_2O_5 (4,58 мг на 100 г почвы) по сравнению с участком, не горевшим 90 лет (2,74 мг). В то же время по содержанию общего азота, K_2O и гумуса различия между гарью и негорелым участком были несущественны.

В сосняках Южного Притоболья (Кочердыкско-Озернинский массив) также отмечается весьма значительное послепожарное повышение рН в верхнем 4-сантиметровом слое субстрата (в сосняке мертвопокровнолищайниковом — с 5,6 до 7,1). Однако по содержанию элементов почвенного питания — общего азота, P_2O_5 , K_2O — верхние горизонты почвы участков, горевших пять-семь лет назад, мало отличаются от негорелых.

Экоклимат

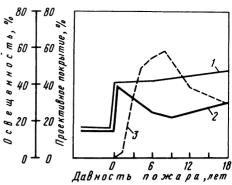
Относительная освещенность. Под пологом леса естественное возобновление сосны протекает при постоянном дефиците ФАР. В сосновых лесах с полнотой более 0,6—0,7 под полог проникает от 20 до 40% солнечной радиации (Сахаров, 1943; Цельникер, 1969; Алексеев, 1975).

По исследованиям В.А.Любименко (1909), Ф.Бормана (Вогтапп, 1958), С.Н.Санникова (1963, 1976), В.А.Алексеева (1975), в течение первых трех лет жизни всходов сосны их потребность в свете повышается с 30—70 до 100%. В то же время теневыносливость уменьшается. По нашим данным (Санников и др., 1978), компенсационный пункт у сеянцев сосны, выращенных на открытом месте, возрастает с 2 у однолетних до 12% у четырехлетних сеянцев. Можно предположить, что у подроста сосны, сформировавшегося в условиях постоянного затенения, ассимиляционный аппарат характеризуется несколько более низкими значениями компенсационного пункта. Так, по исследованиям И.В. Кармановой (1970), четырехлетний подрост сосны в массе отмирает лишь при падении освещенности до 5—6%.

Как показали наши исследования, низовой пожар, изреживая древостой, приводит к существенному повышению относительной ФАР под его поло-

Рис. 29. Послепожарная динамика относительной ФАР в сосняке бруснично-черничном в связи с изменением проективного покрытия травяно-кустарничкового, яруса

 $1-\Phi$ AP на высоте 2 м; 2-то же на высоте 5-10 см; 3-проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса



гом. На рис. 29 приведена динамика относительной освещенности в 90-летнем сосняке бруснично-черничном, пройденном интенсивным низовым пожаром. Сразу после пожара относительная ФАР, измеренная на высоте 2 м, резко возросла (с 18 до 41%). Позднее, на второй—седьмой годы, в связи с продолжающимся отпадом поврежденной огнем части древостоя она достигла 47%.

Огонь почти полностью уничтожает надземные части травяно-кустарничкового яруса. Поэтому относительная ФАР на высоте расположения хвои одно-двухлетних всходов (3—7 см от поверхности почвы) сразу после пожара сильной интенсивности в сосняке бруснично-черничном увеличилась с 12,0 до 40,4% и стала вполне достаточной для выживания и роста всходов. Однако со второго по седьмой годы после пожара ФАР вновь снизилась до 20%. В последующие годы она постепенно повышалась и стабилизировалась к 17-му году на уровне 27%. Форма кривой освещенности представляет как бы зеркальное отражение динамики проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. В сосняке-черничнике низовой пожар средней интенсивности привел к повышению относительной ФАР у поверхности почвы с 6,6 до 24,4%.

В целом можно заключить, что в первые два-три года после пожара световое довольствие достаточно для выживания и роста всходов. Однако в последующие годы для успешного роста, выживания и перехода подроста старшего возраста в виргинильную стадию света уже явно нехватает.

Температура воздуха. На рис. 30 приведена динамика максимальной дневной, минимальной и среднесуточной температуры воздуха на высоте 5—7 см от поверхности почвы.

На фоне антициклонального типа погоды (15—30 июля и 5—18 августа 1974 г.) максимальная температура воздуха на негорелых участках в сосняке бруснично-лишайниковом достигала 25—35°, в бруснично-черничном — 23—28° и в черничнике — 20—25°. В то же время над гарью она была в сосняке бруснично-лишайниковом на 2—4° ниже, а в сосняке бруснично-черничном и черничнике соответственно на 3—5 и 1—3° выше. В сосняке бруснично-лишайниковом пожар смещает значение максимальных температур в область оптимума (20—25° для роста проростков и всходов), а в двух других типах леса температура увеличивается и переходит в область несколько выше верхней границы оптимума.

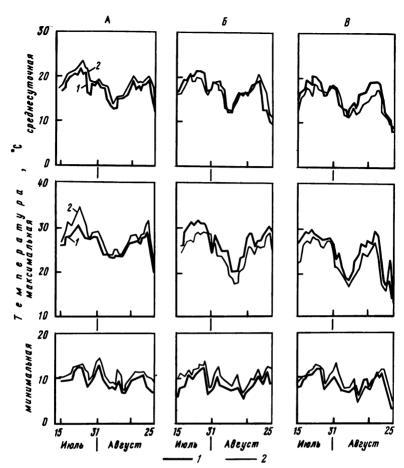


Рис. 30. Динамика температуры воздуха на высоте 5-7 см на горелом (1) и негорелом (2) участках в сосняках: A — бруснично-лишайниковом; B — бруснично-черничном; B — черничнике

Минимальная ночная температура была во всех типах леса на $1-3^{\circ}$ выше над ненарушенным покровом, чем над обожженным субстратом.

В ясную погоду среднесуточная температура припочвенного воздуха над гарью в сосняках бруснично-черничных и черничниках обычно находилась на уровне на 1,5—2,0° выше (за счет более высоких полуденных максимумов), чем на контроле. В пасмурную погоду наблюдалась изотермия. В сосняке же бруснично-лишайниковом среднесуточная температура воздуха над лишайниковым покровом за весь период наблюдений была на 3—4° выше, чем над обожженным субстратом. Суточные амплитуды температуры воздуха под влиянием огня изменились несущественно.

Следовательно, аналогично влиянию на температурный режим субстрата пожар "отепляет" припочвенный воздух в сосняках бруснично-черничном и черничнике, но "охлаждает" его в сосняке бруснично-лишайниковом (Санникова, 1981).

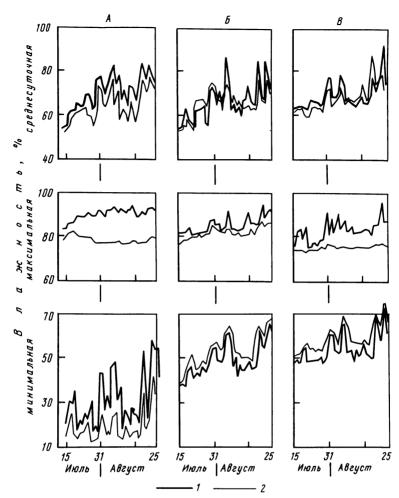


Рис. 31. Динамика относительной влажности воздуха на высоте 5-7 см на горелом (1) и негорелом (2) участках в сосняках: A — бруснично-лишайниковом; B — бруснично-черничном; B — черничнике

Относительная влажность воздуха. Наибольшее значение для выживания всходов сосны имеет режим минимальных полуденных величин относительной влажности воздуха. От него зависят интенсивность дневной транспирации и физическое испарение с поверхности почвы. Находясь в обратной зависимости от максимальной дневной температуры воздуха, в ясную погоду в дневные часы влажность воздуха над гарью в сосняке бруснично-лишайниковом на 3—12% выше, чем над лишайниковым покровом (рис. 31). Эти микроэкологические различия по влажности воздуха сопоставимы с различиями в увлажнении воздуха в смежных типах леса (Сахаров, 1948). В сосняках бруснично-черничном и черничнике влажность воздуха на гари напротив на 1—3% ниже, чем над гипново-моховым покровом (Санникова,

1981). Максимальное ночное значение влажности припочвенного воздуха во всех типах леса несколько выше на гари, чем на контроле, но эта разница не превышает ошибок измерений. Не выявляется существенных различий и в среднесуточной влажности воздуха над различными субстратами.

Резюмируя все сказанное об изменении экоклимата после пожара, можно заключить следующее. В зависимости от состава, влаго- и теплоемкости исходного напочвенного субстрата (хвойная подстилка, моховой или лишайниковый покров) пожар оказывает отепляющее и осущающее влияние или охлаждающее и увлажняющее действие на гидротермический режим субстрата и припочвенного слоя воздуха. В результате этого в сосняке бруснично-лишайниковом гидротермический режим становится менее контрастным, смещаясь к области оптимума, а в двух других типах леса суточные амплитуды микроклимата, напротив, несколько возрастают, хотя и не представляют особой опасности для всходов сосны.

Мелкие млекопитающие

Послепожарные изменения в составе, плотности, сомкнутости древостоя и особенно травостоя резко нарушают защитные свойства и кормность стаций для животных, потребляющих семена, опавшие на поверхность субстрата, в частности приводя к более или менее значительным изменениям состава и численности мелких млекопитающих (Ahlgren, 1963; Roppe, Hein, 1978; Кулешова, 1981).

В табл. 7 приведена динамика относительной численности рыжей полевки (Clethrionomys glareolus), обыкновенной бурозубки (Sorex araneus), которая, по мнению Э.В.Ивантера (1975), является заметным потребителем семян сосны и ели, и лесной мыши (Apodemus silvaticus) на небольшой гари (шириной 80—100 м), возникшей после пожара средней интенсивности под пологом 45-летнего сосняка злаково-мелкотравного (с полнотой 0,6—0.7).

В первый год после пожара мелких млекопитающих на гари зафиксировано не было. В то же время на перифирии гари поймано 12 экз./100 ловушко-суток. Отсутствие грызунов на свежих гарях, отмеченное еще Ф.Клементсом (Clements, 1910), по-видимому, связано с резким уменьшением проективного покрытия травянистого яруса (с 62—75 до 5%), который до пожара обеспечивал грызунов пищей (семена, побеги) и укрывал от хищников. По исследованиям в сосновых лесах Швеции (Hansson, 1978), минимум встречаемости лесной мыши, темной полевки (Microtus agrestis) и обыкновенной бурозубки отмечен на гарях с проективным покрытием травянистых растений от 0 до 30%.

На второй год проективное покрытие травянистых растений на гари увеличилось почти в пять раз и было поймано уже 3,5 экз./100 ловушко-суток (бурозубка обыкновенная) по сравнению с 10 экз. на контроле (полевка рыжая). На третий год численность мелких млекопитающих на гари и контрольном участке почти выравнялась, а на четвертый она была на гари уже в полтора раза выше, чем на контроле. По-видимому, при близких величинах проективного покрытия травянистого яруса на сравниваемых участках большее обилие мелких млекопитающих на гари можно объяснить большим видовым разнообразием и лучшим семеношением трав.

Таблица 7
Динамика относительной численности мелких млекопитающих на гари и контроле под пологом 45-летнего сосняка злаково-мелкотравного

THE DUAL TORS	_		Проектив- ное покры- тие травяно- кустарич- кового яру- са, %	Численность мелких млекопитаю щих, экз. на 100 ловушко-суток			
	Давность пожара, лет	Год		рыжая полевка	обыкно- венная буро- зубка	лес ная мышь	
Гарь	1	1975	5	-	_	_	
_	2	1976	23	_	3,5	-	
	3	1977	44	9,6	_	_	
	4	1978	73	6	_	9	
Негорелый	-	1975	62	3	4	_	
участок	_	1976	75	7	3	_	
	-	1977	71	10	2	_	
	_	1978	80	6	_	3	

Таким образом, несмотря на очень быстрое по сравнению с другими типами леса восстановление травянистого яруса в сосняке злаково-мелкотравном в первые два года после пожара, численность мелких млекопитающих — главнейших потребителей лесных семян — была резко подавлена. Очевидно, что именно в этот период складываются наиболее благоприятные условия для массового появления всходов сосны.

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА ПОЯВЛЕНИЕ, ВЫЖИВАНИЕ И РОСТ ВСХОДОВ СОСНЫ

Динамика численности

На рис. 32а показана сравнительная динамика численности проростков и всходов сосны первого года жизни в опытных посевах 1972 г. на негорелом участке в сосняке бруснично-черничном (субстрат из мха Шребера) и на участке свежего пала (недельной давности) со средней степенью выгорания подстилки (толщина недогоревшего слоя 2,8 см). Грунтовая всхожесть семян сосны на гаревом субстрате (43%) оказалась вдвое выше, чем на негорелом (22%). Несомненно, это объясняется прежде всего "супероптимальной" влажностью прогоревшей подстилки (относительная ИЭВ — 130%), которая в пять-шесть раз превышала содержание влаги в верхнем слое мохового покрова (ИЭВ 21—25%), явно недостаточное для массового прорастания семян (рис. 32в). Термические же условия в сравниваемых субстратах были примерно одинаковы, обеспечивая 39—45% потребности в тепле прорастающих семян (см. табл. 6).

Следует отметить более раннее и дружное появление и высокую выживаемость всходов сосны на гари (75%) по сравнению с "негарью" (48%). К середине второго месяца жизни численность всходов на гаревом субстрате (32,5 экз./м²) была примерно втрое выше, чем на моховом (10 экз./м²).

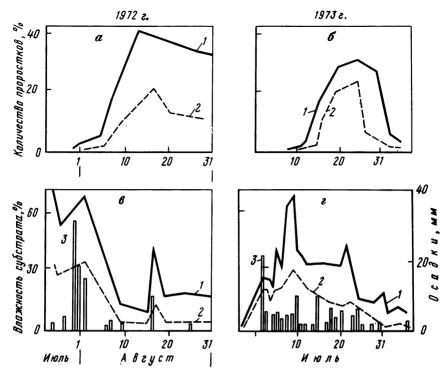


Рис. 32. Динамика численности всходов сосны (a, δ) в экспериментальных посевах 1972—1973 гг. на фоне осадков и режима влажности субстрата (a, ϵ) в сосняке бруснично-черничном; I — гарь; 2 — негарь; 3 — осадки

В посевах 1973 г. (рис. 326,г) на фоне аналогичного с 1972 г. соотношения гидротермических условий в сопоставляемых субстратах (при повышенной влагообеспеченности посевов осадками) грунтовая всхожесть семян сосны на обожженном субстрате (27%) была также выше, чем на моховом (23%). Но эта разница статистически недостоверна. Резкое падение численности жизнеспособных проростков (до 25—30% от первоначальной) в конце первого месяца жизни, по-видимому, было вызвано повреждением всходов птицами (зяблик, овсянка, дрозд и др.). В дождливую холодную погоду первой половины августа 1973 г. эти птицы перешли к напочвенному питанию и, часто посещая посевы, полностью или частично обрывали семядоли проростков. В.А.Жиряков (1974) считает, что проростки ели скусывают и мышевидные грызуны. Те же закономерности отмечены нами и в экспериментальных посевах в сосняке-черничнике (рис. 33).

Еще больший возобновительный эффект огня наблюдался в посевах сосны на второй год после интенсивного низового пожара, вызвавшего уменьшение толщины подстилки с 5,5 до 1,4 см. На хорошо прожженном субстрате, почти лишенном травянистого яруса, средняя всхожесть семян составила 57,8%. В то же время на не тронутых палом подушках гипновых мхов появились лишь единичные проростки (0,3–0,4%). Несомненно, главнейшим фактором, определившим столь резкое различие в возобновляемости на

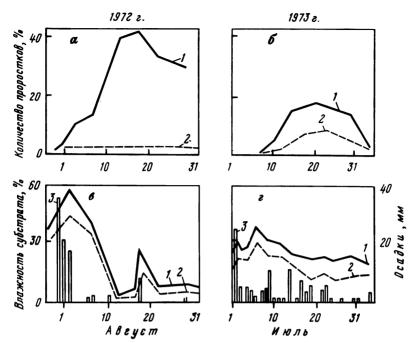


Рис. 33. Динамика численности всходов сосны (a, 6) в экспериментальных посевах 1972-1973 гг. на фоне осадков и режима влажности субстрата (a, e) в сосняже-черничнике. 1 — гарь; 2 — негорелый участок; 3 — осадки

сравниваемых субстратах, была их влажность. При близких термических условиях и условиях для естественной заделки семян ИЭВ гаревого субстрата была и здесь в несколько раз выше, чем мохового (см. табл. 6). Тем не менее на третий год после пожара, когда гарь покрылась редким иван-чаем, несмотря на лучшие условия теплообеспеченности и особенно водного довольствия на гари (относительная ИЭВ — 178%) по сравнению с негарью (ИЭВ — 40%), плотность поселения всходов сосны в первом случае (20 экз./м²) оказалась значительно ниже, чем во втором (35 экз./м²). Объяснение этой инверсии, вероятно, следует искать в усилении деятельности мышевидных грызунов и птиц, экскременты которых были найдены на всех учетных площадках. В посевах 1974 г. на той же гари (на четвертый год после пожара) мелкие млекопитающие и птицы в течение полуторамесячного периода расхитили почти все семена на открытых площадках, тогда как посев в замкнутые контейнеры из мелкоячеистой сетки дал исключительно высокую всхожесть — до 70%.

Выживание

Сравнительные кривые выживания сеянцев сосны на горелых и негорелых участках в течение первых пяти-шести лет приведены на рис. 34. Они свидетельствуют, что в посевах первого года после пожара (1972 г.) при высокой степени выгорания подстилки в сосняке бруснично-черничном отпад всхо-

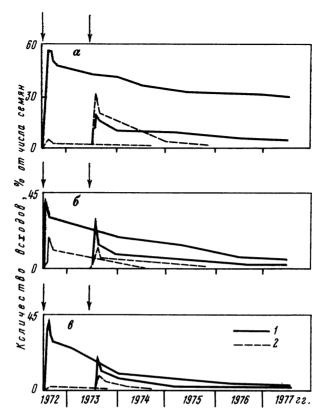


Рис. 34. Динамика выживания сеянцев сосны в экспериментальных посевах a — сосняк бруснично-черничный, интенсивный пожар; δ — то же, слабый пал; δ — сосняк-черничник, слабый пал; δ — негорелый участок; стрелкой показано время посева

дов к концу шестого года их жизни составил около половины (51%). При более слабой огневой подготовке субстрата отпало около 90% первоначального количества всходов. В контроле — на непрогоревших участках — к концу третьего вегетационного периода в обоих случаях погибли почти все всходы. Крайне низкая всхожесть семян на моховом субстрате (2—15%) обусловлена его недостаточной относительной ИЭВ (60%), а также расхищением семян полевками, ходы которых отмечены почти на всех учетных площадках.

В посевах 1973 г. всхожесть семян сосны на гари (второго года давности) была несколько ниже, чем на контроле, но выживаемость всходов на гаревом субстрате была намного выше. К концу пятого года на гари их осталось около 20%, тогда как на контроле все всходы исчезли на третий год.

На второй год после пожара (1973), когда травянистый ярус частично восстановился, несмотря на близкую к оптимальной влагообеспеченность субстрата (ИЗВ -97%), всхожесть семян на гарях уменьшилась до 15-25%.

К концу пятого года жизни почти все всходы на гарях при слабом выгорании подстилки погибли, тогда как при сильном выгорании выжило 25-30% всходов (см. рис. 34a).

Наряду с недостатком влаги в субстрате фактором, резко уменьшающим численность проростков в сосновых лесах, является расхищение семян фауной в латентный период. По данным многих авторов (Hooven, 1958; Yli-Vakkuri, 1961a, b; Gashwiller, 1970; Волков, 1970; и др.), птицы и мышевидные грызуны могут уничтожать от 8–10 до 90–96% всего почвенного запаса семян хвойных пород.

В нашем опыте в течение полутора месяцев (с 10 августа по 25 сентября 1973 г.) на негорелом участке под пологом сосняка злаково-мелкотравного с проективным покрытием травянистого яруса около 50% мышевидные грызуны и птицы потребили (расхитили) около 76% семян сосны. В то же время на горелом участке, за три месяца до посева пройденном палом средней интенсивности и покрытом редким травостоем (проективное покрытие — 6%), животные потребили лишь 29% семян. На долю мышевидных грызунов в первом случае приходится около 57%, а во втором их участие в расхищении семян не отмечено.

На долю потребления птицами в том же опыте пришлось 19% семян на негорелом участке, тогда как на пройденном огнем — в полтора раза больше (29%). Это может быть объяснено большей плотностью ("заметностью") семян на гаревом субстрате по сравнению с моховым, а также, возможно, повышением численности семеноядных птиц после пожара (Ahlgren, 1963). В весенний период (май), когда беспозвоночных еще мало, семеноядные птицы, по-видимому, могут поедать еще большую часть урожая семян (Gachwiller, 1970).

Таким образом, на свежих гарях складываются более благоприятные, чем до пожара, зооценотические условия для реализации репродуктивного потенциала популяций сосны.

В заключение следует отметить, что в обоих типах леса в первые пятьшесть лет всходы сосны на гаревом субстрате отличаются более высокой выживаемостью. Особенно это проявляется при сильной степени выгорания подстилки, при которой огнем повреждаются и поверхностные корни деревьев, конкурирующие с корнями всходов сосны. На грубогумусной же мохово-хвойной подстилке всходы сосны почти полностью отмирают уже к концу третьего вегетационного периода (выживаемость 0-2%).

Рост

Статистически достоверная разница во всех линейных размерах и воздушно-сухом весе всходов сосны на гаревом и моховом субстратах появляется со второго года их жизни (а в длине стволика, стержневого корня и в весе надземной части — с первого года) и позднее еще более возрастает.

Средняя высота четырехлетних всходов на обожженной подстилке (24,3 ± 0,5 см) втрое больше, чем на негорелом субстрате (табл. 8). По длине вертикальных стержневых корней достоверное превосходство у всходов гаревого варианта на второй и третий годы жизни исчезает, но вновь отмечается на 4-й год. При этом суммарная длина корней всех порядков у них в шесть раз больше, чем на контроле. Наибольшие различия наблюдаются

Таблица 8

Линейные размеры всходов сосны под пологом сосняка бруснично-черничного в различных типах микросреды

		Длина, см				
Тип субстрата	Возраст, лет	етволика	K	рней		
			стержневого	главных боковых		
' Гаревой	1	3,3 ± 0,15	10,7 ± 0,45	2,0 ± 0,28		
•	2	5.3 ± 0.20	20.0 ± 0.72	13,0 ± 0,49		
	3	$11,5 \pm 0,62$	$22,7 \pm 0.83$	$23,1 \pm 0,79$		
	4	$24,3 \pm 0,50$	$38,0 \pm 1,23$	$40,0 \pm 1,12$		
Йохово-хвоевой	1	$2,7 \pm 0,12$	$14,5 \pm 0,57$	0.5 ± 0.08		
	2	3.7 ± 0.13	$18,4 \pm 0,61$	2.0 ± 0.19		
	3	$4,3 \pm 0,21$	19.0 ± 1.13	$4,6 \pm 0.20$		
	4	8.8 ± 0.37	20.0 ± 1.67	10.7 ± 0.38		

Таблица 9
Воздушно-сухой вес всходов сосны на гари и негорелом участке под пологом сосняка бруснично-черничного

Тип субстрата	Возраст,	Вес отдельных органов и частей сеянца			
That cyocipala	лет	стволика	хвои		
Гаревой	1	0,007 ± 0,001	0,014 ± 0,004		
_	2	0.034 ± 0.003	$0,133 \pm 0,017$		
	3	0.134 ± 0.019	0.385 ± 0.020		
	4	$1,540 \pm 0,250$	2,358 ± 0,270		
Мохово-хвоевой	1	0.005 ± 0.001	0,006 ± 0,001		
	2	0.015 ± 0.002	0.013 ± 0.002		
	3	0.034 ± 0.007	0.039 ± 0.004		
	4	0.070 ± 0.008	0.100 ± 0.015		

в размерах главных боковых корней, которые в течение четырех лет после пожара в четыре-шесть раз длиннее, чем на участках, не тронутых огнем.

Общий вес в воздушно-сухом состоянии, вес стволика и хвои у всходов на прогоревших участках к концу четвертого вегетационного периода после пожара примерно в 20 раз выше, чем у одновозрастных всходов на негорелом участке (табл. 9). Максимальные различия между вариантами (достоверные уже с первого года) отмечены в весе хвои.

Аллометрические соотношения в линейных размерах и весе отдельных частей всходов свидетельствуют, что на гари последние характеризуются относительно слабым развитием корней (особенно вертикального корня по сравнению с боковыми), но в 1,5—3 раза более мощным развитием ассимиляционного аппарата (табл. 10). Это, как и вдвое-втрое меньшая микоризность боковых корней второго порядка у трех-четырехлетних всходов

Длина,	СМ		Диаметр корневой шейки, мм	
корней	хвои последнего	Микориза, экз./см		
общая	года			
18,4 ± 1,11	1,6 ± 0,22	_	0.70 ± 0.10	
88,3 ± 3,15	$7,3 \pm 0,47$	$12,0 \pm 1,63$	0.90 ± 0.10	
231,7 ± 12,8	$6,6 \pm 0.85$	$3,4 \pm 0,67$	$2,00 \pm 0,35$	
490,0 ± 19,5	$6,5 \pm 0,92$	$2,3 \pm 0,17$	$3,00 \pm 0,41$	
16,5 ± 0,98	$1,3 \pm 0,12$	_	0.60 ± 0.12	
38.0 ± 1.84	3.4 ± 0.19	6.0 ± 0.35	0.80 ± 0.15	
68,6 ± 2,13	3.1 ± 0.24	7.0 ± 0.57	1.00 ± 0.17	
78.5 ± 2.89	4.7 ± 0.33	6.6 ± 0.62	2.00 ± 0.23	

Вес отдельных орган			
надземной части	корней	Общий вес	
0,021 ± 0,004	0,008 ± 0,002	0,029 ± 0,009	
0,167 ± 0,028	0.041 ± 0.004	$0,208 \pm 0,013$	
0,519 ± 0,031	$0,132 \pm 0,013$	$0,651 \pm 0,081$	
3,898 ± 0,300	$0,450 \pm 0,021$	$4,348 \pm 0,420$	
0,011 ± 0,002	0.010 ± 0.001	$0,021 \pm 0,004$	
0.028 ± 0.006	0.029 ± 0.003	0,057 ± 0,006	
$0,073 \pm 0,012$	0.067 ± 0.003	$0,110 \pm 0,012$	
$0,170 \pm 0,015$	0.052 ± 0.005	$0,222 \pm 0,016$	

на гари, свидетельствует о лучших условиях минерального почвенного питания после пожара.

В целом в первые четыре года после интенсивного низового пожара в сосняке бруснично-черничном наблюдается резкое ускорение роста и развития всходов сосны.

Огневая стимуляция роста самосева хвойных древесных растений на сплошных вырубках ранее отмечалась многими авторами (Декатов, 1936; Вгис, 1951; Санников, 1965, 1973; Viro, 1969; Cayford, 1971; Siren, 1974; Uggla, 1974). В нашем случае — под пологом древостоя, слабо поврежденного огнем, — положительная ростовая реакция всходов на фактор "огонь" объясняется рассмотренным выше улучшением экоклиматических, почвенных и фитоценотических условий среды в первые годы после пожара.

Таблица 10 Соотношение линейных размеров и воздушно-сухого веса отдельных частей всходов на гаревом и моховом субстратах

Тип суб- страта	Возраст, лет	Д.в.к. Д.ств.	<u>Д.в.к.</u> Д.л.к.	Д.л.к. Д.ств.	В.ств.	<u>В.хв.</u> В.р.	<u>В.к.</u> В.р.
Гаревой	1	3,24	5,35	0,60	0,24	0,48	0,28
	2.	3,80	1,54	2,45	0,17	0.64	0,20
	3	1,97	0,98	2,01	0,21	0,59	0,20
	4	1,56	0,95	1,65	0,35	0,54	0,10
Моховой	1	5,37	29,00	0,19	0,24	0,29	0,48
	2	5,00	9,20	0,54	0,26	0,23	
	3	4,42	4,13	1,07	0,24	0,28	0,51
	4	2,27	1,87	1,22	0,32	0,45	0,48 0,23

Примечание. Д. – длина, В. – вес, р. – растение, ств. – стволик, в.к. – вертикальный корень, л.к. – главные латеральные корни, хв. – хвоя.

Влияние пожаров на возобновляемость сосны

На рис. 35 показана зависимость общей численности подроста от толщины недогоревшего слоя подстилки в сосновых лесах подзоны предлесостепи.

Самая тесная и достоверная связь установлена для сосняка-брусничника (r=-0.77). В смежных по положению в экологическом профиле сосняках бруснично-черничном и бруснично-лишайниковом эта связь несколько ниже и менее достоверна. Близкую по форме, но слабую связь в сосняке-черничнике (r=-0.32-0.42), по-видимому, можно объяснить сравнительно незначительной степенью выгорания подстилки (средняя толщина недогоревшего слоя 2.3-2.9 см). Как показано нами ранее (Колесников, и др., 1973) и на рис. 35, относительный возобновительный эффект уменьшения толщины подстилки в интервале от 2.5 до 2.0 см в несколько раз ниже, чем в интервале от 1.5 до 0.8 см, преобладающем в сосняке-брусничнике и бруснично-лишайниковом.

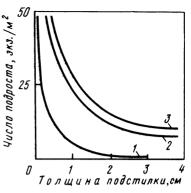
Вс всех типах леса связь численности подроста с толщиной недогоревшего слоя подстилки отражается уравнениями общего вида $y = a \cdot x^{-b}$, где y — количество подроста, x — толщина подстилки, a, b — коэффициенты регрессии (рис. 35).

В сосняке-брусничнике и бруснично-черничном на слабо прогоревшей подстилке толщиной около 3 см численность подроста не превышает 8—10 экз./м². При уменьшении толщины подстилки с 3 до 0,5 см в этих типах леса количество сосенок гиперболически возрастает и достигает 30—60 экз./м². В сосняке бруснично-лишайниковом наиболее резкое увеличение численности (в четыре раза) происходит при уменьшении толщины подстилки с 0.8 до 0.2 см.

Таким образом, отмеченная ранее зависимость естественного возобновления древесных растений от толщины подстилки (Новак, 1912; Молчанов, Преображенский, 1957; Звонкова, 1971; Санников, 1966; Колесников и др., 1973) выражена в количественной форме (Санникова, 1978). В последнее время эта связь подтвердилась и для сосняков Среднего Приангарыя,

Рис. 35. Зависимость численности подроста сосны от толщины недогоревшего слоя подстилки в сосняках

I — бруснично-лишайниковом ($y = 4,07 \times X^{-1,1}$), 2 — брусничнике ($y = 19,5 \cdot X^{-0,74}$); 3 — бруснично-черничном ($y = 24.4 \cdot X^{-0,65}$)



Полученные для четырех типов леса кривые могут служить основой для экологического анализа, моделирования процессов возобновления и расчета степени огневой или механической обработки подстилки в целях содействия естественному возобновлению сосны.

В предлесостепных Припышминских борах под пологом 95-летнего сосняка бруснично-лишайникового на 14-й год после устойчивого низового пожара общая численность подроста сосны в 53 раза, а количество жизнеспособного подроста в 125 раз выше, чем на негорелом участке (табл. 11).

Под пологом сосняка-брусничника, бруснично-черничного и черничника коэффициенты возобновительной эффективности пожара по общей численности подроста соответственно составили 8, 10 и 98. В сосняке кустарничково-сфагновом общая численность подроста после низового пожара в шесть, а обилие жизненного подроста в пять раз выше, чем на негари.

Анализируя коэффициенты возобновительной эффективности пожаров в южнолесостепных борах Притоболья, можно отметить, что и здесь общая численность подроста на гари выше, чем на контроле — в сосняке мертвопокровно-лишайниковом в 38, а в сосняке злаково-мелкотравном в 12 раз.

В целом можно предположить, что коэффициенты возобновительной эффективности пожаров, представляющие отношение количества водроста на гаревом субстрате к таковому на негорелом, тем выше, чем толще и суше допожарный слой грубогумусной подстилки и чем интенсивнее пожар, иными словами, чем резче улучшаются условия капиллярного подтока влаги из минеральных горизонтов почвы к прорастающим семенам и корням всходов.

РОЛЬ ОГНЯ ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ СОСНЫ И ЕЛИ

Гипотеза Сернандера (цит. по: А.А. Корчагин, 1954; А.Я. Гордягин, 1901) о том, что большая часть равнинных сосновых лесов таежной зоны возникла на месте темнохвойной тайги или сосново-еловых лесов под влиянием огня, получила подтверждение в работах Б.Н. Городкова (1912), А.А. Корчагина (1954), Г. Сирена (Siren, 1955).

О вытеснении елью сосны при отсутствии пожаров есть указания у многих авторов (Гордягин, 1901; Городков, 1912, 1946; Соколов, 1931; Чуд-

Таблица 11 Влияние низовых пожаров на возобновляемость под пологом сосновых лесов

Тип леса — сосняк	Семеноше-	Толщина	Численнос сосны, ты	ть подроста с. экз./га	Коэффи- циент эф- фектив-	
	ние, млн./га/год ки, см		общее	в т.ч. здо- рового	ности пожара	
	Подз	она предлесо	ec senu			
Бруснично-лишайни-	0,3	<u>1,9</u>	1,0	0,2	53	
ковый	0,3	0,5	53,0	25,0	33	
Брусничник	<u>0,3</u>	$\frac{4,8}{1,4}$	29,5	8,2	8	
	0,3	1,4	220,0	105,0	•	
Бруснично-черничный	<u>0,5</u>	$\frac{7,5}{1,5}$	21,6		10	
	0,4	1,5	215,5	113,0	10	
Черничник	<u>0,3</u>	$\frac{7,3}{2,3}$	0,8	0,1	0.0	
	0,6	2,3	78,0		98	
Кустарничково-сфаг-	<u>0,09</u>	-	55,3	5,3		
новый	0,08		307,0	23,9	6	
	Подзон	на южной лес	состепи			
Мертвопокровно-ли-	0,5	4,6	8,0	1,0	••	
шайниковый	$\frac{0,5}{1,3}$	0,8	301,0	58,0	38	
Злаково-мелкотравный	$\frac{3,2}{0,5}$	$\frac{3,2}{0,9}$	6,0	1,0	12	
	0,5	0,9	74,0	22,0	12	
 Над чертой — "негарь" 	, под чертой -	- гарь.				

ников, 1931; Мелехов, 1944; и др.). Однако целостной картины последовательных восстановительно-возрастных смен состава сосново-еловых лесов в связи с давностью пожара и расстоянием от источников инспермации по существу нет ни в одной из предшествующих работ.

На диаграммах рис. 36 и 37 показана послепожарная динамика видового состава, вертикальной структуры древостоев и участия сосны и ели в составе подроста и ІІ яруса при отсутствии пожаров в течение 137 лет в типах леса сосняк бруснично-черничный и черничник Припышминского массива. С целью обеспечения сопоставимости пробные площади для анализа взаимо-отношений сосны и ели в процессе восстановительно-возрастных смен подбирались на одинаковом удалении от линейных источников обсеменения ели (в смежных логах) на расстоянии от 35 до 60 м в сосняке-черничнике и 70—100 м в сосняке бруснично-черничном.

В сосняке бруснично-черничном (рис. 36) на 12-й год после пожара в составе подроста безраздельно господствует сосна (240 тыс. экз. жизнеспособных растений на 1 га). Участие ели не превышает 2—3%. При этом ель появляется на один-два года позднее сосны и занимает нижнюю часть яруса подроста. На 45-й год большая часть подроста сосны уже отпала (около 53%) по причинам, рассмотренным в главах V и VII. В связи с лучшим выживанием ели участие ее в составе подроста резко возросло. На 80-й год после пожара жизненный подрост сосны сохранился лишь единично в наиболее

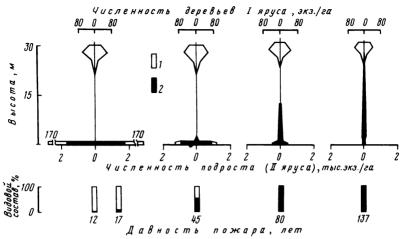


Рис. 36. Послепожарная динамика видового состава и вертикальной структуры древостоев и подроста в сосняке бруснично-черничном подзоны предлесостепи

1 - сосна обыкновенная; 2 - ель сибирская

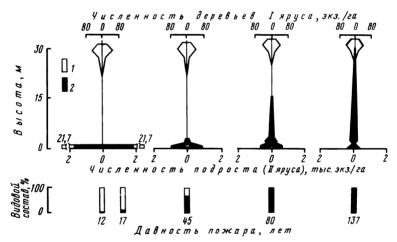


Рис. 37. Послепожарная динамика видового состава и вертикальной структуры древостоев и подроста в сосняке-черничнике подзоны предлесостепи

1 - сосна обыкновенная; 2 - ель сибирская

освещенных участках с наименьшей корневой конкуренцией древостоя. В то же время подрост ели старших генераций перешел в виргинильную стадию и образовал почти сомкнутый второй ярус. Иногда всходы сосны в этот период еще появляются на гипново-моховом покрове, но не выживают более одного-двух лет: относительная ФАР у поверхности почвы не превышает 3–5%. По высотному спектру ценопопуляции ели на этой стадии сукцессий могут быть отнесены к инвазионному типу (по Работнову, 1978а).

И наконец, в древостоях около 135 лет не испытывавших действия пожара (такие участки в Припышминских борах встречаются очень редко), жизненный подрост сосны почти отсутствует. Отдельные деревья старших послепожарных генераций ели к этому времени уже внедрились в верхний ярус древостоя, но в целом вертикальная структура популяций ели характеризуется чрезвычайной "растянутостью". На этой стадии смен, когда ель встречается во всех ярусах фитоценоза, по возрастно-высотной структуре ценопопуляции ее могут быть отнесены к нормальному типу.

Аналогичная картина пирогенных сукцессий, но с большим обилием и процентным участием ели в составе подроста наблюдается и в соснякечерничнике (рис. 37).

выводы

- 1. Низовые пожары средней и высокой интенсивности элиминируют из состава древостоев почти все деревья ели, березы и отставшие в росте, наиболее тонкомерные и тонкокорые деревья сосны. При этом плотность, полнота и, следовательно, корневая конкуренция древостоев более или менее существенно снижаются.
- 2. Пожар любой интенсивности уничтожает лишайниковый, гипново-моховой покров и надземные части травяно-кустарничкового яруса, способствуя вегетативному возобновлению и росту популяций относительно пожароустойчивых видов. В сосняках-зеленомошниках, резко уменьшаясь в первые год-два после пожара, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса восстанавливается на третий год, достигает максимума на пятый-шестой годы, а позднее постепенно уменьшается, приближаясь к допожарному уровню. Почти сплошной гипново-моховой покров сменяется латками политриховых мхов, кустистые кладонии — игольчатыми и трубчатыми формами, а теневыносливые таежные виды трав и кустарничков лугово-лесными.
- 3. Из 88 изученных видов травянистых и кустарничковых растений сосняков-зеленомошников предлесостепи 64% относятся к пожароустойчивым, около 20% к временно подавляемым и 16% к неустойчивым. Наиболее пожароустойчивыми экобиоморфами являются геофиты (реже гемикриптофиты), почки возобновления у которых находятся на глубине более 1—1,5 см в минеральном горизонте почвы.
- 4. Сразу после пожара резко уменьшается толщина и в несколько раз увеличиваются объемный вес и вариабельность толщины субстрата.
- 5. В сосняках бруснично-черничном и черничнике предлесостепной подзоны интегральная эффективная влажность субстрата после пожара весьма существенно увеличивается, достигая оптимума для прорастания семян или даже превышая его. Интегральная эффективная температура субстрата в этих типах леса также несколько повышается.
- 6. После интенсивного пожара в сосняке бруснично-черничном в течение трех лет температура и влажность почвы на глубине до 60 см заметно возрастают. Это улучшение гидротермического режима связано с уменьшением полноты и корневой конкуренцией древостоя.
- 7. Пожар приводит к повышению минимальной и среднесуточной температуры припочвенного слоя воздуха в сосняках бруснично-черничном и

черыичнике, а в сосняке бруснично-лишайниковом, напротив, несколько понижает температуру этого слоя. Соответственно в двух первых типах леса после пожара снижаются, а в третьем типе повышаются среднесуточная и минимальная полуденная влажность воздуха.

- 8. В первые два-четыре года после пожаров средней и сильной интенсивности в верхнем слое почвы сосняков-зеленомошников происходит резкое повышение рН, содержание зольных элементов, минеральных форм азота, а также обилия и активности микрофлоры и гумусообразующих педобионтов. Это весьма существенно улучшает условия питания всходов сосны.
- 9. В сосняках-зеленомошниках в результате изреживания древостоя и травостоя в первые два года после пожара относительная ФАР у поверхности почвы увеличивается с 7—12 до 24—40% и становится вполне достаточной для роста и выживания всходов. В дальнейшем ФАР вновь значительно снижается и становится недостаточной для роста подроста.
- 10. В сосняках-черничниках и злаково-мелкотравных в первые два года после пожара численность мышевидных грызунов, бурозубок и потребление семян сосны ими резко уменьшаются. В этот период складываются наиболее благоприятные зооценотические условия для возобновления сосны.
- 11. В экспериментах в зависимости от степени выгорания органогенного субстрата численность жизнеспособных всходов на гарях в 2–20 раз, а их выживаемость в течение первых пяти лет в десятки раз выше, чем на контрольных участках. Количество всходов сосны находится в гиперболической зависимости от толщины недогоревшего слоя подстилки.
- 12. Естественная возобновляемость сосны на гарях во всех изучавщихся типах леса также на порядок величин (в 6-53 раза) выше, чем на негорелых участках.
- 13. В сосняках-зеленомошниках вследствие улучшения физических свойств субстрата, микроклимата, снижения конкуренции фитоценоза и улучшения условий почвенного питания всходы сосны на гари отличаются от одновозрастных всходов на моховом покрове или подстилке достоверно большими линейными размерами и в несколько раз большей фитомассой.
- 14. На примере сосняков-зеленомошников предлесостепи Западной Сибири полностью подтверждается гипотеза Сернандера—Гордягина о резких пирогенных сменах подроста ели сосной и о постепенных обратных эндодинамических сменах при длительном отсутствии пожаров.
- 15. Обобщая пирогенные изменения в структуре биогеоценозов изучавшихся равминных сосновых лесов, в главнейших условиях среды и в процессе естественного возобновления ценопопуляций сосны, можно заключить, что в первые два-три года после низовых пожаров средней и сильной интенсивности по всем параметрам среды почвенным, экоклиматическим, фито- и зооценотическим создается близкая к оптимальной экологическая ниша (по: Hutchinson, 1958) для появления, выживания, а в сосняках-зеленомошниках и для роста всходов сосны. Поэтому пожары, как правило, вызывают резкую "вспышку" численности и в зависимости от региона и типа леса более или менее повышают выживаемость и улучшают рост подроста.

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ И РОСТА ПОДРОСТА ОТ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ И ФАКТОРОВ МИКРОСРЕДЫ

численность и жизнеспособность подроста

Задача данной главы — выявление зависимости основных параметров подроста сосны (численности, жизнеспособности и роста) от изменений структуры, функций древостоя и связанных с ними факторов микросреды. Именно в этом заключается сущность разрабатываемого нами ценопопуляционно-микроэкосистемного подхода к изучению естественного возобновления древесных растений (Санников, Санникова, 1979).

В табл. 12 приведены результаты парного корреляционного анализа связи численности и жизнеспособности подроста с показателями структуры и корневой конкуренции древостоя, с проективным покрытием и фитомассой травяно-кустарничкового яруса, а также с некоторыми важнейшими факторами абиотической среды — субстратом, освещенностью и влажностью почвы.

Во всех суходольных типах леса обнаружена отрицательная зависимость общей численности подроста от толщины недогоревшего слоя подстилки (см. гл. VI). Из числа других факторов, оказывающих отрицательное влияние на общую численность, отметим показатель конкуренции Штерна $(\Sigma S_{1,3}/D)$ и наш индекс ККД $(\Sigma Z_v/D)$ в сосняке бруснично-лишайниковом (r соответственно равны -0,41 и -0,56). По-видимому, это свидетельствует о напряженной конкуренции за почвенную влагу в данном типе леса. Ни в одном из изученных типов леса не найдено достоверной связи численности подроста с проективным покрытием (а в сосняке-черничнике и с фитомассой) травяно-кустарничкового яруса, а также с освещенностью и влажностью почвы.

Таблица 12 Коэффициенты парной корреляции показателей подроста сосны с характеристиками древостоя и среды

Показатели древостоя и среды		Общая чи	сленность под	роста, экз./м²	
	бр-лш	бр	бр-ч	ч	к-сф
N	-0,10	0,37	0,33	0,20	-0,06
N_g	-0,35	-0,14	0,20	0,14	-0,25
$\Sigma S_{1,3}$	-0,16	0,19	0,16	0,13	-0,10
$\Sigma S_{1,3}/D$	-0,41	0,24	0,24	0,16	-0,13
ΣZ_{v}	-0,17	0,23	0,20	0,17	-0,13
$\Sigma Z_{v}/D$	-0,56	0,21	0,30	0,18	-0,23
P, %	0,17	-0,28	-0,27	-0,07	_
$B, \Gamma/M^2$	_	_	_	-0,17	_
ФАР, %	_	0,23	0,12	0,16	_
W,%	_	-0,16	-0,16	-0,04	-0,05
T, cm	-0,65	-0,7 7	-0,67	-0,42	_

Показатели древостоя и	В том числе здоровый подрост, %						
среды	бр-лш	бр	бр-ч	ч	к-сф		
N	-0,02	-0,30	-0,06	-0,19	0,40		
$N_{\mathbf{S}}$	-	_	_	_	-		
$\Sigma S_{1,3}$	-0,02	-0,24	-0,24	-0,11	-0,41		
$\Sigma S_{1,3}^{1,2}/D$	-0,42	-0,19	-0,17	-0,28	-0,46		
ΣZ_{v}	-0,03	-0,21	-0,36	-0,13	-0,45		
$\Sigma Z_{v}^{\sigma}/D$	-0,51	-0,41	-0,28	-0,22	-0,52		
P, %	-0.04	0,35	0,17	0,07	_		
В, г/м²		_	_	-0,09	_		
ФАР, %	_	0,32	0,46	0,20	_		
W,%	_	0,44	0,24	0,26	_		
T, cm		_	_	_	_		

П р и м е ч а н и е: N — количество деревьев; $N_{\rm S}$ — количество семян на 1 м²; $\Sigma S_{1,3}$ — абсолютная полнота (м²); $Z_{\rm D}$ — среднегодовой прирост ствола по объему (см³); ${\rm P}$ — проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова (%); ${\rm B}$ — фитомасса трав и кустарничков (${\rm г/m}^2$); ${\rm \Phi AP}$ — фотосийтетически активная радиация; W — влажность почвы на глубине 20 см; T — толщина недогоревшего слоя подстилки. Обозначения типов леса см. на рис. 10.

Жизнеспособность подроста оказалась слабо, но достоверно связанной с индексом корневой конкуренции древостоя (ККД) в сосняках брусничнолищайниковом, брусничнике и кустарничково-сфагновом, т.е. в типах леса, характеризующихся дефицитом влаги или минеральных элементов в почве (Санников, 1965; Фирсова, 1969; Орлов, Кошельков, 1971). В других типах леса эта связь несущественна и недостоверна. Интересно отметить, что в сосняке кустарничково-сфагновом жизнеспособность подроста оказалась довольно тесно связанной (r от -0.40 до -0.52) со всеми изученными показателями структуры древостоя — плотностью, абсолютной полнотой, "показателем конкуренции Штерна", общим приростом и индексом ККД. В слабой степени, но вполне достоверно жизнеспособность подроста коррелирует с близкими к минимуму влажностью почвы в сосняке-брусничнике и освещенностью в сосняке бруснично-черничном.

РОСТ ПОДРОСТА

Влияние отдельного дерева. Прежде всего рассмотрим влияние на рост подроста корневой конкуренции в фитогенном поле отдельного дерева (фитогенное поле первого порядка, по А.А. Уранову, 1965). Вес его физиологически активных тонких корней гиперболически убывает по мере удаления от ствола (рис. 38а), подчиняясь уравнению регрессии

$$y = 2.14 \cdot D^{-1}$$
,

где D — расстояние до дерева (м). В связи с уменьшением индекса ККД надземная фитомасса подроста сосны увеличивается почти прямо пропорционально удалению от дерева (Санникова, 1979): y = 5, $4 \cdot D^{1,37}$ (см. рис. 386).

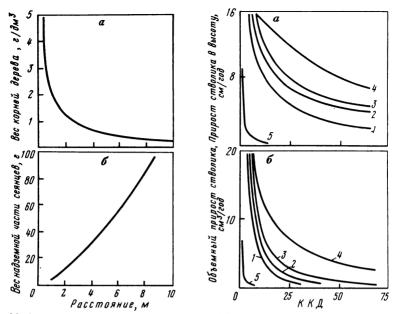


Рис. 38. Зависимость насыщенности верхнего 20-сантиметрового слоя почвы тонкими корнями сосны (a) и веса надземной части семилетних сеянцев самосева сосны (b) от расстояния до ствола дерева (D)

Рис. 39. Зависимость роста подроста сосны от индекса корневой конкуренции древостоя (ККД)

a — средний текущий прирост в высоту; δ — прирост по объему. Типы леса (сосняки): l — бр-лш; 2 — бр; 3 — бр-ч; 4 $\stackrel{.}{\leftarrow}$ ч; 5 — к-сф. Обозначения типов леса см. на рис. 10

Влияние древостоя. Коэффициенты корреляции, приведенные в табл. 13, свидетельствуют, что прирост подроста в высоту почти во всех типах леса наиболее тесно и достоверно связан с индексом ККД. Лишь в сосняке бруснично-черничном связь сравнительно слабая, но тем не менее вполне достоверная. Средняя и слабая степень корреляционной связи отмечается также между ростом подроста в высоту и плотностью древостоя.

Другие показатели структуры древостоя $-\Sigma S_{1,3}$; $\Sigma S_{1,3}/D$; ΣZ_{υ} на рост подроста в высоту достоверно влияют лишь в сосняке кустарничковосфагновом. Семейство кривых регрессии гиперболического вида, аппроксимирующих рост подроста в высоту в различных типах леса в зависимости от ККД, приведено на рис. 39а.

Получены следующие уравнения регрессии для изучавшихся типов леса: $y = 51,5 \cdot x^{-0,78}$ (сосняк бруснично-лишайниковый); $y = 42,9 \cdot x^{-0,58}$ (сосняк-брусничник); $y = 45,4 \cdot x^{-0,60}$ (сосняк бруснично-черничный); $y = 40,3 \cdot x^{-0,4}$ (сосняк-черничник); $y = 87,7 \cdot x^{-0,15}$ (сосняк кустарничково-сфагновый),

где y — среднегодовой текущий прирост подроста в высоту (см); x — показатель корневой конкуренции древостоя.

Таблица 13 Коэффициенты парной корреляции показателей роста подроста с характеристиками древостоя и среды

Показатели	Прирост подроста в высоту						
древостоя и среды	бр-лш	бр	бр-ч	ч	к-еф		
N	-0,45	-0,39	-0,35	-0,51	-0,47		
$\Sigma S_{1,3}$	-0,02	-0,09	-0,11	-0,33 [,]	-0,46		
$\Sigma S_{1,3}^{1,0}/D$	-0,48	-0,13	-0,27	-0,40	-0,55		
$\Sigma Z_{v}^{-,-}$	-0.04	-0,11	-0,27	-0,47	-0,53		
$\Sigma Z_{v}^{\prime}/D$	-0,52	-0,53	-0,36	-0,52	-0,69		
В, г/м²	_	_	_	-0,31	_		
P, %	-0,0 9	0,28	0,43	-0,12	_		
ΦAP, %	_	0,31	0,66	0,12	-		
W,%	_	0,45	0,43	0,33	_		

Таблица 13 (окончание)

Показатели древостоя и	Прирост подроста по объему						
среды	бр-лш	бр	бр-ч	ч	к-сф		
N	-0,16	-0,20	-0,54	-0,51	-0,46		
$\Sigma S_{1,3}$	-0,10	-0,14	-0,17	-0,69	-0,47		
$\Sigma S_{1,3}^{7/D}$	-0,49	-0,35	-0,39	-0,62	-0,52		
$\Sigma Z_{v}^{2,2}$	-0,11	-0,13	-0,24	-0,53	-0,54		
$\Sigma Z_{v}^{\prime}/D$	-0,60	-0,67	-0,56	-0,72	-0,60		
В, г/м ²	_	_	_	-0.41	_		
P, %	_	0,28	0,42	-0,26	_		
ΦAP, %	_	0,23	0,69	0,11			
W.%.	_	0,64	0,42	0,56	_		

Обозначения и сокращения - см. в табл. 12.

Таким образом, во всех типах леса с увеличением индекса ККД прирост подроста в высоту более или менее быстро падает. Наиболее резкое и несколько неожиданное отрицательное влияние ККД на рост терминальных побегов наблюдается в сосняке кустарничково-сфагновом. Уже при индексе ККД, равном 1—2 единицам, он снижается до 5—6 см. Этот парадокс, вероятно, можно объяснить концентрацией корней деревьев и подроста на относительно небольшой площади микроповышений (кочек), где резко возрастает конкуренция за минеральные элементы питания (Пьявченко, 1960; Вомперский, 1968). В сосняке бруснично-лишайниковом такое же снижение роста, как в сосняке кустарничково-сфагновом, происходит лишь при ККД, равном 35, в сосняке-брусничнике — 60, бруснично-черничном — 75, а в сосняке-черничнике — 190 единицам. Это свидетельствует об уменьшении относительной роли корневой конкуренции древостоя в ряду перечисленных типов леса и, по-видимому, связано с увеличением доступных запасов влаги и элементом минерального питания в почве (Орлов, Кошель-

ков, 1971). Если теперь сравнить величины терминального прироста сосенок при одинаковом ККД, равном 50, то получим тот же ряд "относительной напряженности конкуренции" в топоэкологическом профиле типов леса, который может быть количественно выражен следующими величинами прироста: в сосняке бруснично-лишайниковом — 3,0 см, в сосняке-брусничнике — 4,7; в сосняке бруснично-черничном — 5,5 см, в сосняке-черничнике — 8,2 см. В сосняке кустарничково-сфагновом величины ККД выше 25 единиц вообще отсутствуют.

Прирост подроста по объему еще более тесно, чем в высоту, связан с показателями структуры и функций древостоя (см. рис. 396). При этом, связь с индексом ККД выше, чем со всеми другими факторами среды. Это и понятно, так как рост по объему является интегральным физиологическим показателем, тесно связанным с общим потреблением влаги и минеральных элементов из почвы и, следовательно, с корневой конкуренцией деревьев. Самая тесная связь объемного прироста подроста с индексом ККД (r = -0.72 или выше) отмечена в сосняке-черничнике, несколько ниже она в сосняке-брусничнике (r = -0.67-0.86; корреляционное отношение до 0.91). Далее в порядке убывания тесноты связи судя по коэффициентам корреляции, следуют сосняки бруснично-лишайниковый, кустарничково-сфагновый и бруснично-черничный (см. табл. 13). Таким образом, наблюдается снижение тесноты связи в сравнительно плотных древостоях, что ранее отмечено Штерном (Stern, 1966) и может быть объяснено более равномерным распределением тонких сосущих корней в густых биогруппах.

В сосняже-черничнике и кустарні чково-сфагновом довольно тесные достоверные связи объемного прироста подроста (r = 0.046 до -0.69) найдены также с другими показателями структуры и функций древостоя: его плотностью, абсолютной полнотой, индексом конкуренции Штерна ($\Sigma S_{1,3}/D$), суммарным объемным приростом стволов (ΣZ_{υ}).

Уравнения связи объемного прироста подроста с индексом ККД имеют вид, аналогичный уравнениям связи прироста подроста в высоту с этим же показателем.

Для изучавшихся типов леса они выглядят следующим образом:

```
y = 948,8 \cdot x^{-0,02} (сосняк бруснично-лишайниковый); y = 442 \cdot x^{-0,02} (сосняк-брусничник); y = 263,7 \cdot x^{-0,015} (сосняк бруснично-черничный); y = 95,8 \cdot x^{-0,89} (сосняк-черничник); y = 6,2 \cdot x^{-0,018} (сосняк кустарничково-сфагновый),
```

где y — среднегодовой текущий прирост стволиков подроста по объему (cm^3) , x — индекс ККД.

"Напряженность" корневой конкуренции древостоя, оцениваемая по относительной величине объемного прироста подроста при одинаковом индексе ККД, как и при оценке по приросту в высоту, убывает от сосняка кустарничково-сфагнового к сосняку бруснично-лишайниковому, далее к сосняку-брусничнику, бруснично-черничному и черничнику. Совпадение рядов оценки влияния корневой конкуренции, полученных двумя различными методами (по влиянию ККД на прирост подроста в высоту и по объему), подтверждает корректность вывода о величинах относительной интенсивности конкуренции в различных типах леса.

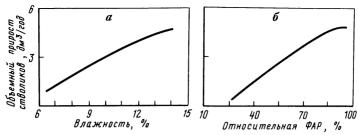


Рис. 40. Зависимость объемного прироста стволиков подроста сосны от влажности почвы (a) и относительной ФАР (δ) в сосняке бруснично-черничном

С корневой системой подроста в лесу конкурируют не только деревья, но и растения травяно-кустарничкового яруса, а также ближайшие экземпляры подроста, площадь корневого питания которых перекрывает площадь питания изучаемого экземпляра. При изучении корневой конкуренции подроста по отношению к подросту могут быть использованы те же подходы, что и при изучении ККД. Однако наша попытка количественной оценки конкурентной роли подроста и травянистого яруса оказалась безуспешной. Зависимость роста подроста от индекса его корневой конкуренции оказалась положительной (r = +0.76), т.е. лишенной экологического смысла. Фитомасса и конкурентное влияние подроста находятся в обратной зависимости от корневой конкуренции древостоя. Последняя же на порядок величин больше и полностью затушевывает конкурентную роль попроста.

Влияние травяно-кустарничкового яруса. В сосняке-брусничнике и бруснично-черничном связь прироста сосенок по высоте и объему с проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса, как и с корневой конкуренцией подроста, малодостоверна и, более того, положительная. Этот парадокс также легко объясним, если учесть, что фитомасса (и следовательно, корневая конкуренция) травяно-кустарничкового яруса в названных типах леса в 15—20 раз меньше годичного прироста древостоя на одинаковой площади (Колесников и др., 1973). В сосняке-черничнике, где фитомасса травяно-кустарничкового яруса в 3—10 раз выше, чем в сосняке бруснично-черничном, и достигает 35—40% от годового прироста древостоя, конкурентная роль последнего оказывается уже вполне отчетливо. Связь величин прироста подроста в высоту и по объему с проективным покрытием трав в этом типе леса отрицательная, хотя и недостоверная. Отрицательная же зависимость прироста подроста по объему от фитомассы трав достаточно тесная и достоверная ($r = -0.41 \pm 0.11$; см. табл. 13).

Влияние абиотических факторов. Влажность почвы на глубине 20 см, определенная в конце вегетационного сезона, оказалась достаточно тесно и достоверно связанной с индексом ККД (r = -0.52, $\eta = 0.59$ для сосняка бруснично-черничного). Это вполне объяснимо, так как потребление влаги — компонент корневой конкуренции. Однако интересующая нас связь роста подроста в высоту с этим фактором слабая и имеет тенденцию уменьшаться от сосняка-брусничника (r = +0.45-0.52) к сосняку-черничнику (r = +0.33), т.е. отмечается тенденция уменьшения тесноты связи по мере

Таблица 14 Анализ относительной роли факторов среды в возобновлении сосны (по методу главных компоиент)

_		Показатель среды			
Сосняк	Вектор	$\Sigma Z_{v}/D$	W, %	ФАР, %	Т, см
Бруснично-лишай- никовый	1	0,72	_	-0,78	-0,67
Брусничник	1	0,85	-0,67	-0,21	0.38
	2	-0,17	-0,10	0,76	-0,66
Бруснично-чернич-	1	0,68	-0,58	-0.81	0,24
ный	3	0,21	-0,22	0,13	0,55
Черничник	1	0,87	-0,84	-0,20	0,17
	3	-0,004	0,01	0,11	-0,53
Кустарничково- сфагновый	1	0,74	_		-

Таблица 14 (окончание)

Сосняк	Показатель подроста			
	N_{sd}	Z_{vs}	Z_{hs}	
Бруснично-лишай- иковый	-0,74	-0,81	-0,90	
Брусничник	0,31	-0,74	-0,62	
	0,64	0,21	0,18	
Бруснично-чер-	0,30	-0.82	-0,78	
ничный	-0,62	0,21	0,38	
Черничник	0,32	-0.78	-0,66	
	0.81	0,15	0,14	
Кустарничково- сфагновый	-0,12	-0,54	-0,50	

Обозначения см. табл. 12. N_{Sd} — численность подроста сосны; Z_{vs} — среднегодовой прирост подроста по объему стволика; Z_h —среднегодовой прирост подроста в высоту.

увеличения влажности экотопа. Как и с другими показателями среды, с влажностью почвы более тесно связан прирост подроста по объему (r от 0,42 до 0,64). Зависимость объемного прироста стволиков подроста сосны (y) от влажности почвы на глубине 20 см (x) описывается уравнением экспоненциального вида (рис. 40a): $y = 775(1 - \exp(-0.004(x - 4.2)))$.

Положительная корреляция прироста подроста в высоту и по объему с относительной ФАР, измеренной на высоте расположения терминальных побегов, оказалась достаточно высокой лишь в сосняке бруснично-черничном: r — соответственно равно 0,66 и 0,69; η = 0,72 и 0,74. В этом типе леса изучением был охвачен широкий диапазон изменения ФАР, включая близкие к минимуму значения ее в максимально плотных биогруппах деревьев вдали от опушки (25–27%). В сосняках брусничнике и черничнике, где древо-

стои менее сомкнуты (полнота 0,7-0,8), минимальные лимитирующие пределы Φ AP менее представлены (Φ AP от 30 до 40%). По-видимому, именно этим объясняются низкие корреляции прироста подроста с относительной освещенностью.

Зависимость прироста подроста сосны по объему стволиков в сосняке бруснично-черничном от относительной ФАР аппроксимируется уравнением экспоненты вида

$$y = 10 \cdot (1 - \exp(-0.011 (x - 27))),$$

где $x - \text{относительная } \Phi AP (\%).$

По мере увеличения освещенности в диапазоне от 25 до 90% рост подроста в начале быстро (см. рис. 40б), а затем все медленнее увеличивается, что вполне соответствует закону относительности действия факторов (Lundegardt, 1957).

Выполненный нами факторный анализ (по методу главных компонент) относительной роли различных факторов среды в возобновлении сосны (табл. 14) так же, как и корреляционный анализ, в общем показал, что относительная роль корневой конкуренции древостоя как агента роста подроста во всех типах леса (за исключением сосняка бруснично-черничного, где на первое место выступает роль ФАР) явно существеннее других факторов. Изменения же численности подроста определяются главным образом толшиной подстилки.

выводы

- 1. В фитогенном поле отдельного дерева вес его физиологически активных тонких корней гиперболически убывает по мере удаления от ствола, отражаясь уравнением регрессии общего вида $y = a \cdot x^{-b}$. В связи с уменьшением индекса корневой конкуренции древостоя надземная фитомасса подроста сосны увеличивается почти в прямой зависимости от расстояния до дерева.
- 2. Наиболее тесная отрицательная связь общей численности подроста в суходольных типах леса найдена с толщиной недогоревшего слоя подстилки, а из показателей структуры древостоя с $\Sigma S_{1,3}/D$ и индексом ККД в сосняке бруснично-лишайниковом.
- 3. Жизнеспособность подроста оказалась слабо, но достоверно связанной с индексом ККД в сосняках бруснично-лишайниковом и брусничнике, характеризующихся дефицитом влаги и минеральных элементов в почве, а также с влажностью почвы в сосняке-брусничнике и относительной ФАР в сосняке бруснично-черничном. В сосняке кустарничково-сфагновом жизнеспособность подроста достоверно связана со всеми изученными показателями структуры древостоя.
- 4. Во всех изученных типах леса прирост подроста в высоту и по объему наиболее связан с индексом ККД. Коэффициенты корреляции объемного прироста подроста с индексом ККД численно устойчивы и в большинстве случаев выше, чем с показателями конкуренции, которые предлагались другими авторами.
- 5. С другими показателями структуры древостоя ($\Sigma S_{1,3}$; $\Sigma S_{1,3}/D$; ΣZ_{11}) рост подроста достоверно связан только в сосняке кустарничково-

сфагновом и лишь с некоторыми из них в сосняке-черничнике и бруснично-лишайниковом.

- 6. Менее тесная связь прироста подроста с индексом ККД, отмеченная в сосняке бруснично-черничном, возможно, обусловлена относительно равномерным распределением тонких сосущих корней в плотных древостоях этого типа леса.
- 7. Прирост подроста сосны в высоту и по объему гиперболически уменьшается с увеличением ККД, аппроксимируясь уравнениями регрессии общего вида $y = a \cdot x^{-b}$, которые могут служить основой для ругулирования параметров подроста лесоводственными приемами.
- 8. Относительная "напряженность" конкуренции в различных типах леса, обусловленная дефицитом почвенных ресурсов экотопа, убывает в следующем ряду типов сосновых лесов: кустарничково-сфагновый, бруснично-лишайниковый, бруснично, бруснично-черничный, черничник.
- 9. Во всех суходольных типах леса годичный прирост древостоя в 15-20 раз превышает фитомассу травяно-кустарничкового яруса и конкурентная роль последнего полностью затушевывается конкуренцией древостоя. Исключение составляют сосняки-черничники, где между ростом подроста и фитомассой травяного покрова проявляется достоверная отрицательная связь.
- 10. Прирост подроста в высоту и по объему более или менее тесно положительно коррелирует с влажностью почвы лишь в сосняке-брусничнике, где этот фактор лимитирующий.
- 11. Сравнительно тесная положительная связь объемного и линейного прироста подроста с относительной ФАР найдена лишь в сосняке бруснично-черничном. В соответствии с законом относительности действия факторов эта зависимость отражается уравнением экспоненциального вида.

ГЛАВА VIII

ВОЗРАСТНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

СТАДИИ РАЗВИТИЯ ДРЕВОСТОЕВ

В процессе эндогенетического возрастного развития древостоев и ценопопуляций сосны по мере прохождения стадий онтогенеза деревьями основного (преобладающего по фитомассе) поколения можно также выделить несколько фаз, или стадий. Под стадиями развития древостоев условимся понимать качественно различные этапы их восстановительновозрастного цикла — с начала возобновления до распада, характеризующиеся особенностями структуры и функций, фитосреды и взаимоотношений деревьев. Учитывая специфику стадии онтогенеза сосны обыкновенной (Санников, 1976), подходы и результаты предшествующих исследований Верхунов, 1976; Бузыкин, Хлебопрос, 1981; Маслаков, 1982; и др.), процесс развития относительно одновозрастных древостоев сосны, возникших на открытом местообитании, можно дифференцировать на семь стадий (табл. 15): "самосева", "молодняка", "виргинильного", "взрослого молодого", "взрослого средневозрастного", "репродуктивно зрелого" и "сенильного" древостоя. Критериями для выделения стадий служили "пере-

Таблица 15 Стадии развития древостоев сосны обыкновенной (на примере сосняков Припышминского лесного массива)

Наименование стадии	Стадия онтоге- неза основного поколения	Возраст лет	, Особенности структуры и функ- ций популяций
I. Возобновления и ин- дивидуального роста самосева ("самосева")	Ювенильная	1-5	Массовое поселение, укоренение и первоначальная дифференциация самосева
II. Смыкания и формирования молодняка ("молодняка")	Ювенильная	6-15	Максимум численности, прогрессирующий рост в высоту, стабилизация ранга особей, начало само- изреживания
III. Максимального роста в высоту ("виргинильного древостоя")	Виргинильная	16-35	Кульминация роста в высоту, сом- кнутости полога, конкуренции за свет и самоизреживания
IV. Кульминации общей продуктивности и начала возобновления ("взрослого молодого древостоя")	Вегетативно- репроду ктив- ная	36-80	Максимум прироста фитомассы, корневой конкуренции, начало прогрессирующего семеношения и возобновления
V. Прогрессирующего падения продуктивности и роста возобновляемости ("взрослого средневозрастного древостоя")	Вегетативно- репроду ктив- ная	81-160	Уменьшение прироста, сомкнутости и корневой конкуренции, рост семеношения и возобновляемости
VI. Кульминация семеношения и массового возобновления ("репродуктивно зрелого древостоя")	Репродуктив- ная	161-300	Максимум семеношения и возобновления на фоне дальнейшего снижения прироста, конкуренции и сомкнутости полога
VII. Старости и распада ("сенильного древостоя")	Сенильная	Свыше 300	Быстрое падение прироста, прекращение возобновления, массовый отпад деревьев

помные" моменты в динамике численности, ходе роста (по высоте, диаметру и фитомассе и т.д.), семеношения, ранговых соотношениях особей, напряженности конкуренции, возобновляемости, устойчивости по отношению к резким экзогенным воздействиям. В связи с существенными различиями в условиях среды и генофонде, в долговечности и ритме онтогенеза деревьев в различных географических регионах (Санников, 1976) сроки прохождения стадий развития древостоев, указанные в табл. 14 для подзоны предлесостепи Западной Сибири, должны сокращаться к югу и растягиваться к северу от этой подзоны.

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ГЛАВНЕЙШИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

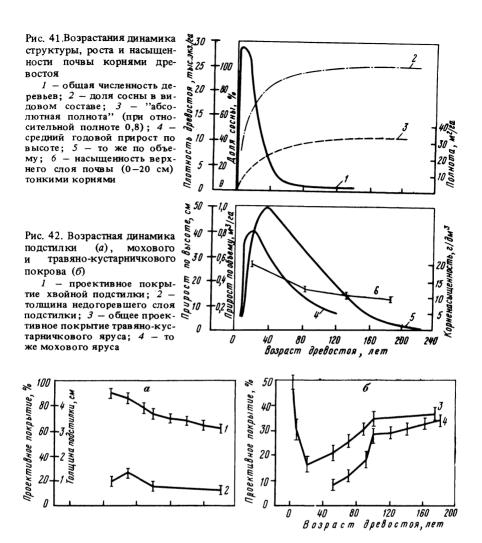
Изменения в структуре верхнего древостоя яруса — детерминанта сообщества — приводят к перестройке всех других производных взаимосвязанных компонентов лесных биогеоценозов, оказывающих весьма существенное влияние на численность, видовой состав, рост и жизненность подроста

древесных растений. Рассмотрим эти изменения фитосреды на примере типа леса "сосняк бруснично-черничный" Припышминского массива.

Структура древостоев. На рис. 41 показаны возрастные изменения видового состава, плотности и абсолютной полноты начиная со стадии возобновления до стадии репродуктивно зрелого древостоя. Как видно из приведенных данных, на стадии смыкания молодняка происходит резкий подъем численности и участия сосны в видовом составе фитоценоза (Санников, 1966, 1968; Бузыкин, Пшеничникова, 1980). На следующей стадии виргинильного древостоя первый показатель достигает максимума, а затем начинает более или менее круто падать. В период "большого роста" характерны также наибольшая масса хвои, листовой индекс (Оскретков, 1957; Алексеев, 1975; и др.), а кроме того, и самая высокая степень насыщенности верхних горизонтов почвы (0–20 см) сосущими корнями деревьев (см. рис. 41б). Именно в это время древостой оказывает наиболее сильное эдифицирующее влияние на экоклимат, почву и нижние ярусы фитоценоза, а также максимальное конкуретное давление на всходы древесных растений.

Интенсивное самоизреживание древостоя на виргинильной стадии и быстрое уменьшение листового индекса и текущего прироста фитомассы на следующей стадии, по-видимому, приводят к значительному снижению конкуренции древостоя по отношению к нижнему ярусу фитоценоза как в надземной сфере (за счет перехвата ФАР), так и в ризосфере. По исследованиям А.И. Бузыкина (1965), в сосняке рододендрово-ольховниковобрусничном Восточного Прибайкалья загруженность почвенного профиля корнями сосны уменьшается с 8,2 т в 90-100-летнем возрасте древостоев до 1,0 т в возрасте 320 лет, т.е. в восемь раз. Исследования Н. Каризуми (Karizumi, 1974) в древостоях сосны густоцветной и наши данные вполне подтверждают эту возрастную тенденцию снижения корненасыщенности почвы (см. рис. 41). Более того, если принять, что корневая конкуренция потребление влаги и минеральных веществ из общей ризосферы - нахопится в прямой зависимости от текущего прироста фитомассы перевьев (Санников, Санникова, 1979), то начиная со стадии взрослого молодого древостоя (30-80-летнего возраста) она должна наиболее быстро ослабевать и в репродуктивно зрелых древостоях приближаться к минимуму.

Видовой состав и структура нижних ярусов. В возрастной динамике травяно-кустарничкового яруса политриховых и гипновых мхов на участках, пройденных устойчивым низовым пожаром (с давностью 15-20 лет), прослеживаются вполне закономерные тенденции, в частности в изменении общего проективного покрытия (рис. 42) и в соотношении обилия и встречаемости отдельных видов растений (Федорчук и др., 1984), обусловленные изменениями структуры и функций древостоев. Начиная со стадии виргинильного древостоя и, по крайней мере, до стадии репродуктивно зрелого древостоя - прежде всего в связи с уменьшением корневой конкуренции и повышением уровня ΦAP — общее проективное покрытие травянистых растений и кустарничков возрастает примерно втрое — в среднем с 13 до 38%. При этом, как и в других регионах, например в соснякахзеленомошниках Белоруссии (Ярошевич, 1970), повышаются обилие и встречаемость злаков, увеличиваются средние размеры и повышается жизненность особей, а отдельные особи некоторых светолюбивых видов



(например, Calamagrostis arundinacea, Chamaenerion angustifolium, Pulmonaria molissima и др.) начинают цвести. Следует учесть, что с ростом проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса интенсивность радиации у поверхности почвы падает, однако перехват ФАР последним компенсируется увеличивающимся со временем пропусканием радиации древесным пологом. В целом же световые условия для выживания всходов сосны в "перестойных" древостоях несколько улучшаются.

Проективное покрытие относительно светолюбивых пирогенных политриховых мхов (Polytrichum juniperinum, Pol. piliferum) после максимума их развития в конце стадии формирования молодняка и непродолжительной депрессии на стадии молодых древостоев начинает расти и к 175—180-летнему возрасту сосняков достигает 20—25%. В то же время доля участия гипновых мхов (Pleurozium schreberi, Dicranum undulatum и др.)

в составе нижнего яруса после смыкания молодняков неуклонно растет, хотя на гарях с давностью свыше 20 лет не превосходит 25%. Динамика общего проективного покрытия мохового яруса характеризуется двумя максимумами. Первый (30–40%) отмечается в конце стадии формирования молодняка (когда абсолютно доминируют политриховые мхи), второй — в репродуктивно зрелых древостоях (свыше 40%). Минимум проективного покрытия мхов наблюдается в конце стадии виргинильного древостоя и в начале следующей стадии.

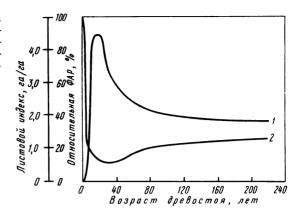
Субстрат. В сосняках бруснично-черничных преобладающим, фоновым типом субстрата для поселения всходов на всех стадиях развития древостоев является хвойная подстилка (см. рис. 42а). В виргинильных древостоях 25—35-летнего возраста отмечается максимум проективного покрытия почвы "мертвым покровом" (85—95%). И хотя к последнему всегда, особенно на стадии смыкания молодняка, премешивается та или иная доля травянистого войлока и опада березы, опад хвои представляет основную фракцию субстрата для возобновления сосны на протяжении всего жизненного цикла развития древостоев.

Поскольку проективное покрытие политриховых мхов Polytrichum juniperinum и Pol. piliferum, представляющих благоприятный субстрат для прорастания семян (Санников, 1966, 1968), начиная со стадии девственного древостоя и вплоть до стадии репродуктивно зрелого древостоя неуклонно возрастает, можно заключить, что по мере развития древостоев субстрат для возобновления сосны улучшается. Гипновые мхи (в основном Pleurozium schreberi) как по условиям для заделки семян, так и по их гидротермическому режиму менее подходящи как "ложе для прорастания" семян сосны (Карпов, 1969; Санников, 1977; Санников, Захаров, 1978). Но их проективное покрытие на гарях с давностью не свыше 20 лет не превышает 20—25% и имеет тенденцию несколько снижаться со временем (см. рис. 426).

Горизонтальная структура субстрата в сосняках характеризуется четко выраженной мозаичностью, тесно связанной с групповой структурой размещения и видовым составом деревьев. Сплошные "подушки" гипновых мхов в микроассоциациях с травянистыми растениями и кустарничками (Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus, Viola canina и др.) обычно приурочены к окнам в пологе древостоя, в которые проникает больше осадков и света (Slavik et al., 1957; Гейгер, 1960; Алексеев, 1975; Волокитина, 1980). Обширные пятна политриховых мхов разрастаются на сильно прогоревших, лучше освещенных участках. На остальной части площади под сомкнутыми биогруппами сосен преобладает хвойная подстилка.

Как показали наши многолетние стационарные наблюдения, в пределах одного и того же биогеоценоза режим увлажнения поверхностного слоя микроучастков с преобладанием гипновых мхов или подстилки неодинаков (Санников, Захаров, 1978). Так, например, 5–7 июля 1972 г. через несколько часов после дождя (около 10 мм) влажность подстилки (в процентах от сухого веса) составляла 109–119%, а влажность мохового покрова 244—263%. Через сутки на фоне солнечной погоды содержание влаги в первом субстрате понизилось до 47% и стало ниже минимума для прорастания семян сосны (около 100%), а во втором случае удерживалось выше этого уровня, обеспечивая непрерывность процесса прорастания.

Рис. 43. Возрастная динамика листового индекса (1) и относительной ФАР (2) под пологом сосняка бруснично-черничного (при высоте солнца 40°)



В целом можно предполагать, что по мере увеличения возраста древостоев и проективного покрытия мхов, а также, возможно, и проникновения осадков под полог леса (Молчанов, 1952; Габеев, 1982) влажность субстрата для прорастания семян и укоренения всходов сосны имеет тенденцию несколько возрастать.

Как показали наши наблюдения в сосняках бруснично-Экоклимат. черничных с полнотой древостоя 0,8-0,9, относительная ФАР, измеренная на высоте 2 м в дневные часы (высота солнца 45-50°), после глубокой депрессии (12-15%) на стадии виргинильного древостоя начинает заметно возрастать и к концу стадии взрослого молодого древостоя примерно в два раза выше (25-30%), чем в 20-30-летних сосняках (рис. 43). Увеличение уровня освещенности и ФАР в возрастном ряду сосняков-зеленомошников европейской части СССР с 20-30 до 120-летнего возраста отмечалось многими авторами (Сахаров, 1940, 1948; Молчанов, 1961; Алексеев, 1975) и представляет твердо установленную закономерность. В дальнейшем освещенность вплоть до стадии репродуктивного зрелого древостоя еще несколько повышается и под пологом сосняков 180-185-летнего возраста составляет в среднем около 35%. Можно ожидать, что и позднее относительная ФАР в связи с продолжающимся уменьшением сомкнутости крон древостоя будет несколько возрастать, но вряд ли даже в сосняках 250-300-летнего возраста она в среднем превысит 45-50%. В целом, оценивая возрастные изменения световых условий для выживания и роста подроста сосны под пологом леса, приходим к выводу, что последние со временем явно улучшаются. Если в виргинильных древостоях света едва достаточно лишь для выживания всходов и подроста до четырех-пятилетнего возраста, то на стадиях взрослого и репродуктивно зрелого древостоя освещенность становится достаточной и для выживания, и стабилизированного роста подроста более старшего возраста (до 25-30 лет).

К сожалению, мы не располагаем данными о возрастных изменениях других факторов экоклимата под пологом сосновых лесов. Можно лишь предполагать, что с увеличением возраста и сквозистости полога древостоев в связи с повышением интенсивности ФАР возрастают также дневные максимумы и суточные амплитуды температуры воздуха у поверхности почвы, проникновение вертикальных осадков, росообразование, испарение,

снижаются ночные минимумы температуры, полуденная относительная влажность воздуха и скорость ветра у поверхности почвы. В целом по мере повышения возраста, уменьшения плотности и сомкнутости полога крон древостоев должен существенно увеличиваться обмен радиации, тепла и влаги вблизи активной поверхности, роль которой все более начинают выполнять полог нижних ярусов растительности и подстилка (Slavik et al., 1957; Гейгер, 1960).

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ

Семеношение. Более или менее регулярное появление женских мегастробилов на деревьях высших классов роста в сомкнутых древостоях Припышминских сосняков бруснично-черничных начинается с 35—40-летнего возраста, когда они вступают в вегетативно-репродуктивную стадию, охватывающую возрастной период до 150—160 лет (Санников, 1976). К концу названной стадии среднегодовой урожай шишек на одном дереве I—II классов роста достигает 200—250 экз., а в течение следующей, репродуктивной, стадии онтогенеза — к 250-летнему возрасту — увеличивается еще примерно втрое (до 500—700 шишек на дерево). В дальнейшем семеношение деревьев, достигнув максимума (и в какой-то степени стабилизируясь), измененяется мало, а на сенильной стадии быстро сокращается.

На рис. 44 показаны возрастные изменения среднегодового урожая семян в древостоях преобладающих типов леса Припышминского предлесостепного массива.

Во всех изученных типах леса в древостоях модальной полноты (0,6-0,8) заметное семеношение (свыше 10 тыс. семян на 1 га в год), уже способное на благоприятном субстрате вызвать некоторый возобновительный эффект, отмечается начиная с 40-летнего возраста. В последующем — на протяжении всей вегетативно-репродуктивной стадии и, по крайней мере, в начале репродуктивной — семенная продукция древостоев непрерывно растет, достигая к 180-летнему возрасту 300—350 тыс. семян/год/га в сосняках-брусничника, 440—500 тыс. в сосняках бруснично-черничных и 450—550 тыс. в сосняках-черничниках. Уровень семеношения в сосняках злаково-мелкотравных южной лесостепи, где, по-видимому, находится климатический оптимум для этой функции, в 5—8 раз выше, чем в предлесостепи, достигая здесь к началу репродуктивной стадии 2500—2800 тыс. семян/год/га.

Во всех изучавшихся типах леса зависимость функции семеношения от возраста древостоя близка к S-образной форме, что отмечено А.И. Бузыкиным и Р.Г. Хлебопросом (1981) и вполне согласуется с фактическими данными многих авторов (Молчанов, Преображенский, 1957; Азниев, 1959, 1974; Молчанов, 1967; Санников, 1973). Однако, по-видимому, в связи с ограниченными гидротермическими трофическими ресурсами экотопов в сосняках-брусничниках предлесостепной подзоны и в сосняках элаково-мелкотравных южной лесостепи начиная с 80–100-летнего возрата темп прироста семенной продукции заметно снижается и кривые возрастной динамики семеношения приближаются к фазе стабилизации на некотором максимальном уровне, характерном для репродуктивной стадии развития древостоев. В то же время в высокопродуктивных сос-

Рис. 44. Возрастная динамика семеношения в Припышминских сосняках-зеленомошниках

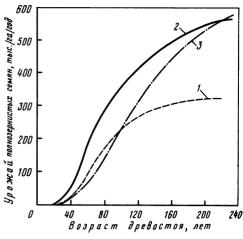
1— сосняки брусничник и бруснично-лишаймиковый; 2— сосняк бруснично-черничный; 3— соснякчерничник

Рис. 45. Возрастная динамика численности и жизнеспособности подроста сосны под пологом сосняков брусничника (а) и бруснично-черничного (б)

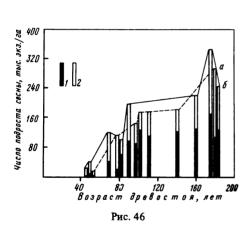
1 – жизнеспособный подрост;2 – угнетенный и больной подрост

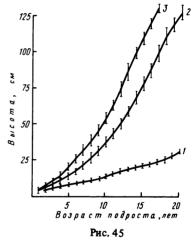
Рис. 46. Ход роста подороста сосны под пологом древостоев различного возраста (с полнотой 0,70-0,75) в типе леса сосняк бруснично-черничный

Возраст древостоев: 1 - 30 - 50 лет; 2 - 50 - 70 лет; 3 - 160 - 180 лет









няках-черничниках и бруснично-черничных предлесостепи урожаи семян еще продолжают довольно энергично прирастать — по крайней мере, до 175-180-летнего возраста древостоев.

Численность и жизненность подроста. В ходе развития древостоев вследствие улучшения многих факторов среды для появления и выживания всходов сосны, а также быстрого роста семеношения происходит вполне закономерное увеличение численности и жизнеспособности подроста (рис. 45). При близких показателях давности пожара (в пределах от 9 до 20 лет), толщины недогоревшего слоя подстилки $(0,8-1,6\ {\rm cm})$ и относительной полноты (0,65-1,1) общая численность подроста сосны на отрезке жизненного цикла древостоев с 50 до 180 лет возрастет примерно в десять раз — с 22-39 до 236-345 тыс. экз. на 1 га. При этом существенно повы-

шается и доля жизнеспособных сосенок — с 10—18 до 49,9—53,4%. Аналогичное увеличение возобновляемости сосны наблюдается и в сосняках-брусничниках, пройденных низовым пожаром в последние 15—20 лет, а также в сосняках бруснично-черничных и черничниках, сравнительно давно — более 25 лет — не затрагивавшихся воздействием огня; с той лишь разницей, что уровень численности подроста здесь на порядок величин (в пять-десять и более раз) ниже, чем после пожаров. Таким образом, все наши материалы, а также в той или иной мере и данные других авторов (Акаемова, 1954; Бузыкин, 1969; Габеев, 1982) вполне отчетливо свидетельствуют о весьма важной закономерности экологии сосновых лесов: в ходе их возрастного развития возобновляемость сосны неуклонно повышается, достигая максимума на стадии непродуктивно зрелого древостоя.

Рост подроста. Графики хода роста подроста сосны, приведенные на рис. 46, показывают, что в соответствии с улучшением условий среды (и прежде всего в связи с уменьшением корневой конкуренции древостоев, отражаемым быстрым падением текущего прироста их стволовой массы, см. рис. 41) темп роста главной оси сосенок в процессе возрастного развития древостоев существенно повышается. Этот вывод тем более корректен, что для обеспечения сопоставимости данных кривых хода роста построены нами по данным лишь тех учетных площадок, на которых относительная полнота древостоя примерно одинакова (0,70–0,75). Увеличение интенсивности роста подроста сосны по мере "старения" древостоев вполне согласуется с одновременным повышением жизнеспособности сосенок, отмеченным выше, а также с увеличением их долговечности: максимальный возраст, до которого выживает основная масса подроста, поднимается с 15–20 лет в 50-летних древостоях до 40–45 лет в 180-летних.

Видовой состав подроста. Можно было бы предположить, что в ходе возрастной динамики древостоев в связи с некоторым улучшением световых условий и уменьшением корневой конкуренции жизненность и участие в видовом составе подроста березы (Betula pendula) и осины, минимум светового довольствия которых примерно в полтора раза выше, чем у сосны (Алексеев, 1975), будет повышаться. Однако по материалам, которыми мы располагаем (см. табл. 3), этого не выявляется: как в относительно молодых 50—70-летний, так и в репродуктивно зрелых древостоях 180-летнего возраста состав подроста по количеству особей неизменен — 10С ед. Б, Ос, Е.

выводы

- 1. В процессе возрастного развития относительно одновозрастных древостоев сосны можно выделить несколько стадий, характеризующихся спецификой структуры, функций и взаимоотношений деревьев, фитосреды и хода возобновления: "самосева", "молодняка", "виргинильного", "взрослого молодого", "взрослого средневозрастного", "репродуктивно зрелого" и "сенильного" древостоев.
- 2. Возрастные изменения в структуре и функциях древостоя детерминанта сообщества приводят к перестройке всех других компонентов биогеоценоза, образующих среду для появления, выживания и роста сосны под пологом леса. Максимальные показатели плотности древостоя, фитомассы

хвои, поглощения радиации пологом, насыщенности почвы сосущими корнями сосны и, следовательно, наибольшее эдификаторное и конкуретное влияние отмечаются на стадии виргинильного древостоя. К началу стадий репродуктивно зрелого древостоя все эти показатели уменьшаются в несколько раз.

- 3. В период от "виргинильной" до "репродуктивной" стадии древостоев несколько улучшается субстрат для появления всходов сосны (благодаря увеличению проективного покрытия политриховых мхов), примерно в три раза возрастает относительная ФАР на высоте 2 м, что существенно повышает выживаемость подроста и компенсирует перехват света постепенно разрастающимся травяно-кустарничковым ярусом.
- 4. Возрастная динамика семеношения древостоев описывается *S*-образной кривой. С вегетативно-репродуктивной стадии уровень семеношения вначале быстро, а затем все медленнее прогрессирует и наконец стабилизируется на некотором максимальном уровне, характерном для "репродуктивной" стадии.
- 5. Вследствие улучшения многих факторов среды для появления и выживания подроста сосны общая численность последнего на отрезке жизненного цикла древостоев с 50 до 180 лет возрастает примерно в 10 раз, достигая максимума. При этом доля жизнеспособных сосенок увеличивается в несколько раз, а темп роста подроста существенно повышается.

ГЛАВА IX

ГИПОТЕЗА ИМПУЛЬСНОЙ ПИРОГЕННОЙ ВОЗОБНОВЛЯЕМОСТИ И СТАБИЛЬНОСТИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ КАК ФАКТОР ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СТРУКТУРЫ И ЭВОЛЮЦИИ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Пожары — естественный экологический фактор в жизни леса. Многочисленные пожары от молний и извержений вулканов возникали в различных зонах и типах растительности земного шара уже в конце девонского периода (Соре, Challoner, 1980), а особенно в мезозое (Harris, 1958; Котагек, 1973), т.е. задолго до появления человека, и неизбежно повторяются поныне, являясь неотъемной частью природной среды, следствием взаимодействия электрического поля атмосферы и земной мантии с биосферой (Курбатский, 1966; Котагек, 1966, 1973; Санников, 1981, 1983). В девственных лесах, саваннах, степях и тундрах циклические пожары были одним из важнейших факторов, оказывающих более или менее сильное и разностороннее влияние на все условия среды и все компоненты биомов. В антропогенную эпоху участившиеся пожары, в большинстве случаев вызываемые человеком, также являются действенным агентом преобразования почв, растительности и фауны, накладывая отпечаток на облик биогеоценозов и целых ландшафтов.

Лесной пожар представляет не какой-то элементарный фактор внешней среды, а сложнейший комплекс физических и химических факторов.

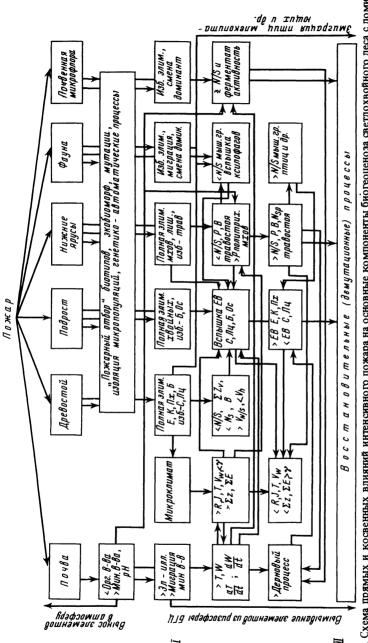


Рис. 47. Схема прямых и косвенных влияний интенсивного пожара на основные компоненты биогеоценоза светлохвойного леса с домини рованием со сны или лиственницы, примесью мелколиственных и со вторым ярусом темнохвойных видов.

бельность деревьев по высоте; V_{W} – скорость ветра; W – влажность почвы; Z_{ν} – прирост дерева по объему; γ – относительная влажница (Larix sibirica, L. dahurica); Ос – осина (Populus tremula); С – сосна (Pinus silvestris); ЕВ – естественное возобновление; изб. элим. – Условные обозначения и сокращения: > – увеличение; < – уменьшение; B – биомасса; E – испарение; d – дифференциал функции; - иррадиация; N/S - плотность популяции; N_S - численность семян; N_{Sp} - видовое разнообразие; P - проективное покрытие; R солнечная радиация; z – осадки; T – температура; t – время; V_N/S – вариабельность плотности популяции в пространстве; V_h – вариаизбирательная элиминация; лиш. – лишайники; мин. в-ва – минеральные вещества; мыш. гр. – мышевидные грызуны; орг. в-ва органические вещества; эл.-илл. — элковиально-иллковиальный процесс: I — ближайшие последствия; II — более отдаленные последствия ность воздуха: Σ – сумма; B – береза (Betula vertucosa, B. pubescens); E – ель (Picea obovata); K – кедр (Pinus sibirica); $\Pi_{\mathbf{u}}$

В отличие от других агентов среды, изменяющихся постепенно и ритмично, он действует внезапно, кратковременно и крайне интенсивно, как катастрофа для всего сообщества, вызывая глубокое и длительное прямое или косвенное преобразование всех взаимосвязанных компонентов биогеоценоза (Санников, 1981). С точки зрения современной экологии, закономерно повторяющиеся пожары в лесах можно рассматривать как фактор среды, изменения местообитания (Spurr, 1964; Одум, 1975) и "экосистемный процесс" (Wright, Heinselman, 1973). В то же время, многократно и мощно воздействуя на биоценозы в течение многих тысяч поколений, огонь, несомненно, является и фактором эволюционного филоценогенетического значения (Корчагин, 1954; Komarek, 1966, 1972; Vogl, 1967; Mutch, 1970; Санников, 1973, 1981, 1983; Stern, Roche, 1974; Kozlowski, Ahlgren, 1974; Работнов, 1978 б).

В настоящее время более или менее детально изучено влияние пожаров на отдельные факторы местообитания и популяции доминирующих видов растений и животных. Для многих регионов и типов лесной растительности показана основополагающая роль огня в естественном возобновлении, сменах видового состава, в формировании возрастной и ярусной структуры фитоценозов, в процессах роста и развития древостоев. Однако несмотря на попытки обобщений общирной информации, накопившейся по "пожарной экологии" лесов многих районов земного шара (Müller, 1929; Kopчагин, 1954; Lutz, 1956; Ahlgren, Ahlgren, 1960; Mount, 1969; Scotter, 1972; Wright, Heinselman, 1973; Санников, 1973, 1981; Uggla, 1974; Siren, 1974; Le Houerou, 1974; Kozlowcki, Ahlgren, 1974), в современном лесоведении еще не сложилось целостного представления о многогранной "синэкологической" роли пожаров как всеобъемлющего комплексного фактора, вызывающего одновременную трансформацию всех взаимосвязанных элементов экосистемы.

Считая лесной пожар естественным экзогенным локально-катастрофическим фактором среды циклически импульсного действия, рассмотрим хотя бы в самом общем виде сопряженные пирогенные изменения основных компонентов биогеоценозов светлохвойных лесов умеренной зоны северного полушария на примере сосновых и лиственничных лесов Сибири (рис. 47).

Пирогенная трансформация биогеоценозов. Интенсивный низовой пожар приводит к гибели той или иной части деревьев преимущественно из числа менее огнестойких темнохвойных и лиственных видов и в меньшей степени — угнетенных, относительно тонкокорых деревьев светлохвойных видов (Мелехов, 1948; Молчанов, Преображенский, 1957; Уткин, 1965; Колесников и др., 1973; Щербаков, 1975). Монопольное господство в древостое получают относительно огнестойкие деревья сосны (Pinus silvestris) или лиственницы (Larix sibirica, L. dahurica и др.) высших классов роста с толщиной слоя корки в базальной части ствола более 1,5 см (Санников, 1973; Siren, 1974). Верховой пожар вызывает более или менее полную неизбирательную элиминацию всего древостоя.

Изреживания огнем древостоя приводит к уменьшению его плотности, полноты, корневой конкуренции, общей продуктивности, а при падении полноты ниже 0,3—0,4 и семеношения. При значительном же снижении плотности древостоя в первые три-пять лет после пала семенная продуктив-

ность может быстро возрастать; (см. гл. IV). Пожар стимулирует также быстрое и полное высвобождение из шишек оставшихся в них семян сосны, обеспечивая дополнительное обсеменение подготовленного огнем субстрата. У многих североамериканских видов рода Pinus (P. banksiana, P. ponderosa, P. rigida, P. serotina, P. attennuata, P. clausa и др.), запасающих семена в шишках в течение многих лет, эта явно "пожарная" адаптация ярко выражена (Clements, 1910; Davis, 1959; Beaufait, 1960 b; Vogl, 1967; Hendrickson, 1972).

Вследствие мозаичности парцеллярной структуры биогеоценозов, неравномерности горения и отпада деревьев вариабельность горизонтальной структуры древостоев, пройденных пожаром, возрастает. Повторные пожары, вызывая появление новых поколений подроста, выживающего в прогалинах и рединах, ведут к формированию ступенчатого возрастного строения древостоев светлохвойных видов (Комин, 1963; Шанин, 1965; Побединский, 1965; Верхунов, 1970, 1976). В итоге в структуре популяций (при выявлении ее на достаточно большой площади) создается и поддерживается мозаично-ступенчатая возрастно-высотная гетерогенность обычно с разрывом поколений во времени не менее 30—60 лет. Благодаря этому даже после сильных верховых пожаров на гарях всегда сохраняются источники инспермации из состава наиболее огнеустойчивых взрослых поколений и непрерывная способность популяций к саморепродукции (Санников, 1973, 1981, 1982, 1984).

В нижних ярусах фитоценоза пожар вызывает гибель подроста и подлеска, полностью уничтожая лишайниково-моховой покров и надземные части растений травяно-кустарничкового покрова. Гипновые мхи уступают место политриховым (Корчагин, 1954; Viro, 1969, 1974), кустистые кладонии — бокальчатым и трубчатым формам (Мелехов, 1948; Корчагин, 1954; Пушкина, 1960; Rowe, Scotter, 1973), а теневыносливые таежные вилы травянистых растений и кустарничков — пионерным лугово-лесным (Смирнов, 1970; Колесников и др., 1973) со значительным участием в составе пирофитов - относительно пожароустойчивых растений, способных быстро и обильно возобновляться, расселяться и успешно развиваться на гарях (Kuhnholtz-Lordat, 1939 — цит. по: Le Houerou, 1974; Санников, 1973, 1981). Пирофиты травяно-кустарничкового яруса представпреимущественно экобиоморфами гео- и гемикриптофитов, которые после пожаров возобновляются вегетативно — от превентивных и адвентивных почек на корневищах или корнях, расположенных глубже 1-2 см в минеральном горизонте почвы (Чижов, Санникова, 1978). немногие виды пирофитов расселяются на гарях семенами [Chamaenerion angustifolium, Calluna vulgaris и др.).

В первые 5—10 лет после пожара видовое разнообразие, сомкнутость и гетерогенность структуры травяно-кустарничкового покрова в бореальных лесах более или менее возрастают (Малышев, 1957; Колесников и др., 1973; Rowe, Scotter, 1973). Л. Трабауд и Дж. Лепарт (Trabaud, Lepart, 1980) нашли закономерное увеличение видового разнообразия на второйтретий годы после палов в редколесьях Quercus соссіferа и Pinus halepensis на юге Франции. В олиготрофных сухих местообитаниях частые палы могут, напротив, уменьшать видовое разнообразие и продуктивность нижних ярусов.

Минерализуя часть органического вещества, аккумулированного в подстилке и растительности, пожар увеличивает содержание легко доступных зольных элементов и минеральных форм азота (Ahlgren, Ahlgren, 1960; Scotter, 1963, 1972; Арефьева, 1963; Viro, 1969, 1974; Фирсова, 1969), повышает рН, в почвах с близкой капиллярной каймой влаги уровень и стабильность гидротермального режима субстрата (Haig, 1938; Санников, 1965; Санникова, 1977), теплообеспеченность (Viro, 1969; Бузыкин, Попова, 1978), а при значительном изреживании древостоя и влажность почвы; разрушает токсины и ингибиторы прорастания семян в подстилке (Работнов, 1978 б; Мур, 1983). Некоторая потеря в валовом содержании азота частично компенсируется вследствие повышения обилия бобовых растений и "оживления" микробиологических процессов (Сушкина, 1931; Хренова, 1963). Размножение и активизация аммонифицирующих, нитрифицирующих, целлюлозоразлагающих, олигонитрофильных бактерий и актиномицетов, стимулируемые огнем на достаточно гумусированных почвах, способствуют ускорению гумификации недогоревшего слоя подстилки, тем самым улучшая условия минерального питания растений (Hesselman, 1917; Сушкина, 1931). И хотя зольные элементы, особенно калий и фосфор, довольно быстро вымываются осадками в нижние горизонты почвы, вряд ли даже на песчаных почвах может происходить значительный вынос их за пределы фитоценоза и необратимое падение трофности местообитания. Большая часть этих элементов, повидимому, поглощается корнями деревьев и травянистой растительности и возвращается в экосистему (Spurr, 1964; Viro, 1969).

Неблагоприятные изменения физических и химических свойств почвы могут складываться лишь после интенсивных и частых пожаров в типах леса с сухими (с глубоко расположенной капиллярной каймой влаги) и бедными гумусом песчаными или фрагментарными щебневатыми почвами (Ткаченко, 1931, 1939). Например, в сосняках лишайниковых такие пожары уничтожают большую часть подстилки, семян в ней и чрезмерно прокаливают почву, обнаженная поверхность которой подвергается инсоляции, иссушению, эрозии и длительное время лишена растительности, кроме "сыпи" политриховых мхов, бокальчатых и трубчатых лишайников или редких побегов ксерофитных трав и кустарничков.

Напротив, во "влажных" и "сырых" условиях местопроизрастания (сосняки и лиственнички зеленомошной и долгомошной групп типов леса), где интенсивность пожаров обычно невелика, мозаично выгорает лишь поверхностный слой подстилки. При этом изменения физических и химических свойств почвы несущественны и недолговечны (Попова, 1979). Толстый слой недогоревшей подстилки препятствует семенному возобновлению растений. В то же время стимулируются обильное вегетативное возобновление и рост конкурирующей со всходами хвойных видов травянистой и лиственной древесной растительности. Таким образом, средообразующая роль огня в лесных экосистемах может широко варьироваться в зависимости от его интенсивности, частоты и типа биогеоценоза. Это подчеркивает необходимость количественного экспериментального изучения воздействия пожаров на экотопы, популяции и биоценозы в широком географо-экологическом плане (Санников, 1973).

В бореальных и семиаридных регионах, где деятельность микрофлоры

подавлена, огонь, минерализуя растительный опад, выступает в роли своеобразного редуцента, катализатора круговорота веществ и энергии в биогеоценозах (Mount,1969; Scotter, 1972; Kilgore, 1973). Например, в ельниках Скандинавии с толстым слоем иммобильного грубого гумуса пожары приводят к существенному улучшению экотопов и повышению продуктивности древостоев, по крайней мере, в первом послепожарном поколении (Siren, 1955, 1974; Tamm, 1962).

Циклически повторяющиеся пожары — мощный фактор почвообразования, "пирогенеза" лесных почв (Spurr, 1964; Фирсова, 1969; Сапожников, 1976, 1979). Действие выжиганий накладывается на сменяющиеся во времени подзолистый и дерновый процессы, регулируя их интенсивность, продолжительность и относительную роль в почвообразовании. Можно предполагать, что, резко изменяя химизм почвы и вызывая смену гипновых мхов травами, огонь способствует усилению дернового цикла почвообразования (см. рис. 47), который по мере восстановления мохового покрова и "подкисления" почвенного раствора вновь уступает место подзолистому циклу (Санников, 1981; Корсунова и др., 1982; Горбачев и др., 1982).

Сильные пожары, уничтожая лесной полог, частично обнажая минеральный горизонт почвы и активизируя теплообмен в нем, могут резко изменять гидрологический и термический, в частности мерзлотный, режимы почвы, стимулируя ее заболачивание, солифлюкцию, водную или ветровую эрозию (Тумель, 1939; Пьявчеко, 1952; Тыртиков, 1963, 1979; Уткин, 1965; Viereck, 1973; Мур, 1983). Таким образом, они нередко становятся геоморфологическим фактором. Весьма вероятно также, что с огнем связано и происхождение сравнительно хорошо разложившегося уплотненного "пограничного горизонта" в профиле голоценовых торфяников (Конойко, Пидопличко, 1961).

В первые годы после пожара в зависимости от степени изреживания огнем древостоя, травостоя и выгорания подстилки возрастают приход солнечной радиации, тепла и осадков к поверхности почвы, а также ночная иррадиация, скорость ветра и испарение. Усиливается обмен тепла и влаги в припочвенном слое воздуха. Позднее, когда роль активной поверхности начинает выполнять смыкающийся травянистый ярус, суточные амплитуды элементов микроклимата постепенно уменьшаются (Турков, 1964; Санников, 1965, 1973). В целом на свежих сплошных гарях экоклимат более предпочитаем для самосева эксплерентальных лиственных и светлохвойных видов, чем для всходов темнохвойных древесных растений.

Улучшая субстрат и экоклиматические условия для появления и развития всходов, снижая конкуренцию всех ярусов фитоценоза и подавляя деятельность мелких млекопитающих и других животных-семеноедов, пожар в первые годы создает благоприятную для самосева светлохвойных и лиственных видов экологическую нишу (по: Hutchinson, 1958), в которой все главнейшие параметры среды близки к оптимальным, а их сезонная и многолетняя динамика более или менее соответствует биоритму развития сеянцев (Санников, 1966, 1973). Поэтому огонь стимулирует вспышку возобновления популяций светлохвойных видов (Сlements, 1910; Ткаченко, 1911, 1939; Тюрин, 1925; Чудников, 1925, 1931; Müller, 1929; Молчанов, 1934; Мелехов, 1936, 1948, 1980; Кор-

чагин, 1954; Молчанов, Преображенский, 1957; Коропачинский, 1958; Малышев, 1957; Санников, 1961, 1966, 1973; 1981; Уткин, 1965; Побединский, 1965; Бузыкин, 1965, 1975; и др.), у которых обсеменители сравнительно огнеустойчивы, и лиственных, которые успешно восстанавливаются на гарях не только семенным, но и вегетативным путем. На более поздних этапах развития среды гарей складываются вполне благоприятные условия и для самосева темнохвойных видов. Популяции их расселяются анемо- или зоохорным путем из периферийных рефугиумов, сохраняющихся в понижениях рельефа (Мелехов, 1944), и внедряются в господствующий ярус эксплерентов, образуя второй ярус.

Успех саморепродукции хвойных видов на гарях определяется главным образом двумя группами факторов: 1) сохранностью, размещением и продуктивностью обсеменителей; 2) степенью и площадью выгорания органического субстрата, корней и почек вегетативного возобновления конкурентной травянистой и древесной растительности. Численность самосева хвойных древесных растений находится в тесной гиперболической зависимости от толщины недогоревшего слоя подстилки (Санников, 1966; Колесников и др., 1973; Санникова, 1978, 1984).

В зависимости от послепожарного сочетания условий обсеменения, "прожженности" субстрата и конкуренции фитоценоза в пределах одного коренного типа биогеоценоза формируется несколько типов гарей, представляющих качественно различные по направлению смен видового состава главного древесного яруса эколого-динамические ряды естественного восстановления и развития биогеоценозов (Санников, 1970а). Таким образом, тип гари определяется типом и интенсивностью пожара, степенью огневой деструкции древостоя (Clements, 1910; Мелехов, 1948; Чугунова, 1960), всех других взаимосвязанных компонентов биогеоценоза и, как следствие, направлением сукцессий древостоев в первом пирогенном поколении. В каждом типе леса светлохвойной формации можно выделить три типа гарей.

- 1. Гарь под пологом леса ("stand burn", по Clements, 1910). Полнота сохранившегося древостоя превосходит $0,1-0,3^1$. Направление восстановительно-возрастных смен в подросте и древостое от светлохвойных к темнохвойным или без смены.
- 2. Открытая гарь с обсеменителями светлохвойных. Подтипы: а) гарьредина с групповыми или одиночными семенными деревьями и б) сплошная гарь в зоне инспермации от периферийных источников светлохвойных видов. Лесовосстановление с доминированием последних.
- 3. Сплошная гарь без обсеменителей светлохвойных. Смена светлохвойных видов лиственными.

При таком эколого-динамическом подходе классификация типов гарей может служить основой для прогноза тенденций развития пирогенных биогеоценозов и планирования лесоводственных мероприятий.

Послепожарные изменения видового состава и численности лесной фауны следуют за сукцессиями растительности (Komarek, 1969; Scotter, 1972; Rowe, Scotter, 1973; Кулешова, 1981). Огонь вытесняет одни ви-

Уровень, выше которого из-за сильной конкуренции древостоя становится невезможным выживание подроста светлохвойных видов.

ды животных, элиминируя часть популяций и разрушая их стации, и содействует другим, которые предпочитают начальные стадии пирогенных сукцессий и интенсивно заселяют гари. В первые годы после пожара резко сокращается численность многих видов беспозвоночных, обитающих в подстилке и верхних горизонтах почвы, пресмыкающихся и мелких норных млекопитающих, а также птиц, гнездящихся на поверхности почвы или в нижних ярусах растительности.

По исследованиям В.Н. Горбачева с соавторами (1982), после низового пожара средней интенсивности в сосняках-зеленомошниках Среднего Приангарья в верхних горизонтах почвы преобладают кольчатые черви (Limbricidae, Enchytraeidae), ускоряющие разложение подстилки, а среди насекомых — представители семейств Lycoriidae (прогумусообразователи), Carabidae и Staphilinidae. Резко сокращается обилие моллюсков, клещей и ногохвосток. Аналогичные пирогенные перестройки видового состава и численности педобионтов отмечены и в лесах Северной Америки (Kozlowski, Ahlgren, 1974).

В сильно поврежденных огнем древостоях отмечается вспышка массового размножения насекомых-ксилофагов — короедов, усачей, златок и долгоносиков (Прозоров, 1929; Исаев, Уткин, 1963; Исаев, Гирс, 1975), сопровождаемых специфичной гаревой орнитофауной — различными видами дятлов и синиц, поползнем (Sitta europea), горихвосткой (Phoenicurud phoenicurus) и др. Хорошо прогреваемые почвы сплошных гарей интенсивно заселяются и термофильными видами насекомых (Melolontha hyppocastani, Phaenops cyanea и др.) Одним из важнейших экологических следствий послепожарного снижения плотности мышевидных грызунов (Huss, Sinko, 1969; Larsson, 1975; см. также гл. VI) — основных потребителей семян хвойных древесных растений, опавших на почву, — является "вэрыв" возобновления последних в первые один — три года после пожара (Санникова, 1977, 1984).

Для каждого вида животных, как и растений, оптимальная экологическая ниша складывается лишь на какой-либо сравнительно короткой стадии развития пирогенного биогеоценоза. С началом восстановления травянистого и кустарникового ярусов быстро повышается численность многих видов мышевидных грызунов, куропаток, тетеревов и воробыных птиц (Котагек, 1969; Scotter, 1972; Кулешова и др., 1977, 1979). По мере смыкания древесного яруса увеличивается плотность популяций зайцев и лосей (Lutz, 1956; Scotter, 1972). В соответствии с большей, чем в климаксовых лесах, гетерогенностью среды фауна на гарях также разнообразнее и обильнее. Наиболее подвижные виды — птицы и крупные млекопитающие — явно предпочитают пожарную мозаику растительности в ландшафте. В целом прямое и трансбиотопическое влияние пожара на животных определяется, с одной стороны, типом леса и степенью деструкции биогеоценоза, т.е. типом гари, а с другой стороны — биологической спецификой видов.

Лесной пожар, охватывающий все компоненты биогеоценоза, многие территориально смежные биогеоценозы, урочища и целые лесные массивы и создающий "пожарную мозаику" фитоценозов, несомненно, представляет собой ландшафтное явление.

Интенсивная межбиогеоценотическая миграция водорастворимых мине-

ральных соединений, коллоидов и мелкозема, циклически стимулируемая огнем, является важным фактором биогеохимической эволюции ландшафта (Сапожников, 1973; Санников, 1981). Эта миграция приводит к постепенному обеднению биогенными элементами экотопов на повышенных местоположениях и к эвтрофикации нижележащих по рельефу экотопов, особенно водоемов и болот (Wright, 1976; Мур, 1983). В целом, изменяя состав и интенсивность обмена веществ и энергии в масштабе крупных ландшафтных комплексов, естественные и антропогенные пожары представляются существенным экологическим механизмом регулирования структуры, функций и эволюции биосферы.

Эволюционные последствия пожаров. Вызывая возобновление и смены поколений, волны численности, временную пространственную изоляцию, жесткий отбор особей, а возможно, и мутации и, таким образом, изменяя все "элементарные эволюционные факторы" (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), циклические пожары были и остаются одной из движущих сил микро- и макроэволюции и филоценогенеза.

Элиминируя из популяций наименее огнестойкие особи, "пожарный отбор" как специфичная форма направленного естественного отбора во многих типах растительности оказал существенное, если не решающее, влияние на формирование состава биотипов, видов и экобиоморф (Корчагин, 1954; Hendrickson, 1972; Санников 1973, 1981; Работнов, 19786; Trabaud, Lepart, 1980; Мур, 1983). В лесах, подверженных воздействию повторных пожаров, широко представлены различные виды пирофитов, хорошо адаптированных к условиям среды гарей (Mutch, 1970; Le Houerou, 1974; Trabaud, 1974).

Главнейшие адаптации древесных пирофитов, на наш взгляд, отражаются направлениями отбора на следующие частично сопряженные морфофизиологические и экологические свойства:

- а) повышенная пожароустойчивость взрослых деревьев благодаря развитию таких признаков, как толстая корка в базальной части ствола и на "корневых лапах"; заглубленность корней в минеральный горизонт почвы; высокое расположение и ажурность кроны; регенерационная способность поврежденных огнем тканей;
- б) способность к вегетативному возобновлению из почек или семян, защищенных от огня и действия высокой температуры;
- в) быстрый рост в раннем возрасте и очищение ствола от нижних ветвей, уменьшающее опасность перехода низового пожара в верховой;
 - г) раннее и обильное семеношение;
- д) способность запасать семена в шишках и освобождать их сразу после пожара;
 - е) хорошая летательная способность семян;
- ж) устойчивость проростков и всходов к щелочному субстрату и к экстремальным колебаниям радиации, температуры и влажности среды.

Тесная связь пирофитных свойств с эксплерентными (светолюбием, засухоустойчивостью и морозоустойчивостью) свидетельствует о том, что своим происхождением последние во многом обязаны именно гаревой среде (Санников, 1973; Rowe, Scotter, 1973). Одним из подтверждений пирофитности сосны обыкновенной можно считать эволюционно обусловленную коадаптацию многолетнего и сезонного ритмов ее онтогенеза

(феноритмотипа) с динамикой главнейших факторов среды на гарях, в то время как изменения среды на сплошных вырубках идут вразрез с возрастной сменой биологических свойств самосева (Санников, 1966, 1973, 1976).

В светлохвойных лесах умеренного пояса Евразии в ходе их филоценогенеза, протекавшего в позднем кайнозое в условиях континентального климата и частых пожаров, неоднократно повторявшихся на протяжении жизни одного поколения древостоев, сложился специфичный состав экобиоморф растений всех ярусов фитоценоза. В верхнем ярусе их доминируют такие ярко выраженные древесные пирофиты, как сосна обыкновенная и различные виды лиственниц. В травяно-кустарничковом ярусе также преобладают относительно пожароустойчивые виды из групп геои гемикриптофитов, способные после пала быстро возобновляться и не только восстанавливать, но и укреплять свои ценотические позиции (Чижов, Санникова, 1978).

Анализ спектров экобиоморф растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов предлесостепной подзоны Зауралья показал, что по мере увеличения сухости местообитаний и частоты пожаров в топоэкологическом профиле от сосняков-черничников к соснякам-брусничникам доля пожароустойчивых видов возрастает с 50 до 67%, а неустойчивых к пожарам — уменьшается с 31 до 5%. В зонально-географическом профиле климатически замещающих типов сосновых лесов — от северной тайги Зауралья до степных ленточных боров Прииртышья — доля пожароустойчивых видов также увеличивается — с 55—60 до 80—90%; при этом неустойчивые к огню экобиоморфы полностью исчезают. Вполне возможно, что это связано с частотой естественных пожаров от молний, которая в указанном профиле возрастает почти в 20 раз.

В целом циклические естественные, а также участившиеся антропогенные пожары представляются весьма существенным экологическим механизмом эволюционного процесса. Всестороннее изучение и интерпретация — с позиций современного эволюционного учения — многообразных средопреобразующих микро- и макроэволюционных биогеоценотических последствий пожаров в различных биомах земного шара и на разных биохорологических уровнях (популяционном, биогеоценотическом, ландшафтном и биосферном) — одно из важных направлений современной эволюционной экологии, которое можно назвать "эволюционной пироэкологией". Развитие этого направления — необходимое условие для корректной оценки и прогноза влияния огня на структуру и продуктивность, динамику и эволюцию популяций и экосистем, а также стабильность природной среды.

ГИПОТЕЗА ИМПУЛЬСНОЙ ПИРОГЕННОЙ ВОЗОБНОВЛЯЕМОСТИ И СТАБИЛЬНОСТИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ

Понятие стабильности биосистем

Понятие и принципы стабильности надорганизменных биологических систем и экосистем еще недостаточно разработаны в экологии. В качестве рабочего определения можно предложить следующее. Стабильность биосистемы (популяции, биоценоза) — это ее способность в течение многих поколений непрерывно сохранять нормальную естественную эволюционно-обусловленную структуру и функции в динамическом равновесии с изменениями внешней среды и самовосстанавливаться после резких экзогенных нарушений их структуры.

Стабильность — весьма широкое биологическое понятие, отражающее степень эволюционного совершенства и стратегию жизни биосистем. По определению, сформулированному выше, можно различать два типа стабильности лесных фитоценозов.

- 1. Флюктуационная стабильность, характерная преимущественно для видов патиентной конституции и сообществ климаксового типа (например, темнохвойных лесов), которые способны непрерывно возобновляться и постепенно перестраивать свою структуру и функции в соответствии с обычными плавными колебаниями климата, почвенно-гидрологических условий и других факторов среды.
- 2. Импульсная стабильность, присущая видам и сообществам эксплерентной конституции, способным длительно устойчиво доминировать или непрерывно участвовать в составе ценоза лишь при условии циклически повторяющихся резких возмущений внешней среды и нарушений структуры сообществ.

Так, например, многие типы лесных биогеоценозов не могут успешно возобновляться, нормально формироваться и длительно устойчиво существовать в определенном типе ландшафта без повторного воздействия пожаров (Mutch, 1970; Hendrickson, 1972; Wright, Heinselman, 1973; Cwynar, 1978; Trabaud, Lepart, 1980; и др.) определенной интенсивности и частоты. О. Лукс (Loucks, 1970) на основании этого пришел к выводу, что филоценогенез, по-видимому, происходит не только путем адаптации к постепенно изменяющейся гетерогенной среде, но и за счет адаптации к повторяющимся пертурбациям среды.

Типичным примером импульсной стабильности является "импульсная пирогенная стабильность" сосновых лесов умеренной зоны Евразии и всего северного полушария (Санников, 1982), подверженных циклически повторяющимся пожарам.

Постулаты и вывод гипотезы импульсной пирогенной стабильности

Исходя из фундаментальной идеи о цикличности гелио- и геофизических процессов, можно постулировать закономерную цикличность климата и лесных пожаров (Санников, 1983), а также связанную с ними цикличность процессов развития — возобновления, сукцессий и эволюции — лесных экосистем. В качестве четвертого постулата, истинность которого

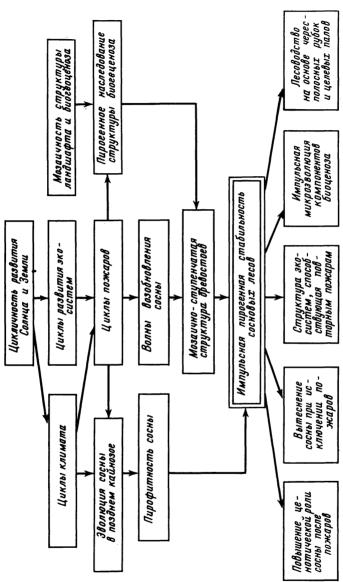


Рис. 48. Логическая схема гипотезы импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов

несомненна, принимаем мозаичность горизонтальной структуры ландшафта и биогеоценозов.

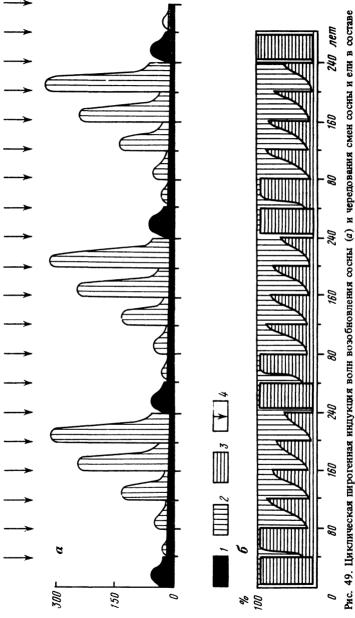
Дедуктивными логическими следствиями из принятой системы постулатов являются рассматриваемые ниже особенности структуры, возобновления, динамики и эволюции популяций сосны обыкновенной и экосистем сосновых лесов, которые в совокупности обеспечивают устойчивое доминирование этого вида в "циклически пожарной" среде (рис. 48).

Пирофитность сосны обыкновенной. В позднем кайнозое в ходе эволюции, протекавшей на фоне резкого увеличения континентальности, засушливости климата и частых циклических пожаров, сосна адаптировалась к возобновлению и выживанию на гарях, получив статус ярко выраженного пирофита (Санников, 1966, 1973, 1983). Пирофитность — общевидовое биологическое свойство популяций современной сосны обыкновенной, проявляющееся во всех частях ареала и в большинстве экотопов. Сущность ее заключается в пожароустойчивости и относительно стабильном послепожарном семеношении деревьев и древостоев, а также в соответствии биоритма онтогенеза сеянцев самосева сосны сочетанию и динамике главнейших условий среды на гарях.

Циклическая пирогенная индукция волн возобновления сосны. В настоящее время можно считать доказанным, что естественные пожары, ежегодно тысячами возникающие в лесах от молний или извержений вулканов, представляют не случайный эпизодический, а вполне закономерный феномен природы, атрибут биосферы (Котагек, 1966, 1968, 1972, 1973; Курбатский, 1966; Санников, 1973, 1981, 1983). В хвойных лесах умеренной зоны северного полушария в зависимости от региона и типа леса пожары повторяются циклично с интервалом от 15—20 до 110—135 лет (Чудников, 1925; Swain, 1973; Санников, 1973; Zackrisson, 1977, 1980; Сwynar, 1978; Фуряев, Киреев, 1979), как бы входя в программу природы и являясь эволюционно-экологическим фактором непреходящего значения.

Повторные пожары в сосновых лесах индицируют циклические волны возобновления сосны (Тюрин, 1925; Санников, 1973, 1981) и других эксплерентных видов, прерывая возрастные смены сосны темнохвойными видами (рис. 49), приводя к чередованию смен сосны и темнохвойных видов в составе подроста и к формированию ступенчатой возрастной структуры древостоев.

Как было показано в главе V, под сомкнутым пологом преобладающих типов леса вследствие дефицита ФАР и корневой конкуренции древостоя массовое поселение подроста сосны уже через 5—10 лет после пожара сменяется его отмиранием, в результате чего в составе подроста в таежных лесах вновь начинает доминировать ель (см. рис. 49 б). По мере увеличения возраста и обилия семеношения древостоев сосны, снижения их корневой конкуренции и повышения ФАР (см. гл. VIII) высота пирогенных волн возобновления возрастает. Обильный циклически возникающий и погибающий подрост сосны под пологом леса можно рассматривать как "страховой фонд" популяций на случай гибели материнского древостоя от огневых травм, ветровала или массовой инвазии насекомых. Лишь в случае сильного изреживания древостоя огнем до полноты 0,1—0,3 (в зависимости от региона и типа леса) подрост выживает



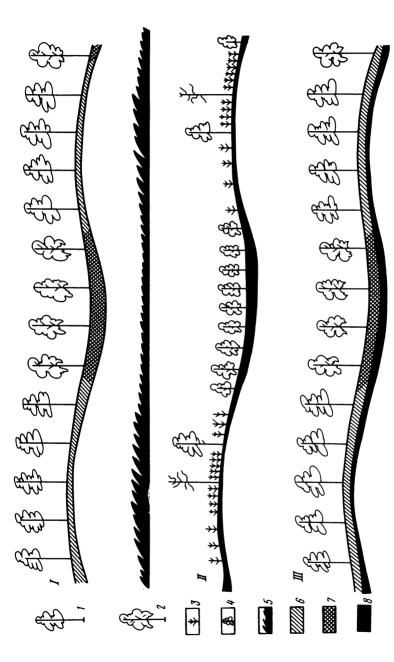
I — древостой; 2 — подрост сосны; 3 — подрост ели (Picea obovata); 4 — повторные пожары подроста (б)

и переходит в "виргинильную стадию", образуя жизнеспособный сомкнутый древостой нового поколения леса. Такова диалектика импульсной пирогенной возобновляемости популяций сосны.

Пожар как "матрица наследования" структуры биогеоценоза. Как было показано в главах VI и VII, под пологом леса, т.е. при относительно равномерном обсеменении численность подроста сосны изменяется в тесной обратной зависимости от толщины недогоревшего слоя подстилки. Мозаичный характер выгорания субстрата, обусловленный гетерогенностью парцеллярной структуры и размещения горючих материалов допожарного биогеоценоза, образует информационную матрицу для семенного и вегетативного возобновления популяций древесных и травянистых растений. Максимальная степень выгорания субстрата и, как следствие. наиболее обильное возобновление сосны наблюдаются на повышенных элементах микрорельефа под биогруппами деревьев сосны, где преобладает хвойная подстилка, а минимальная — в понижениях микрорельефа под группами деревьев березы или осины с лиственно-войлочной подстилкой, где мелколиственные виды возобновляются вегетативно, а возобновление сосны подавлено (рис. 50). Промежуточные значения степени прогорания подстилки и возобновляемости древесных растений характерны для средних по местоположению в микрорельефе участков биогеоценоза. Таким образом, огонь, подобно информационной РНК хромосом, "считывает" и передает пирогенному фитоценозу главнейшие черты горизонтальной структуры допожарного фитоценоза. Матрицы наследования второго и третьего порядков представлены горизонтальными структурами (размещением и интенсивностью) обсеменения и конкуренции сохранившихся фрагментов лесного фитоценоза, которые, накладываясь на матрицу субстрата, в конечном счете определяют обилие, выживаемость и размещение подроста и деревьев сосны и других растений.

Более или менее четкое и непрерывное, преемственное во многих поколениях наследование главнейших параметров структуры фитоценозов и детерминируемых ими типов экосистем, несомненно, — одно из облигатных условий их стабильности.

Мозаично-ступенчатая структура древостоев. В пространственно-временной структуре популяций сосны и экосистем сосновых лесов — при выявлении ее на достаточно большой площади в преемственной связи поколений - можно выделить ряд особенностей, которые в совокупности создают возможность непрерывного самовоспроизведения и длительного устойчивого существования сосняков в условиях циклически пожарного режима среды (Санников, 1973). К их числу относятся: а) горизонтальная сомкнутость, "сжатость" по вертикали и ажурность (сквозистость) полога крон, обособленность его от нижних ярусов растительности, затрудняющие переход низового пожара в верховой; б) ступенчатость, дискретность возрастно-высотной структуры древостоев с разрывом поколений по возрасту, как правило, не менее 20-30 лет; в) парцеллярная мозаичность биогеоценоза - гетерогенность субстрата, нижних ярусов, древостоя и концентрации топлива - как факторы, определяющие неравномерное выгорание подстилки и растительности, несплошной, очаговый отпад древостоя и куртинное возобновление сосны. В целом сочетание прерывистости полога крон древостоев сосны как в плане, так



I- допожарный биогеоценоз; II- фаза возобновления; III- послепожарный биогеоценоз; I- деревья сосны; 2деревья березы (Betula verrucosa); 3 — подрост сосны; 4 — подрост березы; 5 — интенсивность горения; 6 — хвойная подстилка; 7 — лиственно-войлочная подстилка; 8 — недогоревший слой подстилки Рис. 50. Пожар как "матрица наследования" структуры лесного биогеоценоза

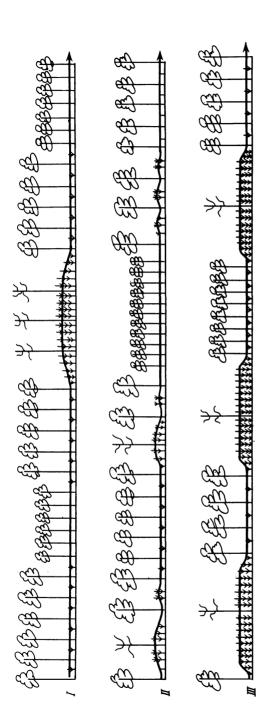


Рис. 51. Мозаично-ступенчатая структура древостоев как механизм циклически импульсной пирогенной стабильности сосновых 路路路路路 路路路路

I, II, III, IV — пожарные циклы соответственно через 20, 40, 20 и 60 лет после предшеств ующего пожара. Стрелкой показан низовой пожар, вызывающий гибель подроста под пологом леса и молодняков на сплошных гарях и в вертикальном профиле приводит к формированию их пожароустойчивой мозаично-ступенчатой структуры, характерной для естественных сосновых лесов (рис. 51).

Мозаично-ступенчатая структура древостоев совершенно закономерно воспроизводится повторными пожарами благодаря описанному выше пирогенному "наследованию" исходной парцеллярной мозаики биогеоценоза, с одной стороны, и волновому характеру возобновления сосны — с другой. Она является главнейшим механизмом циклически импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов, в подавляющем большинстве случаев предотвращающим переход низового пожара в верховой, гарантирующим локальную сохранность источников обсеменения и непрерывную способность популяций сосны к саморепродукции (Санников, 1973, 1981, 1982) на любой стадии их развития при условии, что пожары повторяются не чаще, чем через 20—25 лет — период, в течение которого полог крон пирогенного молодняка "отрывается" от зоны низового огня (см. рис. 51).

В целом мозаично-ступенчатая возрастно-высотная и горизонтальная структура (как результат мозаичности и пирогенного наследования структуры биогеоценоза и пирогенных волн возобновления), а также эволюционно обусловленная пирофитность сосны обыкновенной определяют импульсную пирогенную стабильность популяций этого вида (см. рис. 48), под которой мы понимаем их способность наилучшим образом возобновляться и выживать в течение многих поколений в циклически пожарной среде.

Главнейшие следствия

Если гипотеза импульсной пирогенной стабильности справедлива, то в той или иной мере должны проявляться следующие особенности структуры, функций и динамики популяций сосны и детерминируемых ими экосистем сосновых лесов (см. рис. 48).

Повышение ценотической роли сосны после пожаров. Действительно, общирная литература свидетельствует (Шиманюк, 1955; Санников, 1973 и др.) что в подавляющем большинстве случаев во всех типах сосновых лесов и лесов других формаций, хотя бы с единичным участием сосны, во всех частях ее ареала после пожаров доля этого вида в составе подроста и главного древесного яруса значительно повышается. Улучшая экологическую нишу для возобновления сосны и устраняя ее конкурентов, огонь способствует не только поддержанию доминирования сосны, но и воспроизведению устойчивой к последующим пожарам мозаично-ступенчатой структуры ее древостоев.

Вытеснение сосны при исключении огня. Не менее обильная международная литература подтверждает, что при длительном отсутствии пожаров (или других экзогенных катастроф, разрушающих древостой и органогенный субстрат) сосна в большинстве типов экотопов, за исключением, пожалуй, крайне сухих и олиготрофных, каменистых или заболоченных, вытесняется теневыносливыми темнохвойными или вегетативно возобновляющимися лиственными видами.

Структура экосистем, способствующая повторным пожарам. Как по-

казал Р. Матч (Mutch, 1970), опад хвои сосновых лесов с доминированием Pinus ponderosa обладает высокой воспламеняемостью и интенсивностью горения по сравнению с лиственной подстилкой тропических дождевых лесов, и в годы засух как бы "вызывает огонь на себя". Аналогичные пирологические свойства доминирующих видов нижних ярусов (кустистые лишайники, вереск обыкновенный, багульник и др.) и хвойной подстилки в лесах с господством Pinus silvestris также хорошо известны. Если учесть к тому же, что сосняки занимают наиболее сухие и продуваемые местообитания и что деревья сосны подвержены частым ударам молний, можно заключить, что в самой структуре экосистем сосновых лесов действительно имеются все предпосылки для возникновения повторных пожаров (через некоторые промежутки времени, необходимые для накопления новых порций топлива).

Импульсная микроэволюция компонентов биоценоза. Вызывая избирательную элиминацию особей и радикальную трансформацию экологогенетической структуры популяций всех видов растений, животных и микроорганизмов, населяющих сосновые леса, щиклически повторяющиеся пожары единовременно и резко усиливают действие всех факторов микроэволюции (по Тимофееву-Ресовскому и др., 1977), должны ускорять ее и, следовательно, могут приводить к качественным, необратимым изменениям генофонда популяций. Напротив, в периоды обычных, сравнительно медленных изменений условий существования, характерных для межпожарных шиклов, когда факторы микроэволюции действуют слабо, генофонд популяций, вероятно, находится в состоянии относительного гомеостаза. Таким образом, - как следствие гипотезы импульсной стабильности — можно сформулировать общебиологическую гипотезу импульсной микроэволющии популящий организмов в сообществах, подверженных пожарам или другим циклическим локальным экологическим катастрофам.

выводы

- 1. Лесные пожары от молний и извержений вулканов являются атрибутом земной среды, глобальной формой связи атмосферы с биосферой, естественным эволюционно-экологическим фактором непреходящего значения.
- 2. В зависимости от региона и типа леса пожары закономерно повторяются с той или иной цикличностью и интенсивностью, вызывая единовременное более или менее глубокое прямое или косвенное преобразование и последующие восстановительные смены всех взаимосвязанных компонентов биогеоценоза древостоя и нижних ярусов фитоценоза, почвы, микроклимата, зоо- и микробоценоза.
- 3. В светлохвойных лесах, на свежих умеренно гумусированных почвах (сосняки- и лиственничники-зеленомошники) интенсивные пожары, повторяющиеся с интервалом около 40 лет, существенно улучшают все главнейшие факторы среды для появления, выживания и роста подроста сосны и лиственницы почвенные, экоклиматические, фито- и зооценотические. Менее благоприятные для возобновления светлохвойных видов послепожарные условия среды складываются в типах леса на крайне сухих и влажных почвах.

- 4. В равнинных сосновых лесах повторные пожары вызывают циклические волны возобновления сосны, приводя к формированию ступенчатой возрастной структуры древостоев.
- 5. Мозаичный характер выгорания органического субстрата, древостоя и нижних ярусов фитоценоза, обусловленный гетерогенностью парцеллярной структуры биогеоценоза, создает информационную матрицу для семенного и вегетативного возобновления растений. Таким образом, огонь, подобно РНК хромосом, "считывает" и передает пирогенному фитоценозу главнейшие черты мозаичной горизонтальной структуры допожарного фитоценоза.
- 6. Волновой «характер возобновления, с одной стороны, и пирогенное наследование мозаичной горизонтальной структуры биогеоценозов, с другой, приводят к формированию мозаично-ступенчатой возрастно-высотной структуры древостоев, воспроизводимой повторными пожарами. Такая структура является основным механизмом стабильности, в частности пожароустойчивости, естественных сосняков, так как предотвращает переход низового пожара в верховой и гарантирует непрерывную способность популяций сосны к саморепродукции.
- 7. Вызывая вспышки численности, пространственную изоляцию, жесткий отбор особей, а возможно, и мутации, единовременно и резко активизируя все элементарные эволюционные факторы, циклические пожары представляют одну из главных движущих сил микроэволюции популяций сосны и филоценогенеза сосновых лесов.
- 8. В позднем кайнозое в ходе эволюции, протекавшей на фоне увеличения континентальности, колебаний климата и частоты пожаров, сосна обыкновенная хорошо адаптировалась к возобновлению и выживанию на гарях. Пирофитность сосны проявляется в многообразных морфологических и физиологических адаптациях к пожарной среде особей и ценопопуляций.
- 9. Пирофитность, волновое послепожарное возобновление и мозаично-ступенчатая структура древостоев сосны определяют импульсную пирогенную стабильность популяций этого вида, под которой мы понимаем их способность наиболее успешно возобновляться и выживать в течение многих поколений в условиях циклически пожарного режима среды.
- 10. В качестве одного из следствий гипотезы импульсной пирогенной стабильности популяций сосны и сосновых лесов можно вывести общебиологическую гипотезу "импульсной микроэволюции" популяций сосны и всех видов растений, животных и микроорганизмов, населяющих сосновые леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К числу ключевых, но в последнее время недостаточно разрабатываемых разделов лесной экологии относится экология естественного возобновления популяций лесообразующих древесных растений, исход которого во многом определяет структуру и всю последующую динамику биогеоценозов, а следовательно, и лесоводственные программы. В частности, совершенно недостаточно изучены экологические закономерности процессов предварительного возобновления популяций сосны обыкновенной под пологом древостоев в различных типах леса и ландшафтных регионах. В настоящее время в лесоведении назрела необходимость перехода от феноменологического к каузальному количественному изучению зависимости динамики численности, жизнеспособности и роста подроста от главнейших факторов абиотической и биотической среды с позиций популяционной экологии и биогеоценологии. Попытаться сделать первый шаг в этом направлении и составляло цель данной работы.

Сущность основных закономерностей экологии естественного возобновления ценопопуляций сосны под пологом древостоев, изучавшихся на примере доминирующих типов равнинных сосновых лесов предлесостепной и южнолесостепной подзон зауральских провинций Западной Сибири, сводится к следующему.

Естественное возобновление сосны под пологом леса — неравномерный во времени, импульсный, волновой популяционный процесс, стимулируемый резкими экзогенными нарушениями структуры биогеоценозов. "Пусковым двигателем" процесса возобновления сосны под пологом всех изучавшихся типов леса, как правило, являются интенсивные низовые пожары (иногда — минерализация почвы в ходе рубки). В связи с циклическими колебаниями геолио- и геофизических процессов и климата пожары в различных типах растительности представляют не случайный эпизодический, а вполне закономерный феномен земной среды, глобальную форму связи биосферы с атмосферой. Повторяясь циклично, с интервалом от 20 до 110 лет, и вызывая более или менее радикальное преобразование всех условий среды и всех компонентов биогеоценозов, пожары в сосновых лесах являются естественным экологическим и эволюционным фактором непреходящего значения.

В первые два-три года после пожаров высокой и средней интенсивности в большинстве типов сосновых лесов, особенно в группе Pineta hylocomiosa, создается экологическая ниша, которая по сочетанию и динамике всех главнейших факторов среды — почвенных, экоклиматических, фито- и зооценотических — приближается к препочитаемой для поселения и выживания всходов сосны. Поэтому — в зависимости от подзоны и типа леса —

численность и выживаемость подроста на гарях на один-два порядка величин выше, чем на давно негорелых участках. По мере увеличения давности пожара среда для возобновления ухудшается и обилие всходов падает. Массовое поселение и накопление подроста, наблюдаемое в первые трипять лет, сменяется фазой относительной стабилизации, а затем и депрессией его численности. Под сомкнутым пологом леса подрост сосны обречен на отмирание, не выживая дольше 35—40 лет в предлесостепи и более 3—7 лет в южной лесостепи.

Цикличность низовых пожаров, неоднократно повторяющихся на протяжении жизни одного поколения древостоев, определяет циклично-волновой характер возобновления. При этом в ходе возрастного развития сосняков — в период от виргинильной до конца репродуктивной стадии — в связи с повышением интенсивности семеношения и ФАР, улучшением субстрата и другими изменениями среды наблюдается закономерное нарастание высоты пирогенных волн возобновления.

С позиций популяционной "стратегии жизни" циклически возникающий и погибающий подрост сосны можно рассматривать как "страховой фонд" на случай внезапного нарушения сомкнутости полога какими-либо экзогенными катастрофическими факторами (пожар, ветровал и т. п.). На основе развиваемой нами "эрозионно-пирогенной" теории эволюции сосны обыкновенной (Санников, 1983) можно предположить, что адаптация к дефициту света и к корневой конкуренции древостоя у подроста такого светолюбивого эксплерентного вида, как Pinus silvestris, выработалась в плейстоцене по мере того как сосна, ранее произраставшая в горных редколесьях, распространялась в предгорья, формируя все более сомкнутые леса.

Сосновые леса различных подзон и типов леса отличаются специфичными уровнями и формой кривых динамики численности, выживания и роста подроста, которые следует считать важными характеристиками региональных ценопопуляций. Максимум численности подроста, отражающий потенциальную возобновляемость сосны, в предлесостепи убывает в следующем ряду типов сосняков: бруснично-черничный, брусничник, черничник, кустарничково-сфагновый, бруснично-лишайниковый, а в южной лесостепи — от сосняков злаково-мелкотравных к мертвопокровно-лишайниковым и вишняково-разнотравным. К числу географических особенностей возобновления сосны в островных борах южной лесостепи по сравнению с предлесостепью относятся в несколько раз более обильное семеношение и появление всходов, гораздо меньшая их выживаемость и долговечность, строгая приуроченность подроста старше пятилетнего возраста к окнам полога крон и ризосферы древостоев.

На основе ценопопуляционно-микроэкосистемного подхода и метода количественной оценки корневой конкуренции древостоя, разработанных нами, с помощью корреляционно-регрессионного анализа установлено, что в суходольных типах леса предлесостепи общая численность подроста наиболее тесно связана с толщиной недогоревшего слоя подстилки, его рост и жизнеспособность — с индексом ККД, а численность отдельных генераций всходов — с давностью пожара и атмосферным увлажнением в период прорастания. Кроме того, рост подроста достоверно связан с такими лимитирующими факторами, как влажность почвы в сосня-

ке-брусничнике, ФАР в сосняке бруснично-черничном и фитомасса трав в сосняках черничнике и злаково-мелкотравном.

В целом корреляционный и факторный анализы показали, что относительная роль корневой конкуренции древостоя как агента роста и формирования структуры подроста и травяно-кустарничкового яруса в сосновых лесах, как правило, намного существеннее других факторов.

Высокий и довольно стабильный уровень семеношения древостоев, пройденных пожаром, в широком диапазоне изменений их полноты — от 0,4-0,5 до 1,1-1,2 — свидетельствует о способности популяций сосны к авторегуляции и гомеостазу жизненно важных функций при значительных нарушениях структуры.

В итоге исследований и обобщения литературных данных по экологии сосны обыкновенной, исходя из постулатов о цикличности климата, пожаров и мозаичности структуры биогеоценозов, а также из гипотезы пирофитности этого вида, мы приходим к гипотезе "импульсной пирогенной возобновляемости, стабильности и микроэволюции" популяций сосны, константно сопутствующих ей видов и экосистем сосновых лесов в целом. Наиболее важными "механизмами" импульсной стабильности сосняков являются мозаично-ступенчатая возрастно-высотная структура древостоев сосны и ее "пирогенное наследование".

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов В.Н. Возобновление в окнах сосняков. — Лесн. хоз-во, 1965, № 10. с. 54-55.

Азниев Ю.Н. Плодоношение сосны обыкновенной в лесах Белорусской ССР.: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Минск, 1959. 24 с.

Азниев Ю.Н. Закономерности семеношения сосны обыкновенной в Белоруссии.: Автореф.дис...д-ра с.-х.х. наук. Минск, 1974. 28 с.

Акаемова З.И. Возобновление сосны в перестойных насаждениях. — Лесн. хоз-во, 1954, № 7, с. 28-33.

Алексеев В.А. Некоторые вопросы оптических свойств леса. — В кн.: Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Л.: Изд-во ЛТА, 1963, с. 47—80.

Алексеев В.А. О пропускании солнечной радиации пологом древостоев. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 144–148.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.

Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с.

Арефьева З.Н. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах. — Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 36, с. 39—55.

Арефьева З.Н., Колесников Б.П. Динамика аммиачного и нитратного азота в лесных почвах Зауралья при высоких и низких температурах. – Почвоведение, 1964, № 3, с. 30–43.

Артемьев А.И., Чертовской В.Г. Предварительное лесовозобновление в сосняках-брусничниках северной подзоны тайги Архангельской области. — В кн.: Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках Северо-Запада европейской части СССР: Тез. докл. к совещ. 17—20 августа 1971 г. Архангельск, 1971, с. 5—8.

Артемьев А.И., Чертовской В.Г. О предварительном лесовозобновлении в северотаежных сосняках-брусничках. — В кн.: Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск, 1976, с. 10–19.

Банникова И.А. Влияние древесной и кустарничковой растительности на развитие нижних ярусов лесных био-геоценозов. М.: Наука, 1967. 103 с.

Белоцерковская О.Я. Режим фотосинтетически активной радиации в различных типах леса Белорусского Полесья. — В кн.: Лесохозяйственная наука и практика. Минск: Наука и техника, 1973, вып. 23, с. 32—40.

Березюк И.Е. Особенности естественного возобновления сосны в Аракарагайском лесхозе Кустанайской области. — Тр. Ин-та водного и лесного хоз-ва, 1956, т. 1, с. 135—148.

Бойченко А.М. К вопросу о плодоношении сосны в северотаежных лесах Северного Зауралья. — В кн.: Лесообразовательные процессы на Урале. Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1970, вып. 67. с. 193—202.

Бойченко А.М. Естественное возобновление сосны в лесах северотаежного Зауралья.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 23 с.

Бузыкин А.И. Сосновые леса и лесовосстановительные процессы в бассейне р. Уды (Бурятская АССР). — Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, т. 57, с. 3—15.

Бузыкин А.И. Сосновые леса восточного Прибайкалья и возобновление в них. — В кн.: Возобновление в лесах Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1965a, с. 5—32.

Бузыкин А.И. Реакция подроста сосны на вырубку древостоев. – В кн.: Возобновление в лесах Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 19656, с. 112–118. Бузыкин А.И. Леса Бурятской АССР. — В кн.: Леса СССР. М.: Наука, 1969, т. 4, с. 388-437.

Бузыкин А.И. Влияние низовых пожаров на сосновые леса Среднего Приантарья. — В кн.: Охрана лесных ресурсов Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1975, с. 141— 153.

Бузыкин А.И., Попова Э.П. Влияние пожаров на лесные фитоценозы и свойства почв. — В кн.: Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука, 1978, с. 5–44.

Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. Формирование сосново-лиственных моподняков. Новосибирск: Наука, 1980. 174 с.

Бузыкин А.И., Хлебопрос Р.Г. Формирование и смена поколений хвойных. — В кн.: Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 3–13.

Букштынов А.Л., Грошев Б.И., Крылов Г.В. Леса: (Природа мира). М.: Мысль, 1981. 312 с.

Булыгин П.К. Огонь — важнейший экологический фактор возобновления сосняков Среднего Приангарыя. — В кн.: Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА, 1982, Вып. 11, с. 21–30.

Василевич В.И. О связи возобновления сосны с нижними ярусами леса. – Ботан. журн., 1962, т. 47, № 9, с. 1383—1387.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с.

Васильев Я.Я. Леса и лесовозобновление в районах Братска, Илимска и Усть-Кута. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Ч. 1.111 с.

Верхунов П.М. Генезис и возрастное строение современных сосновых лесов Сибири. — В кн.: Лесоводственные исследования в лесах Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1970, с. 7–58.

Верхунов П.М. Закономерности строения разновозрастных древостоев. Новосибирск: Наука, 1976. 254 с.

Виппер В.Н. Эколого-фитоценотические факторы, определяющие жизнеспособность соснового подроста. – В кн.: Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск; Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1965, с. 141–150.

Виппер В.Н. Влияние подлеска и тра-

вяно-кустарничкового покрова на возобновление лиственных лесов Центральной Якутии. М.: Наука. 1973. 63 с.

Владышевский Д.В. Экология песных зверей и птиц: (Кормодобывание и его биогеоценотическое значение). Новосибирск: Наука, 1980. 264 с.

Волков В.А. Роль белки, мышевидных грызунов и землероек как потребителей семян ели в биогеоценозах южной тайги. — В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970, с. 143—149.

Волкова В.С. Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. М.: Наука, 1977. 235 с.

Волокитина А.В. Экспериментальное изучение влияния осадков на режимы влажности и горения напочвенного покрова в целях определения и прогнозирования пожарной опасности в таежных лесах.: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: МЛТИ, 1980. 23 с.

Вомперский С.Э. Биологические основы эффективности лесоосушения. Рост древостоев в связи с важнейшими факторами среды осущаемых торфяных почв. М.: Наука, 1968. 312 с.

Воронков Н.А. Влагооборот и влагообеспеченность сосновых насаждений. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 183 с.

Габеев В.Н. Изучение естественного возобновления сосны в Приобских борах. — В кн.: Исследования лесов Западной Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1977, с. 33—47

Габеев В.Н. Продуктивность культур сосны. Новосибирск: Наука, 1982. 191 с.

Гаель А.Г., Трушковский А.А. Возраст и классификация почв на эоловых песках степной зоны. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1962, № 4, с. 28—42.

Гаель А.Г., Брысова Л.П., Каменецкая И.В. и др. Лесорастительные условия ленточных боров Прииртышья. — В кн.: Ленточные боры Прииртышья. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 3—57.

Галенко Э.П. Радиационный режим хвойных фитоценозов. — В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности лесов Европейского Севера. Л.: Наука, 1981. 232 с.

Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 487 с.

Гиргидов Д.Я. Семеноводство сосны

на селекционной основе. – М.: Лесн. пром-сть, 1976. 64 с.

Глазырин В.М. Лесообразовательный процесс, типы и возобновление сосны в Аракарагайском лесхозе: Кустанайской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук/Каз. с.-х. ин-т, Алма-Ата, 1955. 19 с.

Глазырин В.М. Влияние света на развитие подроста сосны под пологом леса. — В кн.: Науч. конф. Каз. с.-х.ин-та. Алма-Ата: Каз. гос. изд-во, 1957.

Глазырин В.М. Возобновительный процесс и рубки в островных борах Кустанайской области. — Тр. Каз. с.-х. ин-та, 1960, т. 8, вып. 5, с. 21—37.

Горбачев В.Н., Дмитриенко В.К., Попова Э.П. и др. Почвенно-экологические исследования в лесных био-геоценозах. Новосибирск: Наука, 1982. 185 с.

Гордягин А.Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. — Тр. о-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, 1901, т. 35, вып. 2. 322 с.

Городков Б.Н. Очерк растительности низовьев р. Конды. — Ежегодник Тобол. губерн. музея, 1912, № 20, с. 1–34.

Городков Б.Н. Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности. — Пробл. физ. географии, 1946, вып. 12, с. 81–105.

Гортинский Г.Б. О факторах, контролирующих начальные фазы возобновительного процесса ели. — Ботан. журн., 1964, т. 49, № 10, с. 1389–1401.

Горчаковский П.Л. Естественное возобновление в Чулым-Обском сосновом массиве. — Лесн. хоз-во, 1940, № 9, с. 27—28.

Горчаковский П.Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала. — В кн.: Сб. трудов по лесному хозяйству. Свердловск: Кн. изд-во, 1956, вып. 3, с. 7–50.

Горчаковский П.Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных. — Ботан. журн., 1958, т. 43, № 10, с. 1445—1459.

Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1969, вып. 66. 286 с.

Гребенщиков О.С. Геоботанический словарь. М.: Наука, 1965. 226 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 358 с. Грибанов Л.Н. Некоторые вопросы биологии возобновления сосны и хозяйства в степных борах Казахстана. — Тр. Ин-та водного и лесного хоз-ва Каз. фил. ВАСХНИИЛ, 1956. Т. 1, с. 155—189.

Грибанов Л.Н. Влияние деревьев старшего поколения на рост и морфологические особенности соснового подроста в ленточных борах на Объ-Иртышском междуречье. — Тр. по лесн. хоз-ву Сибири, 1958, вып. 4, с. 118—123.

Грибанов Л.Н. Степные боры Алтайского края и Казахстана. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. 156 с.

Гулисашвили В.З. Опыты по изучению влияния огня на возобновление леса. – В кн.: Исследования по лесоводству. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931, с. 79–136.

Данилов М.Д. Лесоводственное значение иван-чая. — Тр. Поволж. лесотехн. ин-та, 1937, вып. 1, с. 76—93.

Данилов Д.Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаев семян хвойных пород. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 59 с.

Декатов Н.Е. Простейшие мероприятия по возобновлению леса при концентрированных рубках. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1936. 112 с.

Декатов Н.Е. Мероприятия по возобновлению леса при механизированных лесозаготовках. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 278 с.

Долгова Л.С. Почвы Зауральской песостепи в пределах восточных районов Свердловской области. — Тр. Почв. ин-та им. Докучаева АН СССР, 1954, т. 43. с. 199—289.

Доппельмайр Г.Г., Мальчевский А.С., Новиков Г.А., Фалькенштейн Б.Ю. Биопогия лесных птиц и зверей. — М.: Высш. шк., 1966, 404 с.

Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. – В кн.: Комаровские чтения. М.: Наука, 1969. 55 с.

Дылис Н.В. Основые биотеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 150 с.

Жданко В.А. Основы определения пожарной опасности в лесу в зависимости от погоды. – Лесн. хоз-во, 1960, № 6, с. 39–44.

Жиряков В.А. Влияние мышевидных грызунов и птиц на возобновление ели Шренка в условиях Северного Тянь-Шаня. – Лесн. журн., 1974, № 5, с. 26—30

Жуковская В.И. Увлажнение и вы-

сыхание гигроскопических лесных горючих материалов. — В кн.: Вопросы лесной пирологии. Красноярск: Интлеса и древесины СО АН СССР, 1970, с. 105—141.

Заблоцкая Л.В. Растаскивание семян хвойных и липы землеройками-бурозубками. — Тр. Приокско-Террасн. гос. заповедника, 1957, вып. 1, с. 242–247.

Заборовский Е.П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М.: Гослесбумиздат, 1962. 303 с.

Захаров А.И. Динамика влажности лесных горючих материалов и возникновение пожаров от гроз в условиях Тюменской области.: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск: УЛТИ, 1983. 18 с.

Звонкова А.А. Влияние палов на условия лесовозобновления вырубок Архангельской области. — В кн.: Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках Северо-Запада европейской части СССР: Тез. докл. совещ. 17–20 авг. 1971 г. Архангельск, 1971, с. 24–25.

Зворыкина К.В. Влияние растительности нижних ярусов на фитоклимат сосняка черничного. — В кн.: Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М.: Наука, 1969a, с. 165—180.

Зворыкина К.В. Влияние растительности нижних ярусов сосняка черничного и корневой конкуренции древостоя на развитие подроста сосны. — В кн.: Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М.: Наука, 19696, с. 181—204.

Злобин Ю.А. О влиянии некоторых видов живого покрова на возобновление ели. — Науч. докл. высш. шк. биол. науки, 1958, № 4, с. 47—151.

Злобин Ю.А. Отношение елового подроста к свету. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1960, № 4, с. 145—148.

Злобин Ю.А. Оценка качества подроста древесных растений. — Лесоведение, 1970, № 3, с. 96-102.

Злобин Ю.А. Численность и размещение подроста на площадях возобновления. — Ботан. журн., 1972, т. 57, № 6, с. 632-634.

Зубарева Р.С. Лесная растительность Припышминских боров Зауралья. — В кн.: Природные условия и леса ле-

состепного Зауралья. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 19, с. 97-124.

Зубарева Р.С. Леса южной тайги равнинного Зауралья. — В кн.: Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск: УФ АН СССР, 1970, с. 22—69. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 67).

Иванов Л.А. Физиология растений. Л.: Гослестехиздат, 1936. 386 с.

Иванов Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара. — Зап. геогр. о-ва. Н.с. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т. 1. 223 с.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Ивашкевич Б.А. Дальневосточные леса и промышленная будущность. Москва; Хабаровск: ОГИЗ: ДальГИЗ, 1933, 169 с.

Исаев А.С., Гирс Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 1975. 344 с.

Исаев А.С., Уткин А.И. Низовые пожары в лиственничных лесах Восточной Сибири и значение стволовых вредителей в послепожарном состоянии древостоев. — В кн.: Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. М.: АН СССР, 1963, с. 118–182.

Иугаунис Г.А. Исследования о влиянии света, влаги и корневой системы старых деревьев на еловый подрост. — Тр. Ин-та лесохоз. пробл. 1960, № 20, с. 149—189.

Казанский А.А. Опыты по изучению влияния огня на возобновление сосны.—В кн.: Исследования по лесоводству. М.: Сельсколхозгиз, 1931, с. 9–78.

Карманова И.В. Экспериментальное изучение роста и развития подроста ели, сосны и клена при разных режимах питания и освещенности. — В кн.: Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970a, с. 54—84.

Карманова И.В. Влияние факторов внешней среды на рост и продуктивность подроста некоторых древесных пород. — В кн.: Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 19706, с. 85—119.

Карманова И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 220 с.

Карпачевский Л.О. Пестрота почвен-

ного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.

Карпов В.Г. О влиянии среды степных боров на устойчивость подроста сосны к засухе. — Учен. зап. ЛГУ, 1954, т. 166, № 9, с. 3—33.

Карпов В.Г. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи. — Ботан. журн., 1955, т. 50, № 3, с. 378—403.

Карпов В.Г. Некоторые вопросы фитоценологии степных лесов в экспериментальном освещении. — Сообщ. Лаб. лесоведения АН СССР, 1962, № 6, с. 35—61.

Карпов В.Г. Взаимоотношения между растениями и их значение в жизни лесных биогеоценозов. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.; Наука, 1964, с. 169–215.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 333 с.

Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трескин П.П. Возрастная структура популяции и динамика чиспенности ели. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 35—62

Каширо Ю.П. Некоторые физические свойства луба сосны как показатель степени их развития и состояния. — В кн.: Докл. 1-й науч-техн. конф. молодых специалистов лесн. пр-ва. Свердловск: Ин-т биологии УФАН СССР—УЛТИ, 1961, с. 44—46.

Кирсанов В.А. Формирование и развитие кедровников в различных категориях экологической среды на Северном Урале. — В кн.: Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976, с. 104—113.

Клинцов А.П. Есстественное возобновление сосны в водоохранных лесах бассейна реки Уфы. — В кн.: Сб. трудов по лесному хозяйству. Свердловск: Кн. изд-во, 1954, вып. 2, с. 140—144.

Клокова А.Г. Особенности возобновления сосны под пологом леса в сухом и свежем бору Сандыктавского лесхоза. – В кн.: Молодые лесоводы 40-летию Казахстана. Алма-Ата; Каз. гос. изд-во, 1960, с. 21–24.

Кожеватова Н.Ф. Естественное возобновление в сосновых лесах Приобья. — В кн.: Труды по лесному хозяйству. Новосибирск: Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1955, вып. 2, с. 147–150.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с.

Колесников Б.П. Естественноисторическое районирование лесов на примере Урала. — В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства: Докл. на V Всемир. лесн. конгр. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 51—65.

Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи. — Лесоведение, 1974, № 2, с. 3—20.

Колесников Б.П., Коновалов Н.А., Исаева Р.П., Луганский Н.А. Зонально-географические и типологические закономерности естественного возобновления в лесах Свердловской области. — В кн.: Возобновление леса. М.: Колос, 1975, с. 91–118.

Колесников Б.П., Санников Н.С., Санникова С.Н. Влияние низового пожара на структуру древостоя и возобновление древесных пород в сосняках черничнике и бруснично-черничном. — В кн.: Горение и пожары в лесу. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973, с. 301—321

Комин Г.Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений. – Лесн. журн., 1963, № 3, с. 37—42.

Комин Г.Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья. — В кн.: Типы и динамика лесов Зауралья. Свердловск: УФАН СССР, 1967, с. 207—222. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 53).

Коновалов Н.А. Очерк лесной растительности долин рек Тобола и Миасса в пределах Курганской области. — В кн.: Рационализация предложений и обмена опытом на предприятиях лесной промышленности и лесного хозяйства. Свердловск: НТО лесн. пром-сти, 1956, с. 93—102.

Коної : о М.А., Пидопличко А.П. О происхождении прослоек торфа повышенной степени разложения в верховых залежах Белоруссии. — ДАН БССР, 1961, т.5, № 10, с. 462—464.

Коропачинский И.Ю. Влияние пожаров на возрастную структуру и особен ности возобновления лиственничных лесов на юге Тувы. — Лесн. журн., 1958, № 5, с. 43–47.

Корсунова Г.М., Ведрова Э.Ф., Красеха Е.Н., Бугаков И.П. ВЛияние катасторофических сукцессий растительности в таежных экосистемах на свойства почв. — В кн.: Продуктивность и стабильность лесных экосистем: Тез. докл. к междунар. симпоз. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1982. 178 с.

Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на Европейском Севере. – Тр. БИН АН СССР. Сер. геоботаника, 1954, т. 9, с. 75–149.

Костырина Т.В. Опыт составления карт пожарной опасности территории по условиям погоды. — Лесн. хоз-во, 1977, № 5, с. 72-75.

Кощеев А.Л. Влияние корневых систем соснового древостоя на возобновление подроста под пологом и на вырубке по болоту. — Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962, т. 53, с. 164—174.

Крамер Н., Козловский Т. Физиология древесных растений, М.: Гослесбумиздат, 1963. 628 с.

Краснов М.Л. Естественное возобновление сосны в связи с рубками и пожарами. — В кн.: Бузулукский бор. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950, т. 2, с. 3–97.

Кулешова Л.В. Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих. — Зоол. журн., 1981, т. 40, № 10, с. 1542—1553.

Кулешова Л.В., Аверина И.А., Ильина Л.В. Смены сообществ на свежих гарях в условиях заповедного режима. — В кн.: Организация и охрана заповедных территорий. М.: Колос, 1979, с. 75—85.

Кулешс а Л.В., Потапова Г.А., Пыленкова Л.В. Опыт комплексного изучения динамики сообществ на гарях в условиях охраняемой территории. — В кн.: Природные заповедники и основные принципы их работы. Минск, Наука и Техника, 1977, с. 144—147.

Курбатский Н.П. Некоторые закономерности возникновения, распространения и развития пожаров в тайте. — В кн.: Лесное хозяйство и промышленное потребление древесины в СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1966, с. 192–199.

Лащинский Н.Н. Экспериментальное изучение лесовозобновительного процесса в травяных борах Нижнего Приангарья. — Лесоведение, 1973, № 5, с. 31—40.

Пащинский Н.Н. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 269 с. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 421 с.

Леганская В.Д., Луганский Н.А. Некоторые экологические особенности возобновления сосны под пологом насаждений. — Тр. Урал. ЛОС ВНИИЛМ, 1978, вып. 11, с. 31–54.

Пуганский Н.А. Научное обоснование способов возобновления и формирования молодняков на вырубках сосновых лесов Урала: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Алма-Ата; Каз. с.-х.ин-т, 1974. 56 с.

Любименко В.Н. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений. — Тр. по лесн. опытному делу в России, 1909, № 13, с. 1—110.

Маланьин А.Н. Почвенный покров Аракарагайского бора. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1976, № 11, с.121—130.

Малышев Л.И. Влияние пожаров на леса Северного Байкала. — В кн.: Леса и вредители лесов Восточной Сибири. Иркутск, 1957, с. 43–53. (Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол.; Вып. 5).

Малышева Т.В. Динамика появления и отмирания всходов сосны при разных способах содействия естественному возобновлению в сосняках-черничниках Ярославской области. — В кн.: Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М.: Наука, 1969, с. 219—251.

Малянов А.П. Состав, строение и мощность лесной подстилки. — Учен. зап. Саратов. ун-та, 1940, с. 49-71.

Мамонов Н.Н. Роль предварительного и последующего возобновления на концентрированных вырубках в борах-брусничниках Северного Зауралья. — Лесн. журн., 1961, № 2, с. 24—28.

Маслаков Е.Л. Естественное возобновление концентрированных вырубок в сосновых лесах междуречья Сосывы и Ляли (среднетаежная подзона Зауралья): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердовск: УЛТИ, 1964. 28 с.

Маслаков Е.Л. Эколого-ценотические факторы возобновления и формирования организации насаждений сосны: Автореф. дис. . . д-ра биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1981. 50 с.

Мауринь А.М., Лиепа И.Я., Дрике А.Я. Математическое моделирование в прогнозировании семенной продуктив; ности хвойных растений. — В кн.: Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973, с. 175–182.

Мелехов И.С. Лесные пожары и борьба с ними. М.: Гослестехиздат, 1936. 100 с.

Мелехов И.С. О взаимоотношениях между сосною и елью в связи с пожарами в лесах Европейского Севера СССР. — Ботан. журн., 1944, № 4, с. 131-135.

Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гослестехиздат, 1948. 122 с

Мелехов И.С. Концентрированные рубки и лесовозобновление в бассейне Северной Двины. — Тр. Архангельск. лесотех. ин-та, 1949, т. 13, с. 21—52.

Мелехов И.С. Рубки главного пользования. М.: Гослесбумиздат, 1962. 329 с.

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 403 с.

Молчанов А.А. Естественное лесовозобновление на гарях. – Лесн. хоз-во и лесоэксплуатация, 1934, № 7.

Молчанов А.А. Гидрологическая роль сосновых лесор на песчаных отложениях. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 488 с.

Молчанов А.А. Сосновый лес и влага. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 138 с.

Молчанов A.A. Гидрологическая роль леса. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 487 с.

Молчанов А.А. Лес и климат. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 280 с.

Молчанов А.А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М.: Наука, 1967. 102 с.

Молчанов А.А., Преображенский И.Ф. Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 238 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. СПб., 1912.83 с.

Морозов Г.Ф., Охлябинин С.Д. Опыт над влиянием корневой системы сосновых насаждений на влажность почвы под ними. — Лесн. журн., 1911, вып. 6, с. 928—965.

Мур П.Д. Огонь: разрушительная или созидательная сила? — Импакт. М.: Прогресс, 1983, № 3, с. 3-14.

Надеждин Б.В. Об условиях почвообразования в Припышминских борах Свердловской области. — В кн.: Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск: УФАН СССР, 1960, с. 37—48. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 19).

Надеждина М.В. Влияние изменения светового режима на естественное возобновление и травяной покров в сосняке рябиново-лещиновом. — В кн.: Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайти. М.: Наука, 1964. с. 100—103.

Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.

Некрасова Т.П. Семенные годы и проблема прогноза урожаев у хвойных пород. Новосибирск: Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1957, с. 185—191. (Тр. по лесн. хоз-ву Зап. Сибири; Вып. 3).

Некрасова Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. — Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960.132 с.

Некрасова Т.П. Плодоношение сосны обыкновенной. — В кн.: Естественное возобновление хвойных в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. 1962. с. 15—29.

Нестеров Н.С. Лесная опытная дача в Петровско-Разумовском под Москвой. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935.559 с.

Новак А. Естественное возобновление сосны в сложных насаждениях на мергелях. — Изв. Лесн. ин-та, 1912, вып. 22. с. 67—115.

Новиков Г.А. Роль позвоночных животных в жизни леса. – В кн.: Животный мир СССР, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 4, с. 599–630.

Новосельцев Н.Я. Роль огневой очистки мест рубок в естественном возобновлении. — Лес и лесн. пром-сть Горьков. края, 1932, № 1/2.

Овсянников В.Ф. Краткий очерк метеорологических условий и сельскохозяйственной жизни Камышловского уезда Пермской губернии, Камышлов, 1914. 72 с.

Огиевский В.Д. Влияние травы на обсеменение сосновых вырубок. – Лесн. журн., 1898, вып. 1, с. 22-43.

Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 323 с.

Орлова В.В. Западная Сибирь. — В кн.: Климат СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1962. Вып. 4. 360 с.

Оскретков М.Я. Влияние различной степени освещенности на возобновление сосны и ели. — Тр. Брянск. лесохоз. ин-та, 1957, т. 8, с. 127—135.

Пастухова П.Н. Плодоношение сосны и ели в лесах Архангельской области. — В кн.: Вопросы таежного лесоводства

на Европейском Севере. М.: Наука, 1967. с. 87-100.

Плотников В.В. Пример анализа конкурентных взаимоотношений в подросте темнохвойной тайги. — Экология, 1970, № 4, с. 11-18.

Побединский А.В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. М.: Наука, 1965.268 с.

Положенцев И.П., Зигангиров А.М. Естественное возобновление сосновых лесов Южного Урала. — Лесн. хоз-во, 1961.№ 6. с. 18—22.

Попов Л.В. Водные и тепловые свойства подстилки и ее влияние на возобновление сосны и ели: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1954. 254 с.

Попов Л.В. О влиянии влажности суботрата на всхожесть семян сосны и ели. — Тр. Вост. Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол., 1957, вып. 5, с. 116—121.

Попов Л.В., Шубин В.И. Исследования по вопросу агротехники лесных культур на концентрированных вырубках в Южной Карелии. — В кн.: Исследования по лесовозобновлению в Карелии, Петрозаводск, 1959, с. 47—80. (Тр. Карельск, фил. АН СССР; Вып. 16).

Попова Э.П. О продолжительности пирогенного воздействия на свойства лесных почв. — В кн.: Горение и пожары в лесу. Красноярск: Ин.-т леса и древесины СО АН СССР, 1979, ч. 3, с. 110—116.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.; Наука, 1964. 191 с.

Прозоров С.С. Гари в сосновых лесах как очаги заражения. Омск, 1929. 45 с.

Пушкина Н.И. Естественное возобновление растительности на лесных гарях. — Тр. Лапланд. госзаповедника, 1960, вып. 4, с. 5—125.

Пьявченко Н.И. Причины заболачивания лесных гарей. — Лесн. хоз-во, 1952, № 12, с. 39—40.

Пьявченко Н.И. О взаимовлиянии материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом. — Тр. МОИП, 1960, № 3, с. 213—220.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978a. 382 с.

Работнов Т.А. О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова. — Ботан. журн., 19786, т. 63, № 1, с. 1605—1611.

Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта, 1:1500000. М.: ГУГК при Сов. Мин. СССР, 1976, 4 л.

Репневский В.В. Естественное возобновление в сосняках Мурманской области. — Лесн. хоз-во. 1963. № 9. с. 11–16.

Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гипрометеоизпат. 1975. 342 с.

Рысин Л.П. Световой режим в некоторых хвойных и лиственных типах леса. — В кн.: Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука, 1964, с. 74—89.

Рысин Л.П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса. — В кн.: Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970, с. 7–53.

Рысин Л.П., Панкова Ф.Н. Фитоклиматическая роль травяного покрова в лесах Серебряноборского опытного лесничества. – В кн.: Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука, 1964, с. 104–109.

Рысин Л.П., Шмальгаузен Н.И. О влиянии древостоя и подлеска на подрост посредством корневой конкуренции в сложных борах Подмосковья. — В кн.: Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. с. 90—99.

Санников С.Н. Естественное возобновление сосны и пути его улучшения в Припышминских борах. — Тр. по лесн. хоз-ву Сибири, 1958, вып. 4, с. 149—156.

Санников С.Н. Естественное возобновление сосны и меры содействия ему в Припышминских борах. Свердловск: УФАН СССР, 1961. 76 с.

Санников С.Н. Типы леса Припышминского массива. — В кн.: Типы леса и таблицы хода роста насаждений сосны, ели, кедра и березы Свердловской области. Свердловск, 1962, с. 43—57.

Санников С.Н. Биоэкологические этапы индивидуального роста и развития сеянцев самосева сосны. — В кн.: Экология и физиология древесных растений Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1963, с. 47—64. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 35).

Санников С.Н. Естественное возобновление в сосняках северной тайги Зауралья. — В кн.: Природа и лесная растительность северной части Свердловской области. Свердловск: УФАН СССР, 1964, с. 117—129. (Тр. комис. по охране природы УФАН СССР; Вып. 1).

Санников С.Н. Экологические особен-

ности главнейших типов микросреды естественного всзобновления сосны на сплошных вырубках. — В кн.: Физиология и экология древесных растений. Свердловск: УФАН СССР, 1965, с. 231—242. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 43).

Санивков С.Н. Экологическая оценка естественного возобновления сосны в Припышминских борах-зеленомощниках: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1966. 30 с.

Санников С.Н. Типы вырубок, динамика живого напочвенного покрова и его роль в последующем возобновлении сосны в Припышминских борахзеленомощниках. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1968. (Тр. Урал. ЛОС ВНИИЛМ; Вып. 1).

Санников С.Н. Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типов леса. – В кн.: Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск: УФАН СССР, 1970а, с. 175—181. (Тр. Ин-та экологии УФАН СССР: Вып. 67).

Санников С.Н. Выживаемость и рост всходов хвойных пород в различных типах микросреды вырубок. — Экология, 19706, № 1, с. 60—68.

Санников С.Н. К характеристике экоклимата и режима увлажнения субстрата в основных типах микросреды в Притавдинских борах. — Экология, 1970в,№ 3, с. 58-67.

Санников С.Н. Некоторые экологогеографические особенности естественного возобновления сосны в Зауралые. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1970г, с. 84—86. (Тр. Урал. ЛОС ВНИИЛМ; Вып. 5).

Санников С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популящий сосны в Зауралье. — В кн.: Горение и пожары в лесу. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973, с. 236—277.

Санников С.Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса. — Экология, 1974, № 1, с. 5–12.

Санников С.Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье. — В кн.: Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976, с. 124—165. (Тр. Ин-та экологии расте-

ний и животных УНЦ АН СССР; Вып. 101).

Синников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов. — Экология, 1981, № 6, с. 24—33.

Санников С.Н. Циклические пожары как фактор импульсной стабильности и продуктивности сосновых лесов. — В кн.: Продуктивность и стабильность лесных экосистем: Тез. докл. к междунар. симпоз. 16–18 авг. 1982 г. Тбилиси. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1982. с. 65.

Санников С.Н. Циклически-эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной. — Экология, 1983, № 1, с. 10-20.

Санников С.Н., Бойченко А.М. Особенности естественного возобновления сосны на севере и юге лесной зоны равнинного Зауралья. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 19–23.

Санников С.Н., Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М., Санникова Н.С. Возрастные изменения интенсивности фотосинтеза у сосны обыкновенной. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. с. 15—19.

Санников С.Н., Захаров А.И. Моделирование влажности лесного напочвенного покрова. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 39—45.

Санников С.Н., Захаров А.И., Санникова Н.С. О связи численности генераций подроста сосны с семеношением, давностью пожара и атмосферным увлажнением. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 29—34.

Санников С.Н., Захаров А.И., Хомяков И.Г. Электрометрический метод определения влажности лесной подстилки. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 54—57.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Популяционно-экологический и микроэкосистемный подходы к изучению естественного возобновления древесных растений. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: У НЦ АН СССР, 1979, с. 3—14.

Санников С.Н., Санникова Н.С., Гришина И.В. Популяционная структура сосны в Зауралье. — Лесоведение, 1976, № 1, с. 76—81.

Санников С.Н., Смольникова Л.Г. К методике оценки огневого повреждения сосны обыкновенной. — В кн.: Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. М., 1983, вып. 1, с. 234–253.

Санников С.Н., Филатов М.А., Хомяков И.Г. Температура в зоне низового пожара в связи со степенью выгорания субстрата. — Лесоведение, 1978, № 6, с. 69-72.

Санникова Н.С. Влияние влажности субстрата на прорастание семян сосны различных географических групп популяций. — Экология, 1975, № 4, с. 93—95.

Санникова Н.С. Низовой пожар как фактор появления, выживания и роста всходов сосны. — В кн.: Обнаружение и анализ лесных пожаров. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1977, с. 110–128.

Санникова Н.С. Лесовозобновительная роль пожаров в сосняках Среднего и Южного Зауралья. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 15—19.

Санникова Н.С. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны. — В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 21—26.

Санникова Н.С. Экоклиматическая роль пожаров в сосновых лесах. — В кн.: Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 49–54.

Санникова Н.С. Экологические особенности естественного возобновления сосны под пологом сосновых лесов Среднего и Южного Зауралья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1984. 16 с.

Сапожников А.П. О некоторых аспектах геохимии пирогенных геосистем. — В кн.: Топологические аспекты изуче-

ния поведения вещества в геосистемах. Иркутск, 1973, с. 105-108.

Сапожников А.П. Роль огня в формировании лесных почв. — Экология, 1976. № 1. с. 42—46.

Сапожников АЛ. Биогеоценотические и лесоводственные аспекты пирогенеза лесных почв. — В кн.: Горение и пожары в лесу. Красноярск: Интлеса и древесины СО АН СССР, 1979, с. 96—104.

Сахаров М.И. Фитоклимат лесных фитоценозов. — Тр. Брянск. лесн. ин-та, 1940, т. 4, с. 155—577.

Сахаров М.И. Изменения лесного биогеоценоза в связи с возрастом древостоя. — Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 8, с. 1491—1494.

Сахаров М.И. Об условиях естественного возобновления сосны под пологом леса. — В кн.: О лесах Полесья. Минск: Изд-во АН БССР, 1951, с. 85–101.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. — М.: Высш. шк., 1961. 378 с.

Симон Ф.Ф. Результаты изучения некоторых условий возобновления сосны с соображениями о рубках в сосняках. — Изв. Урап. лесотехн. ин-та, 1934, вып. 2, с. 1—68.

Сиротенко О.Д. Агроклиматические расчеты на основании статистических зависимостей. — Метеорология и гидрология, 1965, № 7, с. 20–26.

Смирнов А.В. Изменение компонентов лесной растительности юга Средней Сибири под воздействием антропогенных факторов: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Краноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1970. 37 с.

Смолоногов Е.П., Никулин В.И. Природные и экономические условия эксплуатации лесов в южной части Уральского Приобъя. Свердловск, 1963. 122 с.

Смоляницкий ЛЯ. Некоторые аспекты средопреобразующей способности сфагновых мхов и рост хвойных растений: Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. Л.: Ботан. ин-т им. В Л. Комарова АН СССР, 1967. 20 с.

Смоляницкий Л.Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов. — Ботан. журн., 1977, т. 62.№ 2. с. 1262-1272.

Совершаев П.Ф. Борьба с выжиманием морозом всходов и сеянцев. – Лесн. хоз-во, 1965, № 3, с. 39–41.

Созыкин $\Pi.\Phi$. Гидрологическое значение лесной подстилки и физические

свойства лесных почв. — В кн.: Водный режим в лесах. Пушкино, 1939. (Тр. ВНИИЛХ; Вып. 8).

Соколов С.Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебноопытного леспромхоза. — В кн.: Природа и хозяйство учебных леспромхозов лесотехнической академии. М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931, вып. 11, с. 115—251.

Соловьев Ф.А. Материалы и типология островных сосновых лесов Притоболья и южной части Челябинской области. — В кн.: Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск: УФАН СССР, 1960, с. 77—96. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 19).

Стадницкий Г.В. Вредители семян ели. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 46 с. Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат. 1934. 614 с.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. с. 5—49.

Сукачев В.Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974, с. 5—13.

Сушкина Н.Н. К микробиологии песных почв в связи с действием на них огня. — В кн.: Исследования по лесоводству. М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931, с. 131—169.

Сушкина Н.Н. Нитрификация в песных почвах в зависимости от состава насаждений, рубки и огневой очистки лесосек. — Изв. АН СССР, 1933, № 1.

Таран И.В. Сосновые леса Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. 292 с.

Татаринов В.В. Экспериментальный анализ факторов, регулировка численности и рост подроста сосны в сложных сосняках Беловежской пущи. — Лесоведение, 1972, № 4, с. 3–12.

Творогова А.С. О микрофлоре верхних горизонтов почвы луговиновых и кипрейно-паловых вырубок. — В кн.: Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959, с. 166–177.

Технеряднов А.В. Некоторые особенности процесса естественного возобновления сосны в степных борах на песчаных почвах: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Алма-Ата: Каз. с.-х. ин-т, 1957. 15 с.

Технеряднов А.В. Естественное возобновление сосны в Наурзумском бору Кустанайской области. — Тр. Каз. НИИ лесн. хоз-ва, 1959, т. 2, с. 207—236.

Тимофеев В.П. Очистка мест рубок леса. М.; Л.: Гослестехиздат, 1951. 39 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 304 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 280 с.

Титов Ю.В. Аллелопатический фактор во взаимоотношениях некоторых лесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛТА, 1965. 16 с.

Тихонова З.Е. О влиянии материнского древостоя сосны на подрост. — Учен. зап. Горьков. пед. ин-та, 1958, вып. 20, с. 124—128.

Ткаченко М.Е. Леса Севера. Спб., 1911. 91 с.

Ткаченко М.Е. Очистка лесосек. Л.: Сельколхозгиз, 1931, 111 с.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. Л.: Гослестехиздат, 1939. 530 с.

Ткаченко Э.П. Семенное возобновление в сосновых насаждениях Аракарагайского лесхоза Кустанайской области. — В кн.: Лесоводство и лесомелиорация. Ташкент, 1972, вып. 25, с. 85—91.

Тольский А.П. Плодоношение сосновых насаждений. М.: Новая деревня, 1922, 48 с.

Тольский А.П. Лесное семеноводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 168 с.

Трофимова З.И. Определение урожайности сосны биологическим методом. – Лесн. хоз-во, 1953, № 1, с. 67–69.

Трофимова З.И. Материалы к характеристике плодоношения сосны в сухих борах лесостепного Зауралья. — В кн.: Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск: Ин-т биологии УФАН СССР, 1960, вып. 19, с. 125—136.

Тумель В.Ф. О некоторых изменениях мерзлотного режима грунтов в связи с выгоранием растительных покровов. — В кн.: Труды комиссии по вечной мерзлоте. М.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 7, с. 56—60.

Турков В.Г. Микроклиматические условия на кипрейных гарях Камчатки. – Изв. СО АН СССР, 1964, вып. 1, с. 27–32.

Тыртиков А.П. Вопросы улучшения условий роста деревьев на севере Западной Сибири. — В кн.: Проблемы Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1963, вып. 7, с. 123-127.

Тыртиков А.П. Динамика растительного покрова и развитие мерэлотных форм рельефа. М.: Наука, 1979. 115 с.

Тюрин А.В. Основы хозяйства в сосновых лесах. Опыт построения хозяйства по районам на основании исследований в Брянских лесах. М.: Новая деревня, 1925. 144 с.

Уланова Е.С., Сиротенко О.Л. Методы статистического анализа в агрометеорологии. Л.: Гидрометиздат, 1968. 197 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле. – В кн.: Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965, т. 2, с. 251–255.

Уткин А.И. Леса Центральной Якутии. М.: Наука, 1965. 207 с.

Фалалеев Э.Н. О естественном возобновлении в основных типах сосновых лесов Енисейского кряжа. — В кн.: Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1957, вып. 3, с. 55–62.

Федорчук В.Н., Мельницкая Г.Б., Захаров Е.В. Особенности возрастной динамики сосновых лесов на песчаных почвах. — Лесоведение, 1984, № 1, с. 23—31.

Фильрозе Е.М. Закономерности естественного лесовозобновления в лесах Ильменско-Вишневогорского лесорастительного района. — В кн.: Вопросы развития хозяйства на Урале. Свердловск: УФАН СССР, 1961, с. 83—96. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 25).

Фирсова В.П. Динамика водно-растворимых веществ в лесных дерново-подзолистых почвах Припышминского борового массива. — Почвоведение, 1964, № 9, с. 59–69.

Фирсова В.П. Лесные почвы Свердпоской области и их изменения под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Свердловск: УФАН СССР, 1969, 151 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 63).

Формозов A.H. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.

Фрейберг И.А. Лесокультурное районирование лесостепного Зауралья. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1970, с. 119—124. (Тр. Урал. ЛОС ВНИИЛМ; Вып. 4).

Фуряев В.В., Киреев Д.М. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. Новосибирск: Наука, 1979. 160 с.

Хабаров А.В. Почвообразование на

песках юго-востока Русской равнины. М.: Наука, 1977. 151 с.

Харпер Д. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 11–54.

Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 205 с.

Хренова Г.С. Влияние огня на микрофлору лесных почв Припышминских боров Зауралья. — В кн.: Почвы и гидрологический режим лесов Урала. Свердлеск: УФАН СССР, 1963, с. 151—163. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 36).

Цветков В.Ф. Лесные пожары и формирование молодняков в лишайниковых борах Кольского полуострова. – Лесн. журн., 1972, № 5, с. 34–36.

Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука: 1969. 100 с.

Чертовской В.Г. Долгомошные вырубки, их образование и облесение. М.: Изд-во АН СССР, 1963.

Чижов Б.Е., Санникова Н.С. Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья. – Лесоведение, 1978, № 5, с. 68— 76.

Чугунов Б.В. Возобновление песа в юго-западной Якутии. — В кн.: Материалы о лесах Якутии. М.: Иэд-во АН СССР, 1961, с. 260—323. (Тр. Ин-та биологии Якут. фил. СО АН СССР; Вып. 7).

Чугунова Р.В. К вопросу о классификации гарей. — Науч. сообщ. Якут. фил. СО АН СССР, 1960, вып. 3, с. 67–70.

Чудников П.И. Естественное возобновление сосны на дюнных песках в сосновых борах. — В кн.: Труды по лесному опытному делу Талицкого лесного техникума. Свердловск, 1925. 193 с.

Чудников П.И. Талицкое учебноопытное лесничество. Исторический и естественно-исторический очерк. — В кн.:
Труды по лесному опытному делу Талицкого лесного техникума. Свердловск, 1930. 70 с.

Чудников П.И. Влияние пожаров на возобновление лесов Урала. М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931. 160 с.

Шанин С.С. Строение сосновых и лиственничных древостоев Сибири. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 106 с.

Швари С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск: УФАН СССР,

1969, 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 65).

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.

Шебалов А.М. Естественное лесовозобновление в водоохранно-защитных сосновых лесах бассейна реки Чусовой. — В кн.: Труды по лесному хозяйству. Свердловск: УЛТИ, 1954, вып. 2, с.145— 152.

Шиманюк А.П. Восстановительные процессы в сосновых лесах Северного Урала. – В кн.: Восстановительные процессы на концентрированных лесосеках. М.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 66–126.

Шиманюк А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 355 с.

Шиманюк А.П. Сосновые песа Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 185 с.

Щербаков И.П. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 343 с.

Шукина Е.Н. Четвертичные отложения Среднего Урала. — Тр. Ин-та геологии АН СССР, 1948, вып. 94.

Юркевич И.Д. Естественное возобновление в борах-зеленомошниках. – Лесн. хоз-во, 1939, № 2, с. 86–87.

Ярошевич Э.П. Изменения живого напочвенного покрова в сосновых лесах Белоруссии. — В кн.: Флористические и геоботанические исследования в Белоруссич. Минск: Наука и техника, 1970, с. 89–101.

Яхонтов И.Я. Развитие и рост соснового подроста под пологом старых насаждений. — Тр. по лесн. опытн. делу в России, Спб. 1909, вып. 20.

Яшнов Л.И. О сохранении естественного подроста при вырубке лесосек. – Лесн. журн., 1887.

Autonen V.T. On the space arrangement of trees and root competition. – J.Forest., 1926, vol. 24, N 6, p. 627-645.

Aaltonen V.T. Boden und Wald mit besonderer Berücksichtigigung des nordeuropäischen Waldbaues. B.: Verl. P. Parey, 1948, 468 S.

Ahlgren C.E. Some basic ecological factors in prescribed burning in northeastern Minnesota. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1963, vol. 2, p. 133-149.

Ahlgren I.T., Ahlgren C.E. Ecological effects of forest fires. – Bot. Rev., 1960, vol. 26, N 4, p. 483–534.

Aichinger E. Vegetationsentwicklungstypen als Grundlage unserer land- und forstwirtschaftlichen Arbeit. – Angew. Pflanzensociol., 1951, H. 1, S. 37-44.

Baker F.S. Principles of silviculture. N.Y. etc.: McGraw-Hill, 1950.

Beaufait W.R. Influences of shade level and site treatment including fire on germination and early survival of Pinus banksiana. Lansing (Mich.): Forest. div. Mich. Dep. conserv., 1960a. 79 p.

Beaufait W.R. Some effects of high temperatures on the cones and seeds of jack pine. — Forest Sci., 1960b, vol. 6, p. 194—199.

Bjor K. Forstmeteorologiske jordbunnsklimatiske og spireokologiske underøkelser. – Medd. Norsk. skogforsøksvesen, 1971, bd. 28, h. 8, s. 429-526.

Bormann F.H. Ecological implications of changes in the phitosynthetic response of Pinus taeda seedlings during ontogeny. — Ecology, 1956, vol. 37, N 1, p. 70-75.

Braathe P. Prescribed burning in Norway – effects on soil and regeneration. – In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1974, vol. 13, p. 211–222.

Bruc D. Fire, site and longleaf height growth. – J. Forest., 1951, vol. 49, p. 25–28

Bublitz W. Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu. – Naturwissenschaften, 1953, Bd. 40, H. 9, S. 275-276.

Cayford J.H. The role of fire in the ecology and silviculture of jack pine. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Frederiction, 1971, p. 221-244.

Clements F.E. The life history of longepole burn forests. 1910. 56 p. (US Forest Serv. Bull.; N 79).

Cope M., Chanlloner W. Fossil charcoal as evidence of past atmospheric composition. — Nature, 1980, N 283, p. 647-649.

Cwynar L.C. Recent history of fire and vegetation from laminated sediment of Greenleaf Lake, Algonquin Park, Ontario. — Canad. J. Bot., 1978, vol. 56, N 1, p.10-21.

Daniels R.F. Simple competition indices and correlation with annual loblolly pine tree growth. – Forest Sci., 1976, vol. 22, N 4, p. 454-456.

Daniels R.F., Burkhart H.E. Simulation of individual tree growth and stand developments in managed loblolly pine plantations. 1975. 69 p. (VPI and SU div. for. and wild. resour.).

Davis K.P. Forest fire: Control and use. N.Y. etc.: McGraw-Hill, 1959. 584 p.

Ek A.R., Monserud R.A. Forest: A computed model for simulating the growth and reproduction of mixed species forest stands. Madison: Univ. Wis., 1974. 90 p.

Fricke K. Licht- und Schatten-Holzarten ein wissenschaftlich nicht begründetes Dogma. – Zbl. gesamte Forstwesen, 1904. Bd. 30.

Gashwiller J.S. Conifer seed survival in a western Oregon clearcut. – Ecology, 1970, vol. 51, N 5, p. 849-854.

Hagner S. Conifer crop fluctuations in Scots-pine and Norway spruce. – Stud. forest. suec. Skogs. Roy. college forestry, 1965, vol. 33, p. 1-21.

Haig I.T. Fire in modern forest management. – J. Forest., 1938, vol.36, p. 1045–1054.

Harper J.L. Population ecology of plants. L. etc.: Acad. press, 1977. 892 p.

Harris T. Forest fires in the Mesosoic. –
J. Ecol., 1958, vol. 46, p. 447-453.

Hegyi F.A. Simulation model for managing jack-pine stands. — In: Growth models for tree and stand simulation. Stockholm, 1974, p. 74-80.

Heikilla R. Eläimet kylvetyn männyn ja kuusen siemenen tuhoojina pohjoissuomessa. – Metsäntutkimus laitok julk, 1977, n. 89, N 5, s. 35.

Hendrickson W.H. Perspective of fire and ecosystems in the United States. — In: Fire and environmente: Symp. proc. Denber (Col.), 1972, p. 31-39.

Hesselman H. Om vara skogsföryngringsätgarders inverkan pa salpeterbildningen i marken och dess betydelse för barrskogens föryngring. Summary: On the effect of our regeneration measures on the formation of saltpetre in the ground and its importance in the regeneration of coniferous forests. — Medd. stat. skogs. anst., 1917, N 13/14, s. 923—1076.

Hodkins E., Nichols N. Extent of main lateral roots in natural longleaf pine as related to position and age of the trees. — Forest Sci., 1977, vol. 23, N 2, p. 161–166.

Hooven E.F. Deer mouse and reforestation in the Tillmock Burn. – Ore. Forest Land Res. Cent., 1958, vol. 37, p. 43-49.

Huss E., Sinko M. Effekt av hyggesbränning. – Sver. skogsv. förb. tidskr., 1969, bd 67, s. 385-424.

Hutchinson G.E. Concluding remarques. - Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1958, vol. 22, p. 415-427.

John T.V., Rundel P.W. The role of fire as a mineralizing agent in a Sierran coni-

ferous forest. - Oecologia, 1976, vol. 25, p. 35-45.

Karizumi N. The mechanism and function of tree root in the process of forest production. – Bull. Gov. Forest Exp. Stat., 1974, N 267, p. 1–88.

Kennel R. Soziale Stellung, Nachbarschaft und Zuwachs. – Forstw. Zbl., 1966, Bd. 85, S. 193–204.

Kilgore B.M. The ecological role of fire in Sierran conifer forest: Its application to national park management. — Quatern. Res., 1973, vol. 3, N 3, p. 496-513.

Komarek E.V. Meteorological basis for fire ecology. — In: Proc. and ann., tall timber fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1966, vol. 5, p. 85-125.

Komarek E.V. Lightning and lightning fires as ecological forces. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1968, vol. 8, p. 169–199.

Komarek E.V. Fire and animal behaviour. – In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1969, vol. 9, p. 161-209.

Komarek E.V. Lightning and fire ecology in Africa. – In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1972. vol. 11, p. 473-511.

Komarek E.V. Ancient fires. – In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Lubbock (Tex.), 1973, vol. 12, p. 219–241.

Köstler J., Bruckner E., Biebelrieter H. Die Wurzeln der Waldbäume. – In: Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Hamburg; Berlin: Velr. P. Parey, 1968. 442 S.

Koslowski T.T. Light and water in relation to growth and competition of Piedmont forest fire species. — Ecol. Monogr., 1949, vol. 19, N 3, p. 207-231.

Kozlowski T.T., Ahlgren C.E. Fire and ecosystems. San Francisco etc.: Acad. press, 1974. 542 p.

Laar A. Konkurrenzdruck und Zuwachs von Pinus radiata. – Forstw. Zbl., 1973, Bd. 92, H. 5, S. 261-268.

Larsson T.-B. Skogliga markbearbetningmetoders inflytande på bestand och skadegörelse av smågnagare. – Rapp. och uppsatser. Inst. skogszoolog, 1975, bd 24, s. 44.

Le Houerou H.N. Fire and vegetation in the Mediterrane an Basin. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahessee (Fla), 1974, vol. 13, p. 237-277.

Lehto J. Tutkimuksia männyn lyontaisesta uulistumisesta Etela-Suomen kangasmailla. – Acta forest. fenn., 1956, vol. 66, p. 96-107.

Loucks O.L. Evolution of diversity, efficiency and community stability. – Amer. Zool., 1970, N 10, p. 17–25.

Lundegårdt H. Klimat und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena: VEB G. Fischer Verl., 1957. 584 S.

Lutz H.J. Ecological effects of forest fires in the interiour of Alaska. Wash.: US Dep. Agr., 1956. 121 p.

Lyr H., Polster H., Fiedler H.I. Gehölzphysiologie. Jena: VEB G. Fischer Verl., 1967. 444 S.

Martin R.E. A basic approach to fire injury of tree stems. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee(Fla), 1963, vol. 2.

Mägdefrau K., Wutz A. Die Wasserkapazität der Moos und Flechtendecke des Waldes. – Forstw. Zbl., 1951, Bd. 70, H. 2, S. 103-117.

McDonald P.M. Inhibiting effect of ponderosa pine seed trees on seedling growth. — J. Forest., 1976, vol. 74, N 4, p. 220–224.

Meager C. Reproduction of ponderosa pine. – J. Forest., 1950, vol. 48, N 3, p. 188-191.

Monserud R.A., Ek A.R. Prediction of understory tree height growth in northern hardwood stands. — Forest Sci., 1977, vol. 23, p. 391-400.

Mount A.B. Eucalypt ecology as related to fire. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1969, vol. 9, p. 75-109.

Müller K.M. Aufbau, Wuchs und Verjüngung der südosteuropaischen Urwälder. Hannover: Verl. M. und H. Schaper, 1929. 322 S.

Mutch R.W. Wild fires and ecosystems – a hypothesis. – Ecology, 1970, vol. 51, N 6, p. 1047–1051.

Olberg A. Beiträge zur Problem der Kiefernnaturverjungung. Frankfurt a.M.: J.D. Sauerländers Verl., 1957. 127 S.

Pearson G.A. Herbaceous vegetation — a factor in natural regeneration of ponderosa pine in the South-West. — Ecol. Monogr., 1942, vol. 2, p. 315-338.

Pielou E.C. Mathematical ecology. N.Y. etc.: Acad. press, 1977. 378 p.

Prodan M. Einzelbaum, Stichprobe und Versuchsfläche. 1968. S. 139. (Allg. Forstund Jagdztg).

Romell L., Malmström C. The ecology of lichen: Pine forest experiments (1922–1942) by the late Dr. Hesselman H. – Medd.

från. stat. försöksantalt, 1946, bd 34, s. 543-616.

Roppe J.A., Hein D. Effects of fire on wildlife in lodgepole pine forest. — Southwest Nature, 1978, vol. 23, N 2, p. 279—287.

Rowe J.S., Scotter G.W. Fire in the boreal forest. — Quatern. Res., 1973, N 3, p. 444-464.

Sarvas R. Beobachtungen über die Entwicklung der Vegetation auf den Waldbrandflächen. – Silva fenn., 1937, N 44, p. 208-222.

Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of Pinus silvestris. — Comm. Inst. Forest. Fenn., 1962, N 53, p. 1-198.

Scotter G.W. Effects of forest fires on soil properties in northern Saskatchewan. – Forest Chron., 1963, vol. 39, N 4, p. 412–421.

Scotter G.W. Fire as an ecological factor in boreal forest ecosystems of Canada. – In: Fire in the environment: Symp. proc. Denver (Col.), 1972, p. 12-23.

Shirley H. Light as an ecological factor and its measurement. — Bot. Rev., 1945, vol. 11.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finnland and its ecology. — Acta forest. fenn., 1955, vol. 62, p. 1-308.

Siren G. Some remarks on fire ecology in finnish forestry. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1974, vol. 13, p. 191-209.

Slavik B., Slavikova J., Enik J. Ecologie kotlikove obnovy smiseneho lesa. – Rozpr. ČSAV, 1957, s. 155.

Spurr S.H. A measure of point density.— Forest Sci., 1962, vol. 8, N 1, p. 85-96. Spurr S.H. Forest ecology. N.Y.: Ronald press. 1964. 352 p.

Stern K. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. – Silvae Genet., 1966, Bd. 15, H. 1, S. 6-11.

Stern K., Roche L. Genetics of forest ecosystems. Berlin etc.: Springer, 1974. 330 p.

Swain A.M. A history of fire and vegetation in Northeastern Minnesota as recorded in lake sediments. — Quatern. Res., 1973, vol. 3, N 3, p. 383-397.

Tamm C.O. Gödsling direkt prouktionshöjande syfte. – Sven. skogsvardsfören tidskr., 1962, bd 60, N 3.

Trabaud L. Experimental study of the effect of prescribed burning on a Quercus coccifera L. garrigue. — In: Proc. and ann.

tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1974, vol. 13, p. 97-129.

Trabaud L., Lepart J. Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. – Vegetatio, 1980, vol. 43, p. 49-57.

Turcek F. Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Br.: Verl. Slow. Akad. Wiss., 1961. 330 S.

Turcek F. Ökologische Beziehungen der Säugetiere und Gehölze. Br.: Verl. Slow. Akad. Wiss., 1967. 211 S.

Uggla E. Ecological effects of fire on North Swedish forests. – In: Fifth World forest. congr. Seatle, 1960, p. 120-139.

Uggla E. Fire ecology in Swedish forests. — In: Proc. and ann. tall timbers fire ecol. conf. Tallahassee (Fla), 1974, vol. 13, p. 171–190.

Vaartaja O. On the recovery of released pine advance growth and its silvicultural importance. — Acta forest. fenn., 1952, vol. 59, p. 116-133.

Vaartaja O. Factors causing mortality of tree seeds and succulent seedlings. — Acta forest. fenn., 1954, vol. 62, p. 1-32.

Vanselow K. Theorie und Praxis der natürlichen Verjüngung im Wirtschaftswald. Radebeul; Berlin: Neumann Verl., 1949. 367 S.

Viereck L.A. Wildlife in the taiga of Alaska. — Quatern. Res., 1973, vol. 3, N 3, p. 465-495.

Viro P.J. Prescribed burning in forestry. Helsinki, 1969. 49 p. (Comm. Inst. Forest. Fenn.; N 67).

Viro P.J. Effects of forest fire on solid. -

In: Fire and ecosystems. L.: Acad. press, 1974, p. 7-45.

Vogl R.J. Fire adaptation of some Southern California plants. — In: Proc. and ann tall timbers fire ecol. conf. Hoberg (Cal.), 1967, vol. 7, p. 79-111.

Wright R. The impact of forest fires on the nutrient influexes to small lakes in Northeastern Minnesota. – Ecology, 1976, vol. 57, p. 649-663.

Wright H.E., Heinselman M.L. The ecological role of fire in natural conifer forests of Western and Northern North America. — Quatern. Res., 1973, vol. 3, p. 319-328.

Yli-Vakkuri P. Experimental studies on the emergence and initial development of tree seedlings in spruce and pine stands. — Acta forest. fenn., 1961a, vol. 75, p. 1-110.

Yli-Vakkuri P. Emergence and initial development of tree seedlings on burntover forest land. — Acta forest. fenn., 1961b, vol. 74, p. 25-51.

Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. — Oikos, 1977, vol. 29, N 1, p. 22-32.

Zackrisson O. Forest fire history: Ecological significance and dating problems in the North Swedish boreal forest. – In: Proc. fire hist. workshop. Tucson (Ariz.), 1980.

Zlatnik A. Typologie lesnicka. – In: Nauĉný slovnik lesnický. Pr.: Ĉeskoslov. Acad. zemed. ved., 1960, sv. 3, s. 2227 – 2231.

ОГЛАВЛЕНИЕ

введение	3
Глава I ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА	5
Изучение семеношения древостоев в зависимости от их структуры	6 6 7
Глава II ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ	16
Зонально-географическое положение Климат Геоморфология и рельеф Почвообразующие породы Почвы Лесная растительность и типы леса	16 17 19 19 20 23
Глава III ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	26
Методические принципы	26 27 28 29
Оценка семеношения древостоев	30 30
Изучение экоклимата Характеристика гидротермического режима почвы Учет подроста	30 33 33
Экспериментальное изучение динамики численности, жизнеспособности и роста всходов Математико-статистическая обработка результатов	34 35 36
Глава IV	30
СЕМЕНОШЕНИЕ ДРЕВОСТОЕВ	37
Урожай и качество семян Динамика и цикличность семеношения Зависимость урожаев семян от типа леса Связь семеношения с полнотой древостоя Связь численности генераций подроста с семеношением	37 38 40 41 42
Потребность семян сосны во влаге для прорастания Выводы	43 44

Γ	Л	a	В	a	V
---	---	---	---	---	---

ДИНАМИКА ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ В РАЗЛИЧ-	
НЫХ ТИПАХ ЛЕСА И ПОДЗОНАХ	
Процесс поселения и возрастная структура подроста	
Выживание подроста	
Динамика численности подроста	
Динамика жизнеспособности подроста	
Ход роста подроста	
Выводы	
Глава VI	
НИЗОВЫЕ ПОЖАРЫ КАК ФАКТОР ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ	
СОСНЫ ,	
Влияние пожаров на компоненты биогеоценоза	
Древостой	
Травяно-кустарничковый и моховой ярусы	
Cybctpat	
Почва	
Экоклимат	
Мелкие млекопитающие	
Влияние пожаров на появление, выживание и рост всходов сосны	
Выживание	
Рост	
Роль огня во взаимоотношениях сосны и ели	
Выводы	
ивьоды	
Глава VII	
ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ И РОСТА ПОДРОСТА ОТ СТРУКТУРЫ	
ДРЕВОСТОЯ И ФАКТОРОВ МИКРОСРЕДЫ	
Численность и жизнеспособность подроста , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,	
Рост подроста,	
Выводы	
Гпава VIII	
возрастные тенденции возобновления	
Стадии развития древостоев	
Возрастная динамика главнейших факторов среды возобновления	
Возрастная динамика возобновления сосны	
Выводы	
Глава IX	
ГИПОТЕЗА ИМПУЛЬСНОЙ ПИРОГЕННОЙ ВОЗОБНОВЛЯЕМОСТИ И	
СТАБИЛЬНОСТИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ	
Песные пожары как фактор преобразования структуры и эволюции биогео-	
ценозов	
Гипотеза импульсной пирогенной возобновляемости и стабильности сосно-	
и ипотеза импульсной пирогенной возооновляемости и стаоильности сосно-	
Понятие стабильности биосистем	
Постулаты и вывод гипотезы импульсной пирогенной стабильности	
Главнейшие следствия	
Выводы	
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	
ПИТЕРАТУРА	

Станислав Николаевич Санников Нелли Серафимовна Санникова

ЭКОЛОГИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА

Утверждено к печати Институтом экологии растений и животных Уральского научного центра Академии наук СССР

Редактор издательства Е.К. Исаев Художник Е.Н. Волков Художественный редактор И.Ю. Нестерова Технические редакторы Н.А. Торгашова, Н.М. Бурова Корректор И.Г. Мартьянова

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 28874

Подписано к печати 15.03.85. Т—03378 Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная № 1 Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная Усл.печл. 9,5. Усл.кр.-отт. 9,7 Уч.-изд.л. 11,4. Тираж 700 экз. Тип. зак. 157. Цена 1 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука" 117864 ГСП-7, Москва В-485 Профсоюзная ул., д. 90 Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука" 199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

готовит к печати книги:

Леса Южного Подмосковья. 20л.

В книге впервые для Южного Подмосковья дана детальная характеристика типов леса и их классификация. Подробно рассмотрены лесные почвы и лесоводственные свойства лесообразующих пород. Охарактеризован животный мир по каждому типу леса.

Для лесоводов, геоботаников, почвоведов.

Хохряков А.П. Флора Магаданской области. 30 л.

Первый определитель высших сосудистых растений для всей Магаданской области. В него включены все виды дикорастущих, заносных и сорных растений. Приводятся сведения об экологии распространения видов на территории Магаданской области по выделенным автором флористическим районам.

Для ботаников, лесоводов, краеведов.

М и р к и н Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. 10л.

Рассматриваются основные принципы современной фитоценологии. Показано возрастание интереса и демография растений (ценопопуляционный подход, учение о типах эколого-ценотических стратегий у растений), особенности современного понимания фитоценоза, новое в представлениях о вертикальной и горизонтальной структуре растительных сообществ. Рассмотрено состояние исследований динамики растительности, где основным объектом становятся не первичные, а как правило, вторичные, антропогенные смены растительности.

Для экологов, фитоценологов, луговедов, лесоведов, агрономов.

ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО ОДНОМУ ИЗ ПЕРЕЧИСЛЕННЫХ АЛРЕСОВ МАГАЗИНОВ "КНИГА-ПОЧТОЙ" "АКАЛЕМКНИГА"

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13 374001 Душанбе, проспект Ленина, 95 252030 Киев, ул. Ленина, 42 443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2 197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7 117192 Москва, Мичуринский проспект, 12

630090 Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10
720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42
310003 Харьков, ул. Чернышевского, 37