

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный  
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и  
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630\*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия /** Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошниковой - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и шадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I 3 - 98 от 20.02. 1998 г. программ ГЭФ (соглашение № II - В/12 - 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Мишаева Т.Ю.

Редколлегия

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Мишаева Т.Ю.

**Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation /** Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov - St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 c.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programs "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I 3 - 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II - В/12 - 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of АБ "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

**Население почвенных беспозвоночных.** Население почвенных беспозвоночных изучали в местообитаниях, приуроченных к разным вариантам гарей: гарь 1924 года (сосняк зеленомошно-лишайниковый и сосняк зеленомошный) и гарь 1787 года (слово-сосновый лес зеленомошный и ельник зеленомошно-долгомошный).

По данным почвенных проб, доминирующими группами во всех обследованных биотопах являются пауки (*Araneida*), которые составляют 29-46% от общей численности, а также шелкуны (*Elateridae*) - 31-35%. Кроме этих групп в ельнике преобладают стафилины (*Staphylinidae*) (9%), в слово-сосновом зеленомошном лесу - сеноеды (*Copeognatha*) (18%) и личинки долгоносиков (*Curculionidae*) (5%), а в сосняке лишайниковом - сеноеды (6%) и жуки (*Carabidae*) (5%). Доля моллюсков (*Mollusca*), дождевых червей (*Lumbricidae*) и котянок (*Lithobiidae*) всюду низка. Эти животные, в основном, обитатели подстилки, которая слабо развита в исследуемых лесных биотопах. По данным учетов в ловушках, среди герпетобионтов во всех местообитаниях доминируют пауки (13-31%), жуки (24-58%) и стафилины (9-26%). В сосняке лишайниковом заметную долю составляют жуки-долгоносики (11%). Во всех местообитаниях преобладают фитофаги и хищники, а обилие сапрофагов невелико.

Достоверные различия в суммарной численности и динамической плотности почвенных беспозвоночных прослеживается на гарях разного типа прослеживаются при сравнении крайних вариантов местообитаний - сосняка зеленомошно-лишайникового и ельника зеленомошно-долгомошного (Потапова, 1989). Первый вариант отличается относительно низкими значениями этих показателей (88,9 экз/м<sup>2</sup>, 3,3 экз/10 ловушко-суток), второй - наиболее высокими (190,0 экз/м<sup>2</sup>, 5,1 экз/10 ловушко-суток). Высокие значения численности и динамической плотности беспозвоночных нижних частей склонов объясняется тем, что сообщества этих урочищ менее трансформированы пожарами. Здесь сохранились запасы растительных остатков (подстилка разной степени разложения), являющиеся пищевой базой и средой размножения для этих животных.

Исследования стационарной площади в районе оз. Каливо показали, что наибольшей частотой пожаров отличаются урочища, расположенные на повышенных элементах рельефа. Увеличение частоты пожаров приводит к следующим последствиям: 1) в сообществах резко ослабевает роль основного эдификатора северотасежных лесов (ели сибирской) и существенно усиливаются позиции сосны; 2) из состава ценозов практически полностью исчезают синузия трав, а господствующие позиции в напочвенном покрове переходят к синузиям лишайников, мхов и кустарничков; 3) обедняется население почвенных беспозвоночных; 4) формируются своеобразные орнитокомплексы, связанные с послепожарными парковыми сосняками (Кулешова и др., 1996).

## 9.5. Послепожарные сукцессии растительности

Сукцессии лесных ценозов, испытавших нарушения пожарами разной (от 20 до 250 летней) давности, удалось проследить на примере четырех пробных площадей, заложенных в пределах долинного ландшафта на расстоянии 100-900 м от реки Каменной (рис. 9.3).

По результатам исследований выделено два варианта пространственных рядов послепожарных сосняков, которые из-за сходства почвообразующих пород и положения в рельефе (вершины, верхние и средние части склонов) можно трактовать как временные последовательности. Существенными факторами, определяющими направление пирогенных сукцессий, являются повторяемость пожаров и размеры гарей.

По *первому варианту* развитие послепожарных смен происходит после многократных и частых пожаров, охватывавших большие площади (порядка 10<sup>2</sup> - 10<sup>3</sup> га). Частые пожары лишают восстанавливающиеся здесь сообщества собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов, а значительная площадь нарушений препятствует достаточному заносу семян с других территорий в связи с ограниченными возможностями их распространения.

На начальных этапах смены, в первые десятилетия после пожара (гарь 1968 года, пробная площадь N1) формируются сильно разреженные парковые сосняки вересковые зеленомошно-лишайниковые (ассоциация *Cladonio arbuscula-Pinetum boreale typicum*), а также лишенные древостоя вересковые лишайниковые пустоши с возобновлением сосны.

В древостое сохраняется небольшая доля здоровых, оправившихся после пожара, генеративных деревьев сосны с диаметром стволов от 12 до 48 см. Их плотность составляет 30-40 деревьев на 1 га. Наиболее старые деревья имеют возраст 350-390 лет. На старых деревьях хорошо заметны следы 6-7 пожаров, прошедших здесь начиная с начала XVII века. Незначительную долю составляют ослабленные, сильно ослабленные усыхающие старовозрастные деревья с диаметром стволов 32-48 см. Небольшую долю составляют сухостойные и ветровальные деревья сосны среднего и большого диаметра (16 - 40 см), погибшие в результате пожара 1968 года. Деревья сосны с диаметром стволов менее 8-16 см практически полностью сгорели.

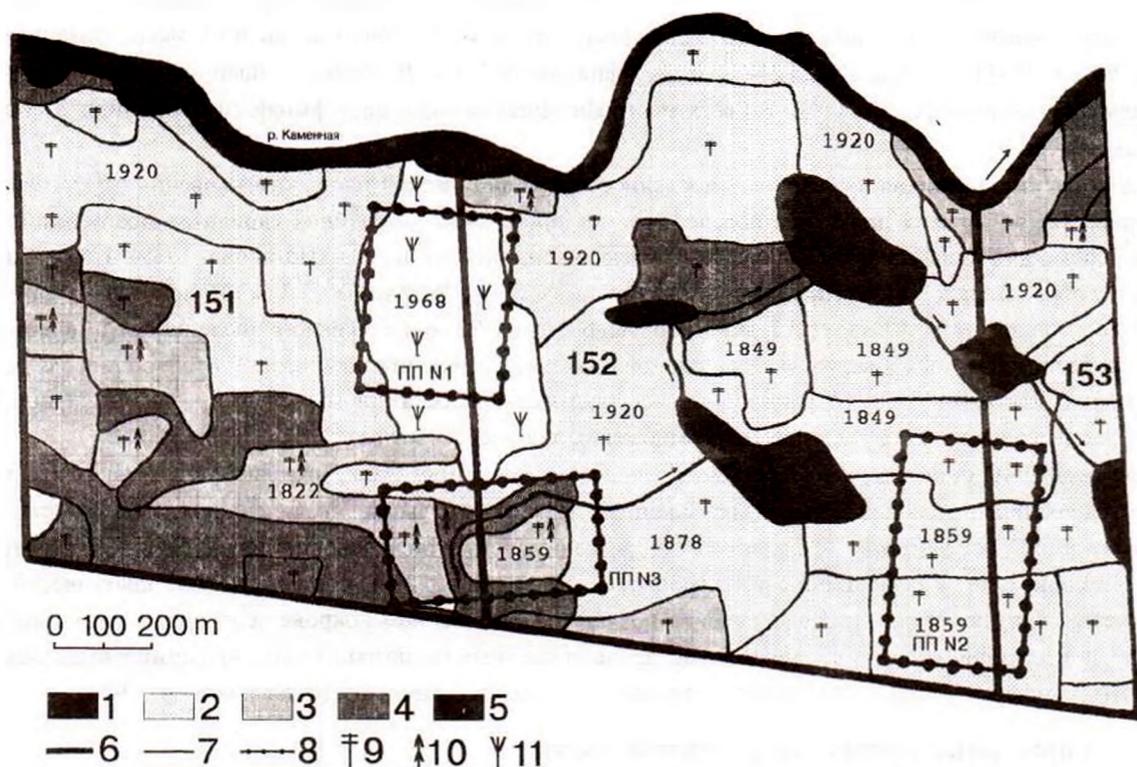


Рис. 9.3. Схема размещения пробных площадей на территории, относящейся к флювиогляциальному пологоувалистому ландшафту у реки Каменной. Условные обозначения: 1 - реки и озера, 2 - зеленомошно-лишайниковые ассоциации, 3 - зеленомошные ассоциации, 4 - сфагновые ассоциации, 5 - пойменные луга, 6 - границы кварталов, 7 - границы выделов, 8 - границы пробных площадей, 9 - древостои с доминированием сосны, 10 - древостои с доминированием ели, 11 - участок гари 1968 года. Цифрами на карте показаны номера кварталов и годы последних пожаров.

Fig. 9.3. The locations scheme of the sample areas in fluvio-glacial gentle-hill landscape near river Kamennaya. Legend: 1 - lakes and rivers, 2 - *Cladonia spp.* + *Pleurozium schreberi* associations, 3 - *Pleurozium schreberi* + *Dicranum spp.* associations, 4 - *Sphagnum spp.* associations, 5 - flood meadow, 6 - boundaries of quartels, 7 - boundaries of forest contours, 8 - boundaries of the sample area, 9 - stands of *Pinus sylvestris* trees, 10 - stands of *Picea obovata* trees, 11 - area of fire 1968 year. Number of quartels and years of last fire is marked in the map by figure.

После пожаров происходит активное возобновление сосны, численность подроста которой в настоящее время составляет более 50 тысяч экземпляров на 1 га. В условиях свежей гари возобновление ели, березы, осины происходит слабо (численность подроста составляет 100-200 штук/га, табл. 9.1). В синузии кустарничков господствующие позиции занимает вереск, к которому примешивается в небольших количествах брусника. Отдельными пятнами встречается черника, водяника и толокнянка (табл. 9.2). Синузия трав слабо выражена и представлена только единичными экземплярами *Solidago virgaurea* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Avenella flexuosa* (L.) Drej. Самой

разнообразной оказывается сингузия лишайников (9-12 видов). Наиболее характерными видами лишайников являются: *Cladonia phyllophora* Hoffm., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. pleurota* (Flk.) Schaer., *Cladina rangiferina* (L.) Harm. и др. (Табл. 9.2) В сингузии мхов занимающей подчиненное положение, заметное участие принимают *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., диакратум (*Dicranum scoparium* Hedw.).

На первом этапе послепожарной сукцессии бедный песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом определяет доминирование в сообществе наиболее олиготрофных видов: сосны - в древесной сингузии, вереска - в кустарничковой, кладоний - в ярусе мхов и лишайников. Достаточно длительное время продолжается распад поврежденного пожаром древостоя сосны что приводит к формированию мозаики ветровально-почвенных комплексов (ВПК), представленные стволами, вывальными ямами и буграми. Несмотря на то что на первом этапе сукцессии вывалов мало (всего 40-50 штук на 1 га), в сообществе они создают дополнительную мозаику, которая дифференцировано используется растениями для приживания. Так, встречаемость возобновления сосны в западинах составляет 60%, на незатронутых вывалами субстратах - 36%, на комлях - всего 29%. Незначительное возобновление березы и ели встречается только в западинах. Видимо, на первых этапах сукцессии, западины отличаются повышенной влажностью. В кустарничковой сингузии виды с относительно высокой требовательностью к водообеспеченности (черника, водяника) (Цыганов, 1983) предпочитают приживаться в вывальных ямах, а малотребовательные виды (толокнянка, вереск, брусника) активно осваивают более сухие элементы ВПК (табл. 9.3).

На втором этапе (гарь 1920 года, пробная площадь N1) формируется ступенчато-разновозрастный сосняк, который также относится к ассоциации *Cladonia arbuscula-Pinetum boreale typicum*. Максимальную численность (400-500 штук/га) имеют тонкомерные виргинильные и молодые генеративные деревья сосны с диаметром стволов 8-12 см, появившиеся после пожара 1920 года (табл. 9.1, рис. 9.4). Снижение жизненного состояния и постепенное отмирание старых генеративных деревьев среднего и большого диаметра приводит к сильному уменьшению их численности. В сообществе формируется среднесомкнутый ярус подроста (рис. 9.4), который преобразуя световой режим в нижних ярусах леса, определяет следующие изменения в почвенном покрове:

1) среди кустарничков возрастает участие брусники, водяники, черники, доля вереска заметно уменьшается. Черника и водяника на этом этапе сукцессии способны осваивать не только западины, но и стволы с вывальными буграми (табл. 9.3),

2) сингузия трав почти полностью выпадает из состава сообществ;

3) в ярусе D возрастает относительная доля мхов и уменьшается доля лишайников (табл. 9.2).

На третьем этапе сукцессии (134 год развития сообществ после пожара, пробная площадь N2) в древостое преобладают молодые и средневозрастные генеративные деревья сосны диаметром 16-24 см, имеющие возраст 130-140 лет (гарь 1858 года) (табл. 9.1). Верхний полог, формируемый генеративными деревьями, имеет разреженную структуру (рис. 9.5). Детальное картирование этих сообществ показало, что сгущения древостоя приурочены к ВПК (рис. 9.6). Это явление можно объяснить тем, что на песчаном субстрате выживание сосны выше там, где в почвенном покрове сохранились корневые ходы от прежнего поколения леса. При сведении сообществ (в т.ч. при пожарах) корневые ходы обычно заплывают песком и уплотняются. Этот субстрат мало пригоден для поселения деревьев. Сосны, пережившие пожар, сохранили под собой в почвенном покрове ризотектонику, которая интенсивно используется корнями молодых растений (Погребняк, 1968). В результате формируется контактно-групповое размещение популяций сосны в послепожарных сообществах (рис. 9.6). Видовой состав почвенного покрова существенных изменений не перетерпел. Происходит только его пространственное перераспределение по элементам мозаики леса. На участках со сгущениями древостоя доминирующее положение принадлежит зеленым мхам и кустарничкам (бруснике, чернике и водянике), в прогалинах леса с повышенной освещенностью господствуют лишайники - *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Hale et W.Culb., *Cladonia stellaris* (Opiz) Brodo., *Cladonia uncialis* (L.) Wigg. (табл. 9.2) Описанные здесь сосновые сообщества относятся к субассоциации *Cladonia-Pinetum vaccinietosum myrtilli*.

Таблица 9.1. Онтогенетическая структура популяций древесных растений в послепожарных сообществах на разных этапах сукцессионной смены. Костомукшский заповедник. 1992-1993 год

Ontogenic structure of tree populations (steam/ha) in postfire communities on the different stages of successions. Kostomukshsky Nature Reserve, 1992-1993 years.

Виды	Число особей на 1 га по онтогенетическим состояниям						Всего особей
	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	
<b>Первый вариант послепожарной сукцессии</b>							
<b>Сосняк по гарю 1968 года</b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	18875	40000	186	-	22	39	59122
<i>Picea obovata</i>	-	85	-	-	-	-	85
<i>Betula pubescens</i>	-	50	-	-	-	-	50
<i>Populus tremula</i>	-	150	-	-	-	-	150
<b>Сосняк по гарю 1920 года</b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	2440	4094	2352	11	16	8913
<i>Picea obovata</i>	-	128	29	5	-	-	162
<i>Betula pubescens</i>	-	130	133	6	2	4	275
<i>Populus tremula</i>	-	190	-	-	-	-	190
<b>Сосняк по гарю 1858 года</b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	92	156	1016	272	8	1544
<i>Picea obovata</i>	-	12	3	8	1	-	24
<i>Betula pubescens</i>	-	88	25	9	5	3	130
<i>Populus tremula</i>	-	8	-	-	-	-	8
<b>Второй вариант послепожарной сукцессии</b>							
<b>Ельник по гарю 1822 года</b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	5	32	37
<i>Picea obovata</i>	49	231	266	334	171	9	1060
<i>Betula pubescens</i>	-	543	77	90	133	122	965
<i>Populus tremula</i>	20	-	-	-	-	-	20
<i>Salix caprea</i>	37	-	-	-	-	22	59
<i>Sorbus glabrata</i>	80	1300	20	-	-	-	1400
<b>Ельник по гарю 1773 года</b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	12	22	34
<i>Picea obovata</i>	101	428	1024	296	252	72	2173
<i>Betula pubescens</i>	-	4	16	8	104	108	240
<i>Populus tremula</i>	-	24	-	20	36	84	164
<i>Salix caprea</i>	-	-	-	-	-	24	24
<i>Sorbus glabrata</i>	3	1044	5	-	-	-	1052

Таким образом, в настоящее время на части территории заповедника, подвергавшейся частым и крупным пожарам в прошлом, формируются монодоминантные сосновые леса субклимаксного типа. Об этом свидетельствует разновозрастная структура популяций сосны и пространственная разобщенность ее возрастных локусов.

Основным механизмом сукцессии является постоянное преобразование экотопа, выражающееся в увеличении мощности подстилки (горизонта  $A_0$ ) и накоплении разлагающейся древесины. Так, если на гарю 1968 года толщина подстилки составляла 0,3-0,8 см, на гарю 1920 года - 1,0-1,8 см, то в сосняках по гарю середины XIX века мощность подстилки достигает 4.5-5 см. Важным элементом преобразования экотопа является постоянное

образованис вывалов, что приводит к увеличению мозаичности живого напочвенного покрова и появлению условий для возобновления новых видов. О потенциальной возможности возобновления ели в сосняках этого типа свидетельствует единичный подрост этого вида, причем плотность подроста тесно связана с расстоянием от источника семян. Так, плотность подроста ели в сосняке лишайниково-зеленомошном, сформировавшимся после пожара 1858 г., на расстоянии 20 метров от прирубьевого ельника (источник семян) составляет 4,1 тыс. штук/га, 60 м - 2,5, 100 м - 1,5, 150 м - 0,7, 200 м - 0,3 тыс. штук/га.

Второй вариант сукцессии характерен для сообществ, которые в прошлом испытывали пожары не чаще 1 раза в 100-200 лет, а площадь нарушений, ими вызванная, относительно невелика (пробные площади N3 - 151-152 квартала, N4 - 145 квартал). При низкой частоте пожаров в сообществах успевает сформироваться генеративное поколение популяций ели и других позднесукцессивных видов, диаспоры которых заносятся в ценозы с близлежащих неповрежденных пожаром окружающих территорий.

Таблица 9.2. Встречаемость видов (в %) в послепожарных сообществах разного возраста. Костомукшский заповедник, 1992-1993 года.

Frequency of plant species (%) in postfire communities of different ages. Kostomukshsky Nature Reserve, 1992 - 1993 years.

Названия растений по ярусам и синузиям	Сообщество				
	Сосняк по гари 1968 года	Сосняк по гари 1920 года	Сосняк по гари 1858 года	Ельник по гари 1822 года	Ельпик по гари 1773 года
	Квартал				
	151-152	151	152-153	151	145
	Количество описаний				
	21	13	24	6	7
1	2	3	4	5	6

**ЯРУС А**

Общее проективное покрытие, %	10	20	30	45	50
<i>Синузия деревьев:</i>					
проективное покрытие, %	10	20	30	45	50
<i>Betula pendula Roth.</i>	-	-	13	33	29
<i>B. pubescens Ehrh.</i>	-	-	17	100	100
<i>Picea obovata Ledeb.</i>	-	-	13	100	100
<i>Pinus sylvestris L.</i>	43	92	96	83	43
<i>Populus tremula L.</i>	-	-	-	17	71
<i>Salix caprea L.</i>	-	-	-	17	29

**ЯРУС В**

Общее проективное покрытие, %	20	40	25	10	20
<i>Синузия деревьев:</i>					
проективное покрытие, %	20	40	25	10	20
<i>Betula pendula Roth.</i>	24	8	13	-	-
<i>B. pubescens Ehrh.</i>	24	31	29	50	14
<i>Picea obovata Ledeb.</i>	-	-	67	100	100
<i>Pinus sylvestris L.</i>	81	92	100	-	-
<i>Salix caprea L.</i>	-	-	-	17	-
<i>Синузия кустарников:</i>					
проективное покрытие, %	<1	-	-	<1	1
<i>Juniperus communis L.</i>	-	-	-	17	-
<i>Sorbus gorodkovii Pojark.</i>	-	-	-	50	14

**ЯРУС С**

Общее проективное покрытие, %	55	60	40	70	30
<i>Синузия деревьев:</i>					

Таблица 9.2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6
проективное покрытие, %	10	5	5	5	1
<i>Betula pendula</i> Roth.	-	-	4	17	-
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	33	-	13	33	14
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	62	62	29	83	40
<i>Pinus sylvestris</i> L.	86	38	92	-	-
<i>Populus tremula</i> L.	29	-	8	17	57
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	-	14
Синузия кустарников:					
проективное покрытие, %	<1	<1	-	5	<1
<i>Juniperus communis</i> L.	-	-	-	-	14
<i>Salix phylicifolia</i> L.	10	-	13	-	-
<i>Sorbus gorodkovii</i> Pojark.	-	-	-	100	100
Синузия кустарничков:					
проективное покрытие, %	35	55	35	40	10
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	48	-	-	-	-
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	81	85	83	-	-
<i>Empetrum nigrum</i> L.	52	92	100	33	-
<i>Ledum palustre</i> L.	-	-	17	17	-
<i>Linnaea borealis</i> L.	-	-	-	100	100
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	57	69	88	100	100
<i>V. uliginosum</i> L.	29	-	21	-	-
<i>V. vitis-idaea</i> L.	100	100	96	100	100
Синузия трав:					
проективное покрытие, %	5	-	<1	20	20
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	10	-	-	-	-
<i>Carex globularis</i> L.	-	-	-	17	71
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	19	-	-	-	14
<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub	14	-	-	-	-
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	29
<i>Googyera repens</i> (L.) R.Br.	-	-	-	67	57
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej	10	-	-	83	100
<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.	-	-	-	-	43
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	-	-	86
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-	-	-	67	86
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	-	-	100	100
<i>Melampyrum pratense</i> L.	-	10	-	17	100
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	-	-	-	-	100
<i>Oxalis acetosella</i> L.	-	-	-	-	71
<i>Solidago virgaurea</i> L.	19	-	-	33	71
<i>Trientalis europaea</i> L.	-	-	-	-	100
<b>ЯРУС D</b>					
Общее проективное покрытие, %	60	100	90	80	95
Синузия мхов:					
проективное покрытие, %	25	60	40	70	90
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	-	-	-	-	43
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmid. ex Schreb.) Loeske	-	-	-	-	57
<i>Brachythecium reflexum</i> (Starce in Web. et Mohr) Shimp.	-	-	-	-	14
<i>Buxbaumia aphilla</i> Hedw.	-	-	8	-	-
<i>Calypogeia neesiana</i> (C. Mass. et Carest.) K. Muell.	-	-	-	-	29
<i>Dicranum congestum</i> Brid.	-	-	-	-	29
<i>D. fuscescens</i> Turn.	-	-	-	-	14
<i>D. polysetum</i> Michx.	67	8	92	-	14
<i>D. scoparium</i> Hedw.	-	100	50	83	100
<i>Funaria hydrometrica</i> Hedw.	29	-	17	-	14
<i>Hylacomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.	-	-	4	100	100

Таблица 9.2. (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) Evans	-	-	-	-	14
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp. in B.C.G.	-	-	-	-	14
<i>P. laetum</i> Schimp. in B.S.G.	-	-	-	-	14
<i>Pleurozium schreberi</i> (Sm.) Mitt.	81	100	96	83	100
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	19	-	8	-	29
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	-	-	-	50	100
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	76	-	33	-	-
<i>P. piliferum</i> Hedw.	29	-	38	-	-
<i>P. strictum</i> Brid.	-	-	-	-	14
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	-	-	-	100	43
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.Kop.	-	-	-	17	-
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	14
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	-	-	-	-	29
<i>S. flexuosum</i> Dozy et Molk.	-	-	-	33	14
<i>S. girgensohnii</i> Russ.	-	-	-	-	14
<i>S. russowii</i> Warnst.	-	-	-	-	43
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	-	-	-	-	29
Синузия лишайников:					
проективное покрытие, %	35	40	50	10	5
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	10	23	54	-	-
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	48	23	92	-	-
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	86	85	83	-	-
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	71	-	71	-	-
<i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hale et W.Culb.	-	85	-	-	-
<i>Cladonia pleurota</i> (Flk.) Schaer.	71	23	25	-	-
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Hurm.	86	100	96	17	-
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Hale et W.Culb.	81	100	92	-	-
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) Wigg.	43	15	63	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	-	-	8	67	-

Наиболее часто второй вариант сукцессии отмечался рядом с долинами рек и ручьев, которые во время пожаров являются убежищами поздне-сукцессивных видов. Начальные этапы смен протекают сходным образом. К 170-летнему возрасту (гарь 1822 года) в первом ярусе появляются генеративные деревья ели, ивы козьей и березы (табл. 9.1). В результате в сообществе формируется собственный источник семян этих видов. Среди кустарников можно обнаружить виды, которые были утрачены во время пожаров - рябину и можжевельник. В почвенном покрове начинает формироваться синузия трав. В синузии мхов доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и видам рода *Dicranum*. В это время в составе сообществ появляются сфагновые мхи (табл. 9.2). Сообщества на этом этапе смены можно отнести к ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale*.

К 200-220 годам в послепожарных сообществах (гарь 1773 года, пробная площадь N4) происходят существенные преобразования. Во-первых, в результате отмирания старых деревьев в почвенном покрове образуется бугрово-западинный микрорельеф (рис. 9.7). Он сформирован вывалами разного времени. На 100 м<sup>2</sup> поверхности леса можно насчитать более 50 вывалов разных размеров и разной степени разложения. В этих сообществах мощность гумусового горизонта достигает 5 и более см. В результате увеличивается влажность и плодородие почвы. Во-вторых, в сообществе появляются виды с относительно высокой требовательностью к почвенным условиям. Так, в синузии деревьев существенно увеличивается встречаемость мезотрофных видов - ивы козьей и осины (табл. 9.1, 9.2).

В синузии трав появляются и увеличивают свое участие виды, утраченные во время пожаров - тайник яйцевидный, гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R.Br.), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), ожика волосистая (*Juzula pilosa* (L.) Willd.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), плаун го-

дичный (табл. 9.2). В синузии мхов появляются виды рода *Sphagnum*, приуроченные в основном к влажным понижениям микрорельефа - вывальным ямам (табл. 9.2, 9.3). Увеличивается встречаемость *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и *Polytrichum commune* Hedw. Появляются новые виды - *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Barbilophozia barbata* (Schmid. ex Schreb.), Loeske, *Brachythecium reflexum* (Starce in Web. et Mohr) Shimp., *Calypogeia neesiana* (C.Mass. et Carest.) K.Muell., *Dicranum congestum* Brid. и др.

Таблица 9.3. Распределение встречаемости (%) видов по элементам ветровально-почвенных комплексов (1 - перегнивающие стволы, 2 - бугры, 3 - вне вывалов, 4 - западины) на разных этапах сукцессионных смен лесной растительности

Frequency of plant species (%) in different elements of treefalls uprooting complex (1 - decaying trunks, 2 - treefalls mounts, 3 - beyond treefalls uprooting, 4 - treefalls pits) in different stages of postfire forest successions.

Виды	Сообщество															
	Сосняк по гары 1968 года				Сосняк по гары 1920 года				Сосняк по гары 1858 года				Ельник по гары 1773 года			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
<b>Синузия деревьев</b>																
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	5	-	-	-	5	-	-	-	-	5	10	-	-
<i>Pinus sylvestris</i>	-	29	36	62	15	-	-	5	5	-	-	5	-	-	-	-
<i>Picea obovata</i>	-	5	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	25	10	-	5
<i>Populus tremula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	5
<b>Синузия кустарничков</b>																
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	10	38	9	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calluna vulgaris</i>	-	43	77	48	25	5	50	35	-	5	48	19	-	-	-	-
<i>Empetrum nigrum</i>	-	10	-	34	70	90	30	90	58	53	-	71	-	-	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	5	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	-	5	30	15	-	60	29	34	30	62	25	29	79	67
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	25	91	73	77	99	85	99	85	96	99	99	95	90	76	79	57
<b>Синузия трав</b>																
<i>Carex globularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	-	-
<i>Goodyera repens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	7	-
<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	38
<i>Linnaea borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	43	21	24
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	7	10
<i>Luzula pilosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-
<i>Lycopodium annotinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	29	-	10
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	14	29	19
<i>Melanopyrum pratense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	7	-
<i>Orthilia secunda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	50	19
<i>Solidago virgaurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	10
<i>Trientalis europaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	5	14	14
<b>Синузия мхов</b>																
<i>Aulacomnium palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	10	-	-
<i>Dicranum polysetum</i>	-	-	-	10	10	10	15	30	24	-	17	90	40	33	14	10
<i>Dicranum scoparium</i>	-	38	-	-	60	45	10	50	86	82	26	29	-	5	-	-
<i>Dicranum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	9	10	-	-	-	-
<i>Funaria hydrometrica</i>	5	29	-	48	20	25	-	40	10	10	-	-	-	5	-	-
<i>Hepatices sp.</i>	-	-	-	-	5	5	-	-	24	5	-	14	-	5	-	-
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	70	71	79	38
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	14	5	14	75	75	85	99	96	99	99	99	99	90	93	52
<i>Polytrichum commune</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	19	64	86
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-	62	27	62	5	5	-	10	-	-	-	-	-	10	-	-
<i>Polytrichum piliferum</i>	-	67	5	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum sp.</i>	-	10	-	10	-	-	-	10	-	5	-	-	-	-	-	-
<i>Prilium crista-castrensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	5	10	-	21	24
<i>Sphagnum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	43
<b>Синузия лишайников</b>																
<i>Cetraria islandica</i>	-	-	-	-	5	-	10	5	-	-	9	-	-	-	-	-

Таблица 9.3. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Cladina stellaris</i>	-	-	-	-	5	5	35	10	10	10	17	14	-	-	-	-
<i>Cladonia coccifera</i>	5	29	9	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia phyllophora</i>	65	53	91	38	5	5	10	-	19	5	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia furcata</i>	10	-	23	14	-	15	-	-	43	24	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia mitis</i>	75	72	99	72	85	35	60	40	53	14	30	10	-	-	-	-
<i>Cladonia rangiferina</i>	10	34	55	53	90	60	60	65	96	72	96	76	-	-	-	-
<i>Cladonia uncialis</i>	-	29	41	10	10	-	10	10	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia sp.</i>	90	77	55	35	45	25	-	5	57	14	-	-	5	5	-	-
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	-	14	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

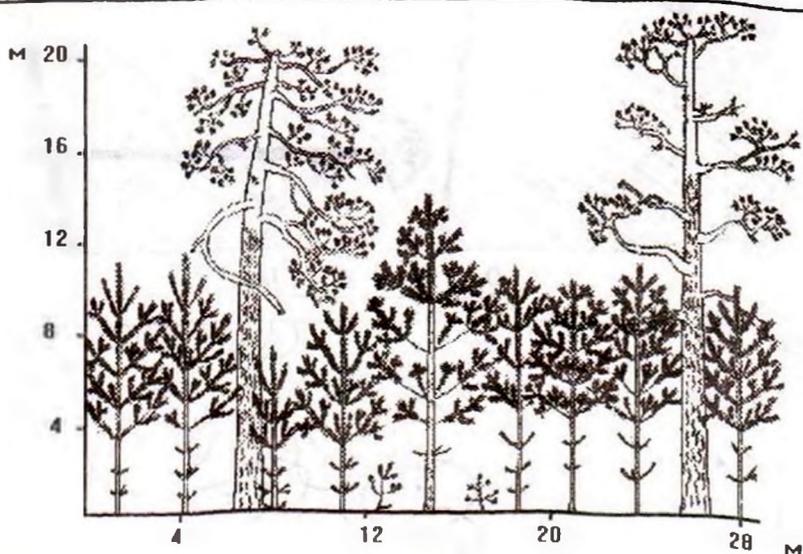


Рис. 9.4. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1920 года. Квартал 151  
 Fig. 9.4. Profile diagram of pine forest growing after fire of 1920 year. Quartel 151.

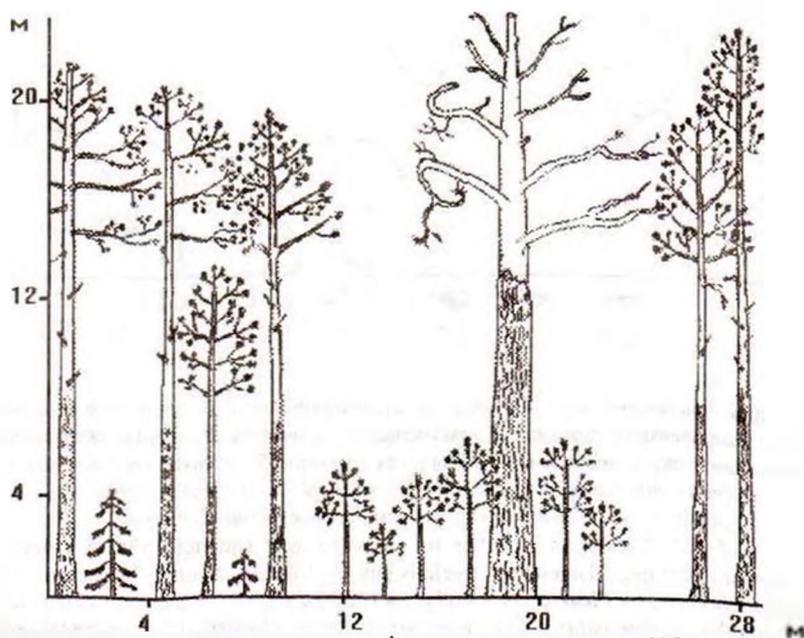
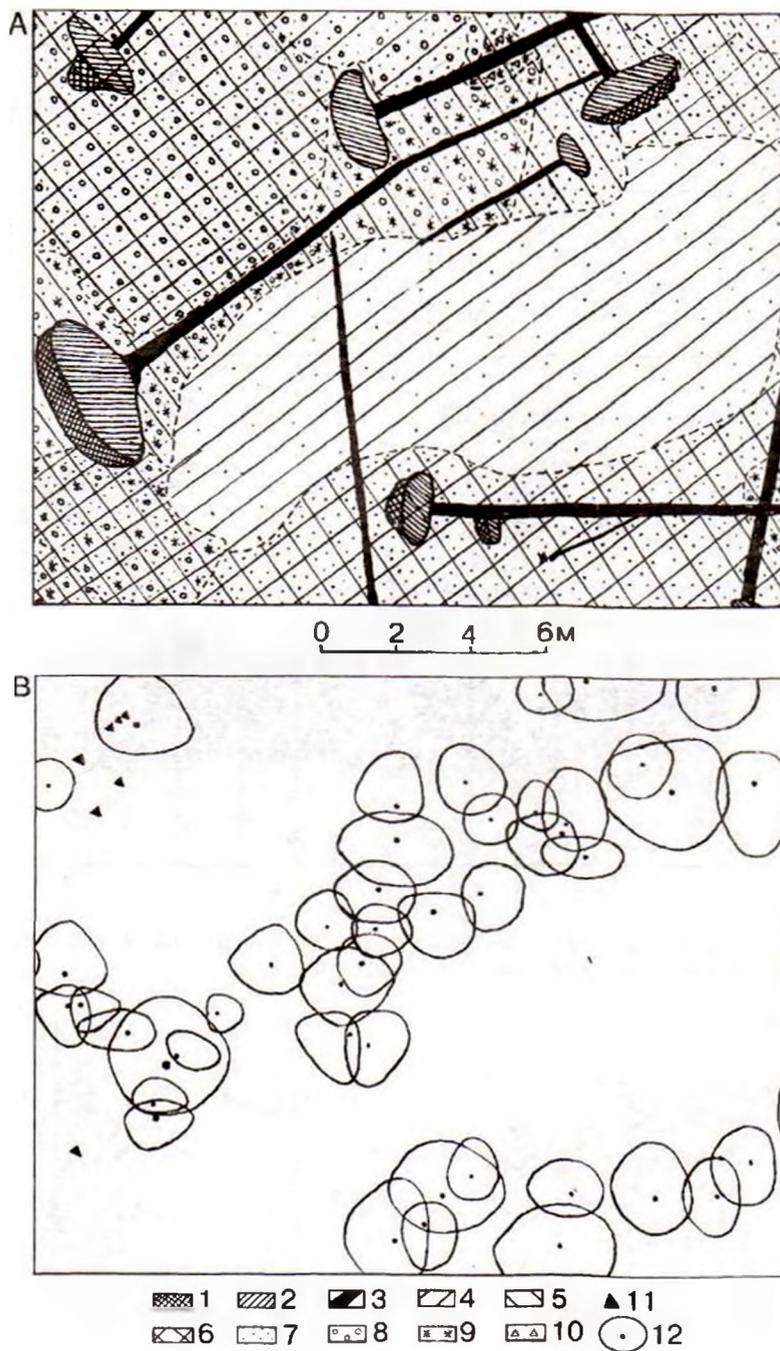


Рис. 9.5. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1858 года. Квартал 153  
 Fig. 9.5. Profile diagram of pine forest growing after fire of 1858 year. Quartel 153.



**Рис. 9.6.** Горизонтальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1858 года (квартал 153). А - горизонтальная структура напочвенного покрова. В - размещение древостоя. Условные обозначения: 1 - западина, 2 - бугор, 3 - перегнивающие стволы деревьев, 4 - виды рода *Cladonia*, 5 - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pleurozium schreberi* + *Cladina* spp., 7 - *Vaccinium vitis-idaea*, 8 - *Vaccinium myrtillus*, 9 - *Empetrum nigrum*, 10 - *Ledum palustre*, 11 - подрост *Pinus sylvestris*, 12 - проекции основания стволов и крон деревьев *Pinus sylvestris*.

**Fig. 9.6.** Horizontal structure of pine forest growing after fire of 1858 year (quartel 153). А - horizontal structure of ground vegetation. В - distribution of trees. Legend: 1 - treefalls pits, 2 - treefalls mounts, 3 - decayng trunks of trees, 4 - *Cladonia* spp., 5 - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pleurozium schreberi* + *Cladina* spp., 7 - *Vaccinium vitis-idaea*, 8 - *Vaccinium myrtillus*, 9 - *Empetrum nigrum*, 10 - *Ledum palustre*, 11 - regrowth of *Pinus sylvestris*, 12 - horysontal projection of stems bases and crown of *Pinus sylvestris*.

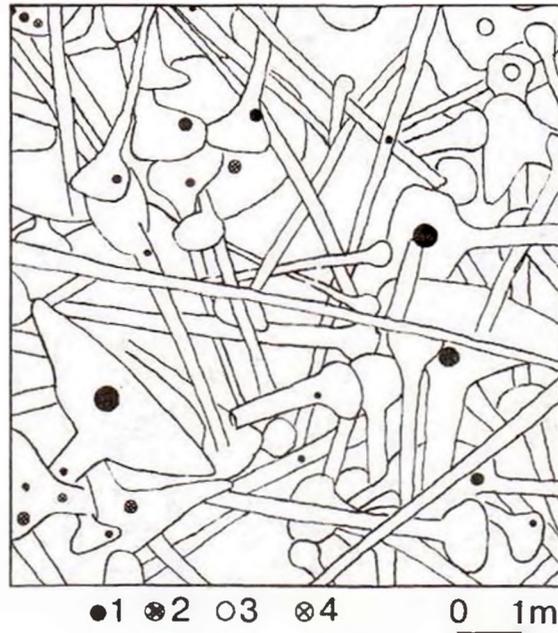


Рис. 9.7. Горизонтальная структура почвенного покрова в ельнике, сформированном по гари 1773 года (фрагмент пробной площади N4, квартал 145, выдел 19) Условные обозначения: 1 - основания стволов ели, 2 - березы, 3 - осины, 4 - ивы козьей. Линиями показаны контуры вывалов деревьев разной давности.

Fig. 9.7. Horizontal structure of ground vegetation in spruce forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - stems bases of *Picea obovata*, 2 - *Betula* spp., 3 - *Populus tremula*, 4 - *Salix caprea*. Uneven-aged treefalls uprooting projection are shown by lines

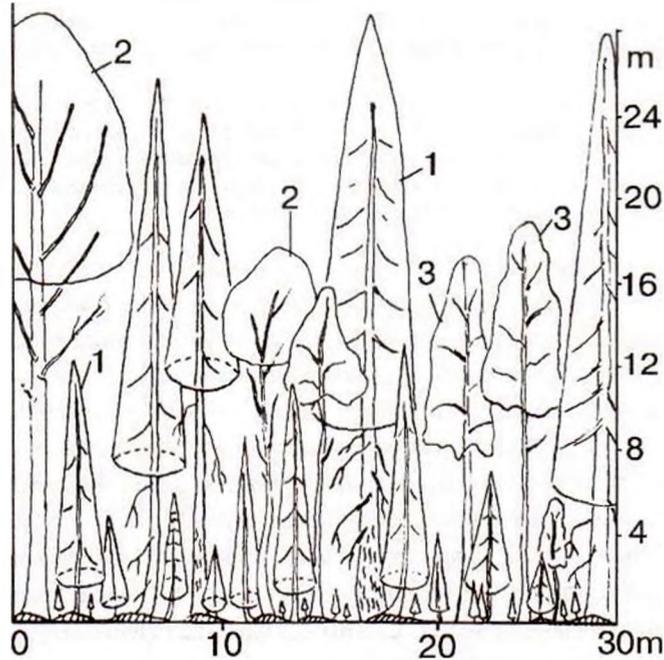
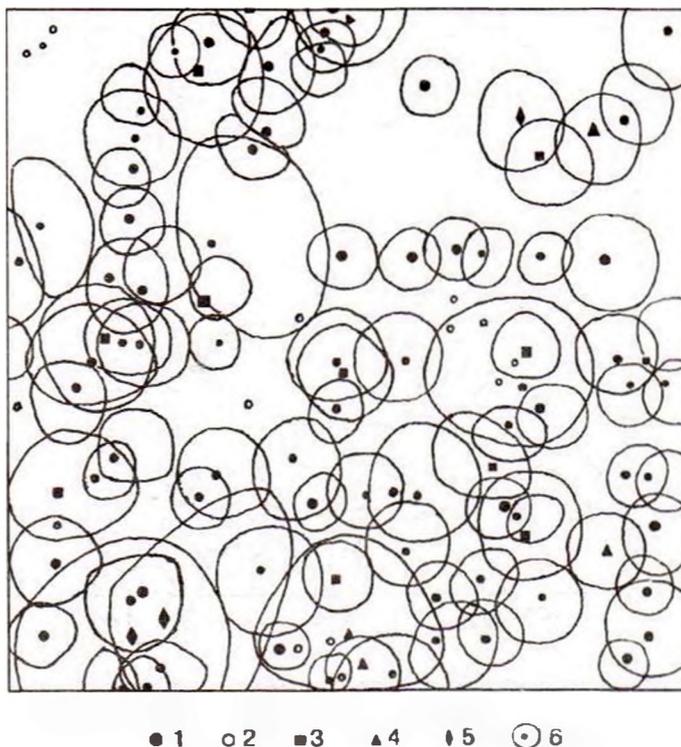


Рис. 9.8. Вертикальная структура послепожарного сообщества, сформированного по гари 1773 года (фрагмент пробной площади N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения: 1 - *Picea obovata*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Betula pubescens*.

Fig. 9.8. Profile diagram of forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - *Picea obovata*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Betula pubescens*.



**Рис. 9.9.** Фрагмент карты размещения деревьев послепожарного сообщества, сформированного на гари 1773 года (Пробная площадь N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения: 1 - основания стволов *v - g* особей ели, 2 - основания стволиков *j - im* особей ели, 3 - основания стволов *v - g* особей березы пушистой, 4 - основания стволов *g* особей сосны, 5 - основания стволов *v - g* особей осины, 6 - проекции кроны взрослых деревьев. Площадь фрагмента - 400 м<sup>2</sup>.

**Fig. 9.9.** Fragment of horizontal projection of trees in forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - stems bases of virginile and reproductive plants of *Picea obovata*, 2 - stems bases of juvenile and immature plants of *Picea obovata*, 3 - stems bases of virginile and reproductive plants *Betula pubescens*, 4 - stems bases of reproductive plants of *Pinus sylvestris*, 5 - stems bases of virginile and reproductive plants of *Populus tremula*, 6 - horizontal projection of crown of reproductive trees. Square - 400 m<sup>2</sup>.

Просктивное покрытие синузлии лишайников резко уменьшается. Сохранившиеся лишайники чаще всего приурочены к перегнивающей древесине ВПК (табл. 9.3). В-третьих, из состава верхнего яруса сообществ продолжает выпадать сосна, а также полностью прекращается ее возобновление в связи с ухудшением световой обстановки под пологом мелколиственно-еловых древостоев и отсутствием подходящих микроместообитаний. Одновременно в ценозах восстанавливается нормальный оборот поколений основного эдификатора северотасж-ных лесов - ели сибирской. Об этом свидетельствует существенное увеличение численности ее популяции и преобразование инвазионного онтогенетического спектра в полночленный (табл. 9.1). Ее популяции увеличивают вертикальную и горизонтальную сомкнутость ценозов (рис. 9.8, 9.9).

Восстановление нормального оборота поколений и формирование устойчивой онтогенетической структуры популяции ели стало возможным благодаря восстановлению структуры почвенного покрова и появлению ниш возобновления ели - перегнивающих колод. С этим связано увеличение численности подростка ели в 20 и более раз в разновозрастных сльниках по сравнению с ценозами начальных этапов сукцессии (табл. 9.1). Таким образом, сосновые леса заповедника, расположенные рядом с долинами рек и ручьев, имеют постоянный приток семян позднесукцессивных видов, которые способны к 200-300-летнему возрасту сформировать сообщества климаксового типа, относящиеся к ассоциации *Eu-Picetum myrtilletosum*.