

УДК 630*43: 630.431.2

Влияние пожаров разной периодичности на травяно-кустарничковый ярус в сосняках Красноярской лесостепи

Ковалева Н. М., Собачкин Р. С.

Институт леса имени В. Н. Сукачева СО РАН
Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
Красноярск, Россия
nk-75@mail.ru

В средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных Красноярской лесостепи смоделированы и проведены экспериментальные выжигания разной периодичности (ежегодное, через 2 года, через 3 года и однократное выжигание) с имитацией естественных весенних пожаров. Пожар 2014 года средней силы привел к гибели травяно-кустарничкового и мохового покрова. Экспериментальные выжигания 2015–2018 годов представляли собой беглые пожары слабой силы, при которых живой напочвенный покров сгорел мозаично (на 60–70 %). Экспериментальные пожары привели к снижению встречаемости, проективного покрытия и фитомассы основного доминанта (*Vaccinium vitis-idaea*). В послепожарном сообществе увеличилось проективное покрытие видов *Rubus saxatilis* и *Maianthemum bifolium*. Наибольшее видовое богатство травяно-кустарничкового яруса отмечено при пожарах с периодичностью 2 года, наименьшее – при ежегодных выжиганиях. Большинство видов (80–94 %) послепожарного сообщества – это виды, присутствующие в допожарном насаждении. Максимальный индекс видового разнообразия (Индекс Шеннона) отмечен при пожарах с периодичностью 2 года, минимальный – при однократном выжигании. Наименьшее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса отмечено при ежегодных выжиганиях и при пожарах с периодичностью 2 года (12 и 14 % соответственно), при однократном выжигании и при экспериментальных пожарах с периодичностью 3 года проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составило 32 и 34 % соответственно. В допожарном сообществе средняя величина надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса составляла $16,0 \pm 5,0$ г/м². На 5-й год исследований величина надземной фитомассы составила: при однократном выжигании – $40,5 \pm 4,3$ г/м², при пожарах с периодичностью 3 года – $15,9 \pm 3,3$ г/м², с периодичностью пожаров 2 года – $3,6 \pm 0,7$ г/м², при ежегодных выжиганиях – $7,0 \pm 4,2$ г/м².

Ключевые слова: контролируемые выжигания, сосняк, видовое разнообразие, напочвенный покров, периодичность пожаров.

ВВЕДЕНИЕ

Пожары являются важным природным и антропогенным экологическим фактором, трансформирующим лесные экосистемы и определяющим условия формирования растительности (Санников, 1992; Johnson, 1992; Shugart et al., 1992; Goldammer, Furyaev, 1996; Reyes, Casal, 2008; Proença et al., 2010). Пожары влияют на прорастание семян некоторых травянистых видов и возобновление древесных пород (Санников, 1992; Granström, Schimmel, 1993; Ruokolainen, Salo, 2006; Risberg, Granström, 2009), повышают разложение растительного опада и гумуса, доступность катионов, рН и микробной активности почвы, увеличивают скорость цикла азота (Wardle et al., 1998; Certini, 2005). В результате лесных пожаров происходит гибель мохового покрова и снижение мощности подстилки, которые могут привести к увеличению видового богатства травяно-кустарничкового яруса (Schimmel, Granström, 1996). Лесные пожары способствуют значительному снижению лесистости, видового разнообразия, индексов концентрации видового богатства и редких видов, доли участия в растительном сообществе «лесных» видов, а также засорению растительных сообществ чужеродными видами на гарях (Driscoll, Henderson, 2008; Макаров и др., 2019; Richter et al., 2019).

В прошлом столетии частые низовые пожары в лесостепной зоне Красноярского края способствовали формированию длительно-производных разнотравных сосняков. За период с 1880 по 1978 год межпожарный интервал составил 8,4 лет (Иванова и др., 2002; Валендик и др., 2011). Отсутствие пожаров за последние 70 лет привело к формированию мощного

мохового покрова, а также трансформации сосняков разнотравных и бруснично-разнотравных в сосняки разнотравно-зеленомошные. Со сменой доминантов живого напочвенного покрова произошло снижение видового разнообразия и продуктивности травяно-кустарничкового яруса (Иванова и др., 2002). За период с 1963 по 2006 год видовой состав и обилие травяно-кустарничкового яруса сократились, возросла роль мохового покрова. Проективное покрытие мохового яруса составило 70–80 %, тогда как в 1960–1970-х годах – не более 5 % (Бугаева, 2009).

Цель исследования – оценить влияние экспериментальных пожаров разной периодичности на живой напочвенный покров в средневозрастных сосняках Красноярской лесостепи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования явились сосняки разнотравно-зеленомошные, расположенные в экспериментальном хозяйстве «Погорельской бор», который территориально входит в Красноярскую островную лесостепь (56°22' с. ш., 92°57' в. д.). Абсолютные высоты района исследований колеблются в пределах 250–300 м. Климат резко континентальный, средняя годовая температура воздуха 0,5 °С. Продолжительность вегетационного периода 150 дней. Среднегодовое количество осадков 400 мм (Агроклиматический..., 1961; Справочник..., 1967). Растительный покров представлен сосняками бруснично-разнотравными и разнотравными на дерново-подзолистых почвах.

В средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных в 2014–2018 годы проведены экспериментальные пожары разной периодичности. Все выжигания проведены в ранневесенний период. Перед каждым выжиганием проводились замеры температуры и влажности воздуха (термогигрометр Testo 625), скорости ветра (ручной чашечный анемометр) (табл. 1). Зажигания проводили по направлению ветра от одной из сторон пробной площади (ПП). Силу пожара определяли по Н. П. Курбатскому (1962).

В однородном средневозрастном (60 лет) древостое (10С) (площадью 0,12 га) заложены 4 пробные площади (ПП) (по 0,03 га каждая). На ПП 1 проведено однократное выжигание (2014 г.), на ПП 2 периодичность выжиганий составила три года (два выжигания в 2014 и 2017 гг.), на ПП 3 – периодичность два года (три выжигания в 2014, 2016, 2018 гг.), на ПП 4 проведены ежегодные выжигания (пять выжиганий: в 2014, 2015, 2016, 2017 и 2018 гг.). Пробные площади друг от друга были разделены минерализованными разрывами. Каждая ПП была разделена на три секции размером 10×10 м. В каждой секции заложено по 5 постоянных учетных площадок (1×1 м), на которых проводили ежегодную оценку видового богатства и проективного покрытия. Надземную фитомассу отбирали рамкой 20×25 см (в 6-ти кратной повторности на каждой ПП). В лабораторных условиях образцы высушивали при температуре 100–105 °С до абсолютно-сухого состояния, с последующим взвешиванием. Все приведенные в статье значения запасов указаны в абсолютно-сухом состоянии.

Средние таксационные показатели сосновых ценозов на каждой ПП до выжиганий имели близкие характеристики: средний диаметр деревьев варьировал от 16,7 до 19,2 см, средняя высота – от 19,6 до 20,1 м, запас стволовой древесины – от 470,0 до 506,7 м³/га. Показатель продуктивности I класс бонитета. В подлеске единично встречались: *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* (Hedl.) Krylov (*Sorbus sibirica* Hedl.), *Salix caprea* L., *Rosa acicularis* Lindl. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляло 20 %. В травяно-кустарничковом ярусе доминировала брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), содоминировали – вейник (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), осока (*Carex macroura* Meinsh). Проективное покрытие мохового покрова составляло 50 %, где доминировал *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., содоминировали – *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.

Для оценки видового разнообразия применен индекс Шеннона (H):

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

где p_i – относительное обилие каждого вида (Шмидт, 1984).

Номенклатура сосудистых растений и мхов приведена согласно The Plant List (<http://www.theplantlist.org>). Для статистической обработки применялся однофакторный дисперсионный анализ. Влияние исследуемого фактора определяли по величине значимости критерия Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2014 году при проведении экспериментов развился пожар средней силы (табл. 1). В результате пожара травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров полностью сгорели. В 2015–2018 годы экспериментальные пожары представляли собой беглые, слабой силы, которые привели к мозаичному (на 60–70 %) прогоранию живого напочвенного покрова, что вероятно связано с недостаточным запасом лесных горючих материалов I и II классов (мхи, опад, травяная ветошь, подстилка) по Н. П. Курбатскому (1962), а также неравномерным распределением их по площади участка.

Таблица 1

Характеристика экспериментальных пожаров

Характеристика пожаров	Год проведения экспериментальных выжиганий				
	2014	2015	2016	2017	2018
Высота пламени, м	1,3	0,2	0,5	0,5–1,0	0,5
Скорость распространения, м/мин.	1,8	0,4	0,3	0,9	0,2
Влажность воздуха, %	22,0	35,5	28,1	24,2	40,0
Температура воздуха, °С	28,0	23,5	19,2	26,8	23,0
Скорость ветра, м/сек.	2,9	1,0	1,0	1,0	2,0
Глубина прогорания подстилки, см (средняя ± ошибка средней)	1,0±0,2	0,1±0,02	0,2±0,03	0,9±0,86	0,7±0,12

За исследуемый период (2014–2018 гг.) в сосняках разнотравно-зеленомошных выявлено 46 видов травяно-кустарничкового яруса, относящихся к 38 родам и 20 семействам. Из них 18 видов являлись общими для допозарного и послепожарного сообществ. В травяно-кустарничковом ярусе после пожаров появились такие виды, как: *Campanula glomerata* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Epilobium angustifolium* L., *Inula salicina* L., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam., *Lilium martagon* L., *Orchis militaris* L., *Plantago major* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Stellaria bungeana* Fenzl, *Thalictrum simplex* L., *Vicia unijuga* A. Br., *Taraxacum campyloides* G. E. Naglund большинство из которых относятся к светлохвойно-лесной группе, которая объединяет виды, генетически связанные со светлохвойными (в данном случае – сосновыми) древостоями.

D. G. Brockway и С. E. Lewis (1997) отмечали, что наибольшее видовое богатство в насаждениях *Pinus palustris* в северо-восточной части Америки выявлено при периодичности выжиганий два года, на втором месте по богатству видов располагались участки с ежегодными выжиганиями, на третьем – это участки с трехлетней периодичностью пожаров, и самое низкое видовое разнообразие отмечено на не горевших участках.

Наши исследования показали, что видовое богатство травяно-кустарничкового яруса до проведения контролируемых выжиганий варьировало от 17 (ПП 1) до 23 видов (ПП 3) (табл. 2). Экспериментальные пожары в зависимости от их периодичности привели к увеличению видового богатства травяно-кустарничкового яруса ($p < 0,001$). Наибольшее видовое богатство (27 видов) отмечено при пожарах с периодичностью 2 года (ПП 3), наименьшее (20 видов) – при ежегодных выжиганиях (ПП 4) (табл. 2). При периодичности пожаров 3 года и

однократном выжигании увеличение видового богатства травяно-кустарничкового яруса отмечено в 1–3 послепожарные годы (рис. 1 а). Показано, что на 5-й год исследований видовое богатство травяно-кустарничкового яруса на 80–94 % представлено из видов допожарного сообщества. На начальных стадиях сукцессии увеличение видового богатства происходит в результате колонизации видов из окружающих местообитаний, которые заселяют освобожденные территории, а также увеличения популяций видов, которые пережили нарушение (огневое воздействие), но остались неучтенными в ходе ранних обследований (Miller, terHorst, 2012).

Показано, что до пожаров видовое разнообразие (Индекс Шеннона) травяно-кустарничкового яруса было ниже, чем в послепожарном сообществе (рис. 1b). На 5-й год исследований максимальный индекс видового разнообразия отмечен при пожарах с периодичностью 2 года, минимальный – при однократном выжигании. При экспериментальных пожарах с периодичностью 3 года (ПП 2) и ежегодных выжиганиях (ПП 4) значения индекса видового разнообразия были близкими (рис. 1b). Снижение видового разнообразия происходит вследствие вытеснения менее конкурентно способных видов на более жизнеспособные (Banks et al., 2017).

Таблица 2

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса
до и после экспериментальных пожаров

Виды	ПП 1 (Однократное выжигание)				
	2014*	2015	2016	2017	2018
1	2	3	4	5	6
<i>Anemone sylvestris</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Angelica sylvestris</i>	–	–	0,3	0,1	0,1
<i>Bupleurum aureum</i>	–	–	0,2	0,1	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	4,1	5,6	4,0	3,0	3,3
<i>C. epigeios</i>	0,1	2,7	2,0	1,9	1,7
<i>Campanula glomerata</i>	–	–	–	–	0,7
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura</i> (<i>Carex macroura</i>)	2,5	2,4	1,9	2,1	1,6
<i>Galium boreale</i>	0,2	0,5	0,6	0,6	0,7
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1	0,1	–	0,1	–
<i>Goodyera repens</i>	0,4	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	0,2	0,1	0,1	0,2
<i>Iris ruthenica</i>	0,9	0,9	0,4	0,7	0,5
<i>Lathyrus humilis</i>	1,8	4,1	3,3	3,0	4,1
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,4	4,1	4,6	4,3	3,9
<i>Orthilia secunda</i>	0,1	0,1	0,1	0,3	0,1
<i>Rubus saxatilis</i>	1,3	10,3	7,0	7,5	8,9
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,4	1,0	0,6	0,6	0,7
<i>Saussurea controversa</i>	0,1	0,5	0,1	0,4	0,2
<i>Scorzonera radiata</i>	–	–	0,1	0,1	–
<i>Taraxacum campylodes</i> (<i>Taraxacum officinale</i>)	–	–	0,1	–	–

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Thalictrum minus</i>	–	0,6	0,2	0,1	0,3
<i>Trifolium lupinaster</i>	–	0,8	0,4	0,4	0,4
<i>Trollius asiaticus</i>	0,1	0,1	0,1	–	0,1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6,8	3,2	3,2	3,7	5,0
<i>Vicia cracca</i>	0,2	1,0	0,7	0,4	0,6
<i>V. unijuga</i>	–	0,2	0,1	0,1	0,1
<i>V. uniflora</i>	1,1	2,1	1,9	1,0	1,2
Всего видов	17	20	24	22	21
Виды	ПП 2 (Выжигание каждые 3 года)				
	2014*	2015	2016	2017*	2018
<i>Actaea cimicifuga (Cimicifuga foetida)</i>	–	0,4	1,1	1,4	2,2
<i>A. sylvestris</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Angelica sylvestris</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Bupleurum aureum</i>	0,1	0,1	0,1	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,4	4,2	4,1	1,9	2,5
<i>C. epigeios</i>	0,1	1,4	1,3	0,3	0,4
<i>Campanula glomerata</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Carex pediformis var. macroura (Carex macroura)</i>	1,7	2,3	2,3	0,8	1,4
<i>Cirsium arvense (Cirsium setosum)</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Epilobium angustifolium (Chamaenerion angustifolium)</i>	–	–	0,1	–	4,5
<i>Fragaria vesca</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	0,2	0,9	0,7	0,6	1,1
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1	0,1	–	–	–
<i>Goodyera repens</i>	0,8	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	0,5	0,4	0,4	0,7
<i>Iris ruthenica</i>	0,6	1,0	0,5	0,4	0,9
<i>Lathyrus humilis</i>	1,3	4,7	3,5	1,3	3,3
<i>Leucanthemum vulgare</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Lilium martagon</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,5	3,1	4,3	–	1,9
<i>Orthilia secunda</i>	0,1	–	0,1	–	0,3
<i>Platanthera bifolia</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Polygonatum odoratum</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	1,2	11,5	10,8	3,5	7,4
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,1	0,3	0,6	0,6	0,7
<i>Saussurea controversa</i>	0,2	0,4	0,3	–	0,2
<i>Scorzonera radiata</i>	–	0,1	0,1	0,1	–
<i>Taraxacum campylodes (Taraxacum officinale)</i>	–	–	0,1	–	0,6

Влияние пожаров разной периодичности
на травяно-кустарничковый ярус в сосняках Красноярской лесостепи

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Thalictrum minus</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Trifolium lupinaster</i>	–	0,4	0,2	0,4	0,1
<i>Trollius asiaticus</i>	0,1	0,2	0,1	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6,7	3,1	3,7	0,7	1,3
<i>Vicia cracca</i>	0,1	1,5	0,8	0,7	1,0
<i>Viola mirabilis</i>	–	–	–	0,1	0,3
<i>V. uniflora</i>	0,9	1,4	1,3	0,5	1,5
Всего видов	19	24	25	16	22
Виды	ПП 3 (Выжигание каждые 2 года)				
	2014*	2015	2016*	2017	2018*
<i>Anemone flavescens (Pulsatilla flavescens)</i>	0,1	0,1	–	–	0,1
<i>A. sylvestris</i>	–	–	0,1	0,1	–
<i>Angelica sylvestris</i>	–	–	0,2	–	–
<i>Bupleurum aureum</i>	–	0,4	0,3	0,1	0,1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,6	7,6	4,3	5,2	2,5
<i>C. epigeios</i>	0,1	2,0	1,1	1,9	0,3
<i>Campanula glomerata</i>	–	0,1	0,1	0,1	–
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura (Carex macroura)</i>	3,3	3,8	2,3	2,4	0,9
<i>Cirsium arvense (Cirsium setosum)</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Fragaria vesca</i>	0,4	0,1	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	0,4	1,1	1,1	0,8	0,9
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1	0,3	–	0,2	0,1
<i>Goodyera repens</i>	0,9	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	0,1	1,5	0,9	0,8	1,0
<i>Inula salicina</i>	–	0,3	–	–	0,1
<i>Iris ruthenica</i>	0,6	1,7	1,3	0,7	0,8
<i>Lathyrus humilis</i>	1,6	3,4	2,0	1,9	1,0
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,4	4,1	0,4	2,6	0,1
<i>Melica nutans</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Orthilia secunda</i>	0,3	0,3	–	0,2	0,1
<i>Rubus saxatilis</i>	0,8	8,9	5,1	6,4	3,2
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,3	0,7	0,5	0,5	0,7
<i>Saussurea controversa</i>	0,1	0,4	0,6	0,3	0,5
<i>Scorzonera radiata</i>	0,3	0,2	0,5	0,1	0,3
<i>Taraxacum campylodes (Taraxacum officinale)</i>	–	–	0,1	–	0,1
<i>Thalictrum minus</i>	0,1	0,6	0,4	0,1	0,1
<i>T. simplex</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Trifolium lupinaster</i>	–	0,4	0,3	0,7	0,6
<i>Trollius asiaticus</i>	–	–	0,4	–	0,1

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,3	–	–	0,1	–
<i>V. vitis-idaea</i>	5,9	3,0	1,2	2,0	0,1
<i>Vicia cracca</i>	–	1,6	0,7	0,9	0,6
<i>V. unijuga</i>	–	0,9	0,5	0,6	0,2
<i>Viola mirabilis</i>	0,2	0,1	0,1	0,2	0,1
<i>V. uniflora</i>	0,6	0,8	0,6	0,6	0,4
Всего видов	23	26	26	25	27
	III 4 (Ежегодное выжигание)				
Виды	2014*	2015*	2016*	2017*	2018*
<i>Aconitum volubile</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Anemone sylvestris</i>	–	0,1	0,1	0,1	0,1
<i>Angelica sylvestris</i>	–	0,1	0,1	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,1	4,7	3,4	1,7	1,3
<i>C. epigeios</i>	0,1	0,6	0,8	0,3	0,1
<i>Campanula glomerata</i>	–	0,1	0,2	0,1	–
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura</i> (<i>Carex macroura</i>)	3,3	2,6	2,6	1,7	1,0
<i>Epilobium angustifolium</i> (<i>Chamaenerion angustifolium</i>)	–	–	–	–	0,7
<i>Fragaria vesca</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	0,2	1,1	1,0	0,6	0,6
<i>Geranium sylvaticum</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Goodyera repens</i>	1,0	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	0,1	0,1	0,3	–
<i>Iris ruthenica</i>	0,6	1,1	0,7	0,5	0,3
<i>Lathyrus humilis</i>	1,9	1,7	1,8	0,8	0,5
<i>Leucanthemum vulgare</i>	–	0,2	–	–	–
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,5	1,6	1,4	0,1	0,5
<i>Melica nutans</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Orchis militaris</i>	–	–	–	0,1	–
<i>Orthilia secunda</i>	0,3	0,1	0,1	0,1	–
<i>Plantago major</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Polygonatum odoratum</i>	0,1	–	0,1	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	1,4	6,3	8,4	2,9	3,1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,1	0,3	0,4	0,4	0,3
<i>Saussurea controversa</i>	–	–	0,1	–	0,1
<i>Scorzonera radiata</i>	–	–	0,1	0,1	0,2
<i>Stellaria bungeana</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Taraxacum campylodes</i> (<i>Taraxacum officinale</i>)	–	–	–	0,1	0,7
<i>Trifolium lupinaster</i>	0,1	0,5	0,5	0,3	0,2

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Trollius asiaticus</i>	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,4	0,1	0,1	–	–
<i>V. vitis-idaea</i>	5,8	1,9	1,4	0,3	0,3
<i>Vicia cracca</i>	0,1	0,4	0,7	0,6	0,6
<i>V. sylvatica</i>	0,3	–	–	–	–
<i>V. unijuga</i>	–	–	–	0,1	–
<i>Viola mirabilis</i>	–	–	–	0,1	0,2
<i>V. uniflora</i>	0,6	1,2	1,1	0,5	0,7
Всего видов	20	22	23	22	20

Примечание к таблице. * – год проведения экспериментальных пожаров.

За исследуемый период среднее видовое разнообразие травяно-кустарничкового покрова при однократном выжигании и при ежегодных выжиганиях составило $2,61 \pm 0,04$ (ПП 1 и ПП 4), при пожарах с периодичностью 3 года – $2,63 \pm 0,06$ (ПП 3), при пожарах с периодичностью 2 года – $2,84 \pm 0,04$ (ПП 2).

Установлено, что экспериментальные пожары привели к незначительным изменениям видовой насыщенности травяно-кустарничкового яруса. До проведения экспериментальных выжиганий видовая насыщенность варьировала от 2 до 9 видов/м², на следующий год после экспериментальных пожаров – от 2 до 14 видов/м². До контролируемых выжиганий средняя видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса составила 6 видов, после пожара – 7 видов. После пожаров видовая насыщенность в большинстве случаев (75 %) составляла от 5 до 10 видов/м², в 20 % – не более 5 видов/м², в 5 % – 10 видов/м².

Пожары приводят к снижению обилия доминантов нижних ярусов растительности и видовое богатство на 70 % представлено допожарными видами (De Grandpré et al., 1993; Peltzer et al., 2000). Установлено, что пожары в зависимости от их периодичности привели к снижению встречаемости доминантов и содоминантов травяно-кустарничкового яруса (*V. vitis-idaea*, *C. arundinacea*). До пожара встречаемость вида *V. vitis-idaea* составляла 100 %, на 5-й год исследований: при однократном выжигании встречаемость составила 100 %, при пожарах с периодичностью 3 года – 67 %, при ежегодном выжигании и при периодичности пожаров 2 года – 22 и 4 % соответственно. В допожарном сообществе встречаемость вида *C. arundinacea* составляла 74–78 %. На 5-й год исследований наибольшая встречаемость (70 %) отмечена после пожаров с периодичностью 2 года (ПП 3), на ПП 1 и ПП 2 встречаемость вида составляла 59 %, наименьшая встречаемость (48 %) отмечена при ежегодных выжиганиях (ПП 4). В допожарном сообществе встречаемость вида *C. pediformis* варьировала от 44 (ПП 2) до 74 % (ПП 3 и 4). Через 5 лет после экспериментальных выжиганий встречаемость вида практически не изменилась и составила: 44 % – при ежегодном выжигании (ПП 4), 48 % – при однократном выжигании (ПП 1), 59 % – при периодичности пожаров 2 и 3 года.

В ходе пирогенной сукцессии видовое богатство и проективное покрытие нижних ярусов растительности увеличивается в течение первых трех лет после пожара (Kuuluvainen, Rouvinen, 2000; Wang, Kembal, 2005). Исследования показали, что в допожарном сообществе среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьировало от 18 до 28 %, в послепожарные годы – от 11 до 43 % (рис. 2а). Установлено, что максимальное проективное покрытие отмечено на следующий год после проведения выжиганий, исключение составила ПП 4 (ежегодное выжигание). При увеличении частоты пожаров проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова снизилось ($p < 0,001$). Так на 5-й год исследований наименьшее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса отмечено при ежегодных выжиганиях и при пожарах с периодичностью 2 года (12 и 14 % соответственно). При

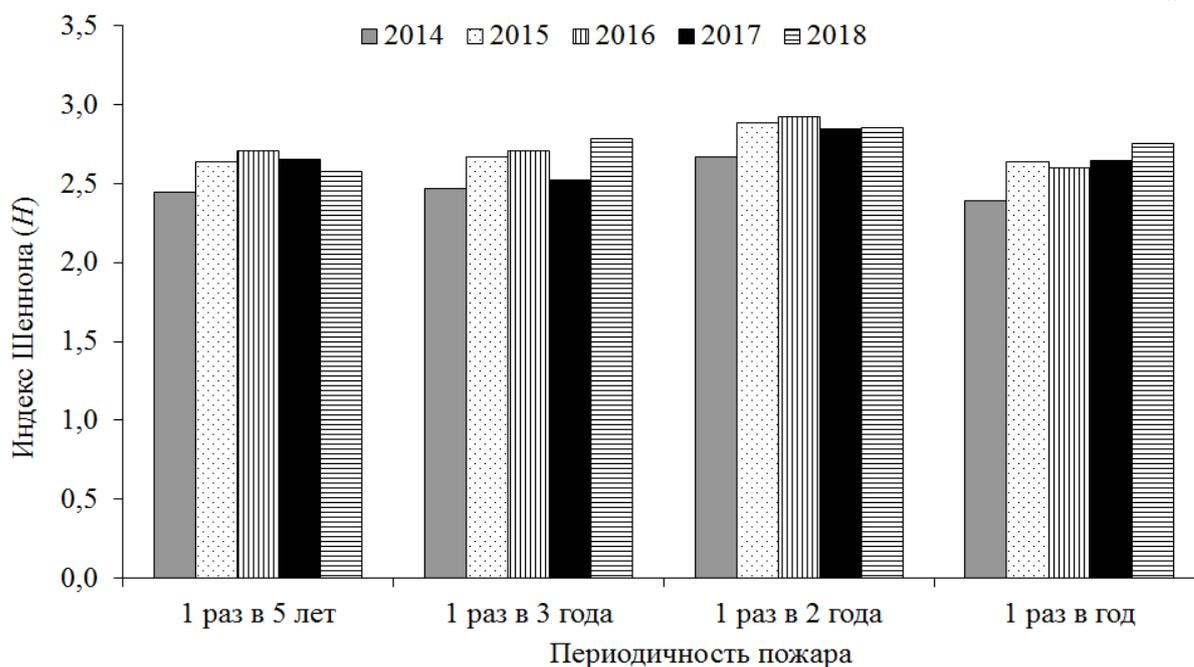
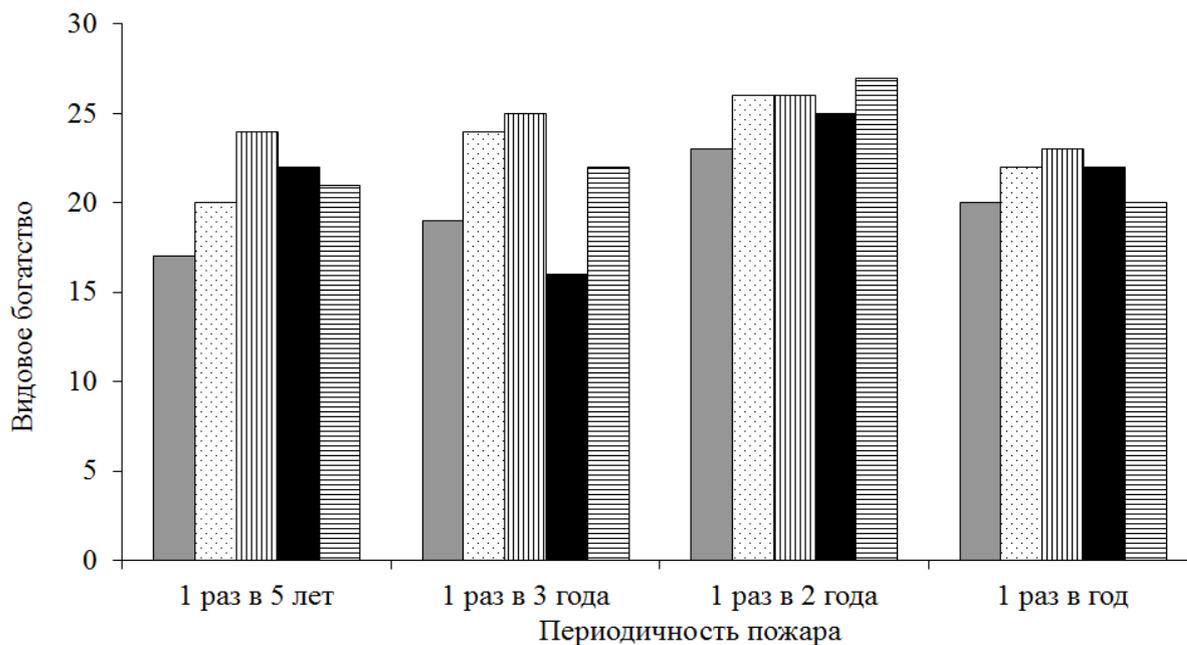
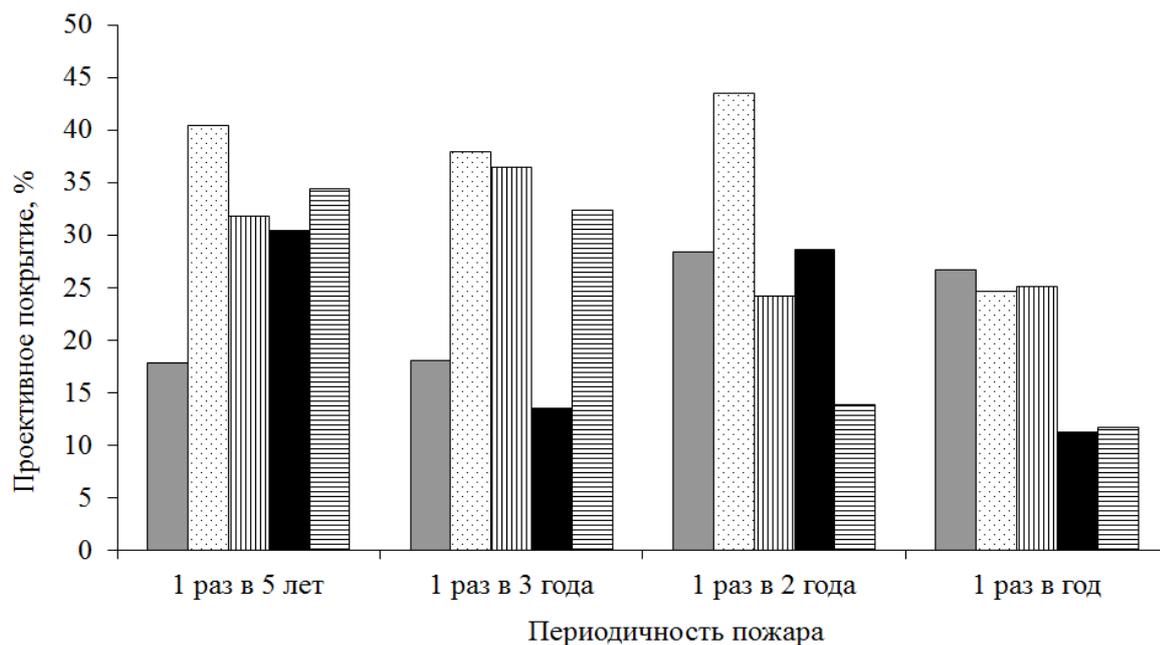


Рис. 1. Основные характеристики травяно-кустарничкового яруса до и после экспериментальных пожаров

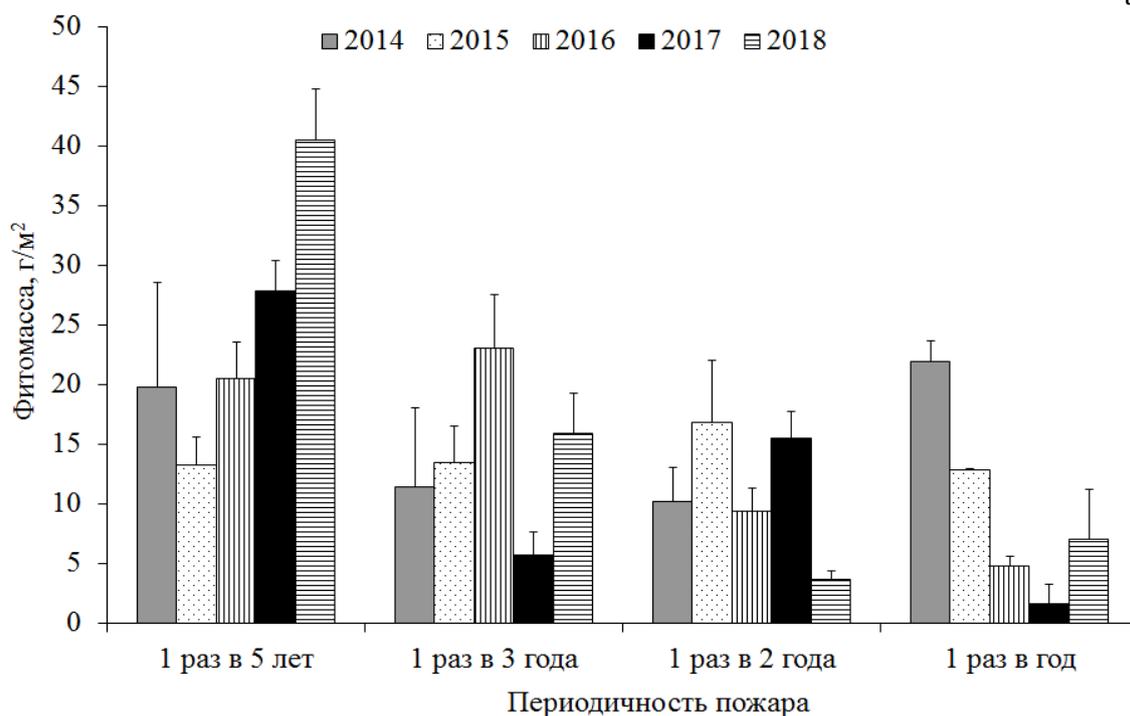
a – видовое богатство (количество видов), *b* – индекс видового разнообразия. Примечание: 2014–2018 – годы проведения исследований.

однократном выжигании и при экспериментальных пожарах с периодичностью 3 года проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составило 32 и 34 % соответственно.

Влияние пожаров разной периодичности
на травяно-кустарничковый ярус в сосняках Красноярской лесостепи



a



b

Рис. 2. Основные характеристики травяно-кустарничкового яруса до и после экспериментальных пожаров

a – проективное покрытие, b – надземная фитомасса.

Примечание: 2014–2018 – годы проведения исследований.

В допожарном сообществе доля *V. vitis-idaea* в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса варьировала от 22 (ПП 4) до 37 % (ПП 2). Показано, что проективное покрытие вида *V. vitis-idaea* снизилось в зависимости от увеличения частоты пожаров ($p < 0,001$). На следующий год после контролируемых выжиганий доля вида в общем

проективном покрытии яруса сократилась до 8 %. На 5-й год исследований наибольшее проективное покрытие вида *V. vitis-idaea* отмечено при однократном выжигании (15 % от общего проективного покрытия), наименьшее – при ежегодных пожарах и пожарах с периодичностью 2 года (1 и 3 % соответственно).

Исследования показали, что однократное выжигание привело к увеличению доли вида *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса, которое увеличилось с 2 (до пожара) до 11 % (на 5-й год после пожара). Также отмечено положительное влияние огня на вид *Rubus saxatilis* L. До пожара в общем проективном покрытии его доля составляла 3–7 %, после пожаров независимо от их периодичности доля вида в общем проективном покрытии возросла до 23–27 %.

В допожарном сообществе надземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса варьировала от $10,2 \pm 2,9$ (ПП 4) до $21,9 \pm 1,8$ г/м² (ПП 3), основная доля (42–64 %) приходилась на виды – *V. vitis-idaea*, *C. pediformis*. Фитомасса мхов изменялась в широких пределах от $38,5 \pm 11,3$ (ПП 2) до $114,4 \pm 34,0$ г/м² (ПП 3), основной вклад приходился на *Pleurozium schreberi* (50–80 %). Экспериментальные пожары не зависимо от их периодичности привели к гибели мохового покрова, который не восстановился за исследуемый период. В сосняках разнотравно-зеленомошных проективное покрытие *P. schreberi* на 13-й год после пожара достигло 1–10 %, тогда как до пожара проективное покрытие мхов составляло 30–80 % (Ivanov et al., 2018).

Показано, что однократное выжигание привело к увеличению надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса ($p < 0,001$). На 5-й год исследований надземная фитомасса превышала в 2 раза допожарные значения, где основной вклад (83 %) вносили виды – *C. arundinacea*, *V. vitis-idaea*, *R. saxatilis*. При пожарах с периодичностью 2 и 3 года надземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса увеличилась в 1,6–2,0 раза на 2-й год по сравнению с допожарной величиной (рис. 2b).

Основная доля в общей фитомассе приходилась на *R. saxatilis* (28 %), *V. vitis-idaea* (20 %), *C. pediformis* (20 %). Повторные пожары (2016, 2017 и 2018 гг.) привели к снижению надземной фитомассы в 2–4 раза (рис. 2b). Ежегодные пожары привели к снижению надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса ($p < 0,001$). На 5-й год исследований надземная фитомасса яруса составляла 35 % от допожарной величины. Таким образом, на 5-й год исследований величина надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса составила: при однократном выжигании – $40,5 \pm 4,3$ г/м², при пожарах с периодичностью 3 года – $15,9 \pm 3,3$ г/м², с периодичностью пожаров 2 года – $3,6 \pm 0,7$ г/м², при ежегодных выжиганиях – $7,0 \pm 4,2$ г/м².

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных Красноярской лесостепи смоделированы и проведены экспериментальные выжигания разной периодичности с имитацией естественных весенних пожаров. Выявлено, что в послепожарном сообществе на 80–94 % видовое богатство травяно-кустарничкового яруса состояло из допожарных видов. Экспериментальные пожары привели к снижению встречаемости, проективного покрытия и фитомассы основного доминанта – *V. vitis-idaea*. В послепожарном сообществе увеличилось проективное покрытие видов *R. saxatilis* и *M. bifolium*. Экспериментальные пожары привели к гибели мохового покрова, который не восстановился за исследуемый период.

Исследования показали, что наибольшее видовое богатство и максимальный индекс видового разнообразия (Индекс Шеннона) травяно-кустарничкового яруса отмечены при пожарах с периодичностью 2 года. При периодичности пожаров 3 года и однократном выжигании увеличение видового богатства травяно-кустарничкового яруса отмечены в 1–3 послепожарные годы. Минимальный Индекс Шеннона отмечен при однократном выжигании. Показано, что ежегодные пожары привели к деградации травяно-кустарничкового яруса, что отражается в снижении видового богатства, видового разнообразия, проективного покрытия и надземной фитомассы.

Работа выполнена по базовому проекту: № 0287-2021-0010, № 121030900181-4.

Список литературы

- Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1961. – 268 с.
- Бугаева К. С. Структура и динамика лесной растительности «Погорельского бора» (Красноярская лесостепь): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск: ИЛ СО РАН, 2009. – 18 с.
- Валендик Э. Н., Верховец С. В., Кисляхов Е. К., Иванова Г. А., Брюханов А. В., Косов И. В., Голдаммер Й. Технологии контролируемых выжиганий в лесах Сибири. – Красноярск: СФУ, 2011. – 160 с.
- Иванова Г. А., Иванов В. А., Перевозникова В. Д. Формирование структуры и биомассы напочвенного покрова в сосняках Красноярской лесостепи под воздействием пожаров // Лесная таксация и лесоустройство. – 2002. – Вып. 31, № 1. – С. 91–97.
- Курбатский Н. П. Техника и тактика тушения лесных пожаров. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 154 с.
- Макаров В. П., Малых О. Ф., Горбунов И. В., Пак Л. Н., Зима Ю. В., Банщикова Е. А., Желибо Т. В. Влияние пожаров на флористическое разнообразие сосновых лесов Восточного Забайкалья // Лесной журнал. – 2019. – № 1. – С. 77–86.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. – М.: Наука, 1992. – 264 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 21. Ч. II. Температура воздуха и почвы. – Л.: Гидрометеиздат, 1967. – 504 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: учеб. пособие. – Л.: ЛГУ, 1984. – 288 с.
- Brockway D. G., Lewis C. E. Long-term effects of dormant-season prescribed fire on plant community diversity, structure, and productivity in a longleaf pine wiregrass ecosystem // Forest Ecology and Management. – 1997. – Vol. 96. – P. 167–183.
- Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. – 2005. – Vol. 143. – P. 1–10.
- De Grandpr é L., Gagnon D., Bergeron Y. Changes in understory of Canadian southern boreal forest after fire // Journal of Vegetation Science. – 1993. – Vol. 4. – P. 803–810.
- Driscoll D. A., Henderson M. K. How many common reptile species are fire specialists? A replicated natural experiment highlights the predictive weakness of a fire succession model // Biological Conservation. – 2008. – Vol. 141. – P. 460–471.
- Goldammer J. G., Furyaev V. V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 1996. – 528 p.
- Granström A., Schimmel J. Heat effects on seeds and rhizomes of a selection of boreal forest plants and potential reaction to fire // Oecologia. – 1993. – Vol. 94. – P. 307–313.
- Ivanov V. A., Ivanova G. A., Kovaleva N. M. Post-fire succession in scots pine forests of southern taiga central Siberia // IOP Conference Series Materials Science and Engineering. – 2020. – Vol. 822. – P. 1–7.
- Johnson E. A. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. – Cambridge University Press, New York, 1992. – 129 p.
- Kuuluvainen T., Ruovinen S. Post-fire understorey regeneration in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories // Journal of Vegetation Science. – 2000. – Vol. 11. – P. 801–812.
- Miller T., terHorst C. Testing successional hypotheses of stability, heterogeneity, and diversity in pitcher-plant inquiline communities // Oecologia. – 2012. – Vol. 170. – P. 243–251.
- Peltzer D. A., Bast M. L., Wilson S. D., Gerry A. K. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest // Forest Ecology and Management. – 2000. – Vol. 127. – P. 191–203.
- Proença V., Pereira H. M., Vicente L. Resistance to wildfire and early regeneration in natural broadleaved forest and pine plantation // Acta Oecologica. – 2010. – Vol. 36. – P. 626–633.
- Reyes O., Casal M. Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species // Journal of Vegetation Science. – 2008. – Vol. 19, N. 4. – P. 575–583.
- Richter C., Rejmánek M., Miller J. E., Welch K. R., Weeks J., Safford H. The species diversity × fire severity relationship is humpshaped in semiarid yellow pine and mixed conifer forests // Ecosphere. – 2019. – Vol. 10. – P. 1–16.
- Risberg L., Granström A. The effect of timing of forest fire on phenology and seed production in the fire-dependent herbs *Geranium bohemicum* and *G. lanuginosum* in Sweden // Forest Ecology and Management. – 2009. – Vol. 257. – P. 1725–1731.
- Ruokolainen L., Salo K. The succession of boreal forest vegetation during ten years after slash-burning in Koli National Park, eastern Finland // Annales Botanici Fennici. – 2006. – Vol. 43. – P. 363–378.
- Schimmel J., Granström A. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // Ecology. – 1996. – Vol. 77. – P. 1436–1450.
- Shugart H. H., Leemans R., Bonan G. B. A systems analysis of the global boreal forest. – Cambridge University Press, New York, 1992. – 565 p.
- The Plant List, Version 1.1, 2013. URL: <http://www.theplantlist.org> (дата обращения: 11.10.2019)
- Wang G., Kembell K. Effects of fire severity on early development of understory vegetation // Canadian Journal of Forest Research. – 2005. – Vol. 35. – P. 254–262.

Wardle D. A., Zackrisson O., Nilsson M. C. The charcoal effect in boreal forests: mechanisms and ecological consequences // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 115. – P. 419–426.

Kovaleva N. M., Sobachkin R. S. Influence of controlled burns of different frequency on the herb-shrub layer in the pine forests of the Krasnoyarsk forest-steppe // *Ekosistemy*. 2023. Iss. 33. P. 160–172.

Experimental burns of different frequency (annual, every 2 years, every 3 years and single burnings) with simulation of natural spring fires were modeled in middle-aged pine forests of forb-green-moss of the Krasnoyarsk forest-steppe. In 2014, the prescribed fire of moderate severity resulted in burning out of the herb-shrub and moss cover. The experimental burns of 2015–2018 were ground fires of low severity in which the ground vegetation was burnt out partially (60–70%). The controlled fires led to reduction in the occurrence, projective cover and biomass of the dominant species (*Vaccinium vitis-idaea*). The projective cover of *Rubus saxatilis* and *Maianthemum bifolium* species increased in the post-fire community. The highest biodiversity of the herb-shrub layer was recorded after controlled burns with two year frequency, the lowest – after annual burns. The species richness of the post-fire community mostly consisted of the pre-fire species (80–94%). The maximum value of the index of species diversity (Shannon index) was observed when burns were applied once every two years, the lowest – annually. The smallest projective cover of the herb-shrub layer was registered at the regime of annual burnings and with two years frequency (12 and 14 %, respectively). Single burnings and experimental fires with a frequency of 3 years resulted in 32 and 34 % of the projective cover of the herb-shrub layer, respectively. The average value of ground biomass of herb-shrub layer was 16.0 ± 5.0 g/m² in the pre-fire community. The results of the fifth year of study showed that after single burns the ground biomass was – 40.5 ± 4.3 g/m², after burns with three years frequency it averaged to 15.9 ± 3.3 g/m², with two years frequency – 3.6 ± 0.7 g/m², with annual burning – 7.0 ± 4.2 g/m².

Key words: controlled burning, pine forest, species diversity, ground cover, frequency of fires.

Поступила в редакцию 25.01.23

Принята к печати 22.02.23