

НАЧАЛЬНАЯ ФАЗА ФОРМИРОВАНИЯ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ ГОРНЫХ КЕДРОВНИКОВ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ*

Н. В. Танцырев

Ботанический сад УрО РАН
Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

Динамика численности ценопопуляций древесных растений на этапе их возобновления в связи с внешними экологическими факторами определяет всю последующую структуру и динамику дендроценоза. В статье проведен сравнительный анализ интенсивности и динамики естественного возобновления сосны (кедра) сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в связи с динамикой растительности на гарях в трех типах леса на Северном Урале. Возобновление кедра сибирского на исследуемых гарях начинается на второй год после пожара по формирующемуся моховому покрову (*Polytrichum* sp.). Основным фактором, лимитирующим процесс возобновления, является разрастание высокостебельной травянистой и мелколиственной древесной растительности. По мере зарастания упавших после пожара древесных стволов (валежа) зелеными мхами происходит «переключение» интенсивного возобновления кедра на этот субстрат. Результаты исследования на гари в производном сосняке ягодниково-зеленомошном подтверждают данные о скоротечном лесовосстановлении в этом типе леса и дальнейшем длительном развитии потенциального кедровника под пологом березняка. На гарях в коренном кедровнике мишисто-напоротниковом процесс лесовозобновления и формирование древостоя с доминированием в составе кедра сибирского крайне растянут во времени и протекает через длительную высокотравную стадию. На гарях в коренном ельнике-кедровнике нагорном формирование чистого кедровника возможно при значительной удаленности источников семян других древесных растений и протекает через краткосрочную крупнотравную стадию. Высказано предположение о разной степени адаптации различных типов лесорастительных условий к лесным пожарам, которая выражается в разной продолжительности и интенсивности лесовосстановления в соответствии со степенью и относительной частотой их горимости.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, кедровка, динамика всходов, подрост, напочвенный субстрат, проективное покрытие, динамика растительности.

Conifers of the boreal area. 2022, Vol. XL, No. 5, P. 395–403

THE INITIAL PHASE OF THE FORMATION OF POST-FIRE SIBERIAN STONE PINE MOUNTAIN FORESTS IN THE NORTHERN URALS

N. V. Tantsyrev

Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202a, 8 Marta Str., Yekaterinburg, 620144, Russian Federation

The dynamics of woody plants number cenopopulations at the stage of their renewal in connection with external environmental factors determines the entire subsequent structure and dynamics of dendrocenosis. The article provides a comparative analysis of the intensity and dynamics of the natural renewal of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in connection with the dynamics of vegetation on burnt areas in three types of forests in the Northern Urals. The renewal of the Siberian stone pine in the burnt areas under study begins in the second year after the wildfire along the emerging moss cover (*Polytrichum* sp.). The main factor limiting the process of renewal is the growth of high-stemmed herbaceous and small-leaved woody vegetation. As the tree stems that have fallen after the fire are overgrown with green mosses, the intensive renewal of the cedar is “switched” to this substrate. The results of the study on the burned area in the derived berry-green-moss pine forest confirm the data on the rapid reforestation in this type of forest and the further long-term development of the potential Siberian stone pine forest under the canopy of the birch forest. On burnt areas in the indigenous mossy-fern Siberian stone pine forest, the process of reforestation and the formation of a forest stand dominated by Siberian stand pine is extremely extended in time and proceeds through a long tall grass stage. On burnt areas in the primary upland type of forest, the formation of pure Siberian stone pine forest is possible with a significant remoteness of the sources of seeds of other woody plants and proceeds through a short-term large-shrub stage. An assumption is made about the different degree of adaptation of various types of forest conditions to wild

* Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический Сад УрО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117072810009-8).

fires, which is expressed in different duration and intensity of reforestation in accordance with the degree and relative frequency of their burning.

Keywords: *Pinus sibirica, nutcracker, dynamics of seedlings, undergrowth, soil substrate, projective cover, vegetation dynamics.*

ВВЕДЕНИЕ

В основе решения задачи устойчивого воспроизводства лесов лежит комплексное исследование сложных закономерностей динамики численности природных ценопопуляций древесных растений на этапе их возобновления и структурно-функциональных связей с внешними экологическими факторами и другими компонентами лесных экосистем. В этой связи, значительное количество работ посвящено возобновлению ценнейшего лесообразующего вида России – сосны (кедра) сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour). Существует мнение, что сосна кедровая сибирская или кедр сибирский – по происхождению горный вид, успешно адаптировавшийся к равнинным условиям Западной Сибири [3; 4; 31]. Предполагается, что обширные сухолюбивые кедровники Западной Сибири и предгорно-низкогорного Зауралья в большинстве случаев относительно одновозрастны и имеют пирогенное происхождение [10; 25], а горные кедровники Урала не затронутые пожаром – разновозрастны [7].

Согласно исследованиям, проведённым в зеленомошной группе типов леса Зауралья и Западной Сибири, восстановительно-возрастная динамика [10; 16; 25; 26] развития послепожарных кедровников протекает в несколько фаз и периодов через производную мелколиственную формацию. Причем начальная или первая фаза [10; 16; 25] его возобновления на гарях в зеленомошной группе типов леса протекает в кратчайшие сроки (20–40 лет) одновременно с другими лесообразующими древесными видами при эдификаторной роли мелколиственных [15; 23; 25]. Основное внимание при изучении этого процесса уделялось количественной характеристике и, отчасти, динамике лесовозобновления и, в значительно меньшей степени, среднестатистическим параметрам и динамике биотических и абиотических факторов среды, динамике и видовому составу другой конкурентной и комменсальной растительности. Поэтому в исследованиях именно начальной фазы, которая определяет всю последующую структуру и динамику дендроценоза остается много белых пятен. При этом, в других группах типов леса, широко распространенных в горной тайге Среднего и Северного Урала [8; 11], особенности естественного возобновления кедра и сопутствующих лесообразующих видов на гарях, в зависимости от изменений факторов среды, почти не рассматривались.

Одним из коренных экологических отличий кедра сибирского и других близкородственных видов пятихвойных сосен с бескрылыми семенами от других лесообразующих видов является зоохория ее семян (точнее – орнитохория). Если семена анемохорных видов случайно попадают на пригодный для прорастания субстрат, то семена кедра, как кормовые запасы, целенаправленно заносятся тонкоклювой кедровкой (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm)

в конкретный тип почвенного субстрата с определенными условиями экотопа [29]. С этой особенностью связано отмечаемое обилие подроста и всходов кедра на значительном расстоянии от семеносящих древостоев [2; 6; 15; 22; 32; 35; 34] на участках с моховым покровом и на полуразложившемся древесном валеже [2; 15; 18; 27; 31].

Цель данной работы – сравнительный анализ динамики естественного возобновления кедра сибирского на гарях в трех, распространенных на Урале, горных типах леса в связи с динамикой напочвенного субстрата и фитоценотической среды.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение динамики растительности, типов напочвенного субстрата и возобновления кедра сибирского и сопутствующих древесных растений на гарях проведено в темнохвойных горных лесах южной части Североуральской среднегорной провинции Уральской горно-лесной области [11] на границе Среднего и Северного Урала (Свердловская область Новолялинское лесничество).

Исследования проведены на гарях в низкогорном (300 м над уровнем моря (н.у.м.)) производном сосняке ягодниково-зеленомошном и среднегорных (на высоте 500–600 м н.у.м.) коренных кедровнике мшисто-папоротниковом и ельнике-кедровнике нагорном. На гари в сосняке ягодниково-зеленомошном пробные площади закладывались через 8, 13, 16 и 32 года после пожара. Пробные площади в ельнике-кедровнике мшисто-папоротниковом заложены на гарях 2-, 5-, 13-, 19- и 31-летней давности, а в ельнике-кедровнике нагорном – на гарях 8-, 13- и 19-летней давности, представляющих собой элементы единых генетических рядов развития соответствующих древостоев [30]. Гари в ягодниково-зеленомошном и мшисто-папоротниковом типах леса непосредственно примыкают к древостоям с участием или доминированием в их составе кедра сибирского. Гари в нагорном типе леса, расположенные на вершинах увалов и верхних частях склонов представляют собой часть обширных гарей, занимающих все элементы макрорельефа. Поэтому их обсеменение лесообразующими древесными видами происходит от источников семян находящихся ниже по склонам и не ближе 300 м.

Количественный учёт параметров напочвенной среды, конкурентной растительности (степень проективного покрытия поверхности в процентном отношении), всходов и подроста древесных растений проведён на сериях учётных площадок (по 36–50) размером 5х5 м. Учетные площадки располагались на гарях в пределах типа леса, через 20 м параллельными рядами с расстоянием между ними 50 м. Численность подроста кедра определялась по двум параметрам: по количеству характерных плотных групп («гнезд») подроста, проросших из неиспользованных кедровкой

кладовок, и количеству особей в них. Возраст подростка определен с точностью до одного года по числу годовичных вертикальных приростов терминального побега. Первоначальная численность ежегодных генераций всходов кедр реконструирована по возрастной структуре подростка и эмпирическим коэффициентам кривых его выживания [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исторически сложилось, что степень подверженности пожарам лесов в регионе исследований различна. Леса зеленомошной группы типов леса, к которым относится рассматриваемый ягодниково-зеленомошный тип, занимающие обширные территории Западно-Сибирской равнины, широко распространенные в холмисто-предгорной и низкогорной части восточного макросклона Урала, представлены послепожарными сосняками и березняками со вторым ярусом из ели, кедр и пихты [9; 25]. В лесах этого типа наблюдается относительно частая повторяемость стихийных пожаров. Производные (на месте темнохвойных лесов) сосняки в ряде случаев неоднократно пройдены низовыми пожарами, о чём свидетельствуют пожарные раны на стволах деревьев. В древостоях сохраняются обгоревшие сухостойные стволы крупных сосен, лиственниц и кедров.

Коренные разновозрастные кедровники и ельники травяно-папоротниковой группы типов леса, в том числе мшисто-папоротникового типа, характерны для верхних и средних частей горных склонов основного водораздела и западного макросклона Урала, а кедровники и ельники нагорные – для вершин гор, хребтов и увалов [11]. По своим условиям и характеристике данная группа близка черным кедровникам [14; 18] горных систем Южной Сибири. В составе древостоев обычны деревья кедр старше 400 лет и сравнительно часто встречаются деревья, носящие следы ударов молний. Тем не менее, в относительно сомкнутых и влажных темнохвойных лесах широкого возникновения и распространения лесных пожаров не наблюдалось. Изменение пожарной обстановки в горных лесах, по видимому, связано с началом интенсивного промышленного освоения лесов и появлением обширных вырубок, на которых загорания от молний стали происходить почти ежегодно в первой половине лета. В результате сплошной рубки древостоя произошло изменение светового и водного режимов. При сочетании большого количества сухих порубочных остатков, сохраненного темнохвойного подростка, ежегодного сухого опада иван-чая и малины, образовавшиеся кипрейные и кипрейно-вейниковые вырубки [17] представляют собой в это время высокопожароопасные участки. Оставленные на вырубках семенные куртины и отдельные деревья являются своего рода «молниеприемниками», усугубляя эту опасность. Таким образом, здесь наблюдается сочетание природного и антропогенного факторов возникновения лесных пожаров. С территории вырубок и сформировавшихся из подростка хвойных молодняков, пожары распространялись и в граничащие с ними участки спелых и перестойных древостоев.

Согласно возрастной структуре подростка и реконструированной первоначальной ежегодной численно-

сти всходов кедр, появление его на всех гарях начинается на второй год после пожара (рис. 1–3). Но дальнейшая динамика и период эффективного возобновления кедр в рассматриваемых типах леса различны. Общим является то, что кедровки, избегая устраивать запасы в мертвом обгоревшем субстрате, начинают заносить семена лишь на следующий год после пожара на участки с формирующимся моховым покровом [27]. В первые годы после пожара он представлен политриховыми мхами (*Polytrichum commune*, *P. strictum*, *P. juniperinum*). Через два года после пожара в начале лета мертвый обгоревший субстрат продолжает преобладать (около 60 %) в поверхности гарей. В это же время, общее проективное покрытие разрозненных пятен мхов, на которых появляются первые всходы кедр (рис. 1–3), составляет 10–15 %. Проективное покрытие трав (в основном *Chamaenerion angustifolium*) к этому времени – в среднем 12 %. На 4–5-й год доля обгоревшего субстрата снижается в среднем до 11%, а проективное покрытие мхов увеличивается до 36–50 %. Своего максимального значения в ягодниково-зеленомошном (рис. 1) и мшисто-папоротниковом (рис. 2) типах леса оно достигает на 5–8-й год, после чего происходит их вытеснение высокостебельной травянистой растительностью [1; 9]. На гарях в нагорном типе леса (рис. 3) проективное покрытие мхов продолжает расти и происходит лишь смена их видового состава. На 13-й год после пожара наряду с политриховыми мхами фрагментарно начинает встречаться *Pleurozium Schreberi* (около 10%). На 19-й год доля участия в составе мхов *Pl. Schreberi* возрастает до 25 %. Через 30 лет после пожара политриховые мхи в рассматриваемых типах леса не встречаются.

На гарях в сосняке ягодниково-зеленомошном возобновление кедр носит скачкообразный характер (рис. 1, а). Здесь значительно преобладают всходы, появившиеся на 3–5-й год после пожара, на моховом покрове. В дальнейшем отмечается резкий спад и приостановка возобновления к 10–12-му году. На гарях в кедровнике мшисто-папоротниковом в течение 16-ти лет ежегодно происходит относительно равномерное незначительное появление единичных «гнезд» всходов кедр по разрозненным пятнам мхов (рис. 2, а). На гарях в нагорном типе леса (рис. 3) наблюдается более интенсивное ежегодное появление всходов кедр с чередующимися относительно плавными подъемами и спадами в течение 20-ти лет без приостановки.

Спад и приостановка возобновления кедр обусловлены, в первую очередь, тем, что кедровка перестает заносить семена на гарь по мере развития высокостебельной травянистой (первоначально *Chamaenerion angustifolium*, который постепенно сменяет *Calamagrostis arundinaceae*), кустарниковой (*Rubus idaeus*, *Rosa cinnamomea*, *R. acicularis*), а в ягодниково-зеленомошном типе также и мелколиственной древесной растительности, которая препятствует доступу птиц к поверхности почвы [5]. В целом обилие подростка кедр положительно связано со степенью проективного покрытия мхов и отрицательно – с проективным покрытием травянистой и мелколиственной древесной растительности [27].

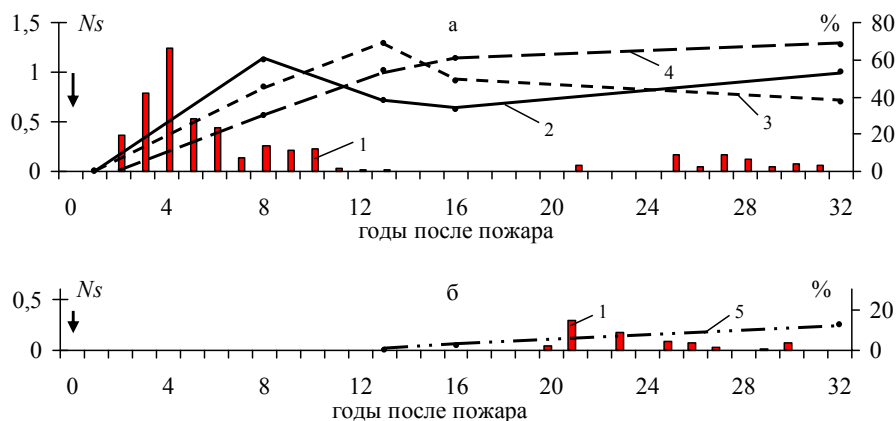


Рис. 1. Динамика проективного покрытия растительности (%) и численности всходов кедр (N_s) на моховом покрове (а) и древесном валеже (б) на гари в ягодниково-зеленомошном типе леса: 1 – численность всходов, тыс. экз./га; 2 – моховой покров; 3 – высокостебельная травянистая растительность; 4 – древесная растительность; 5 – микроповышения из полуразложившегося древесного валежа с моховым покровом. Стрелкой указан год пожара

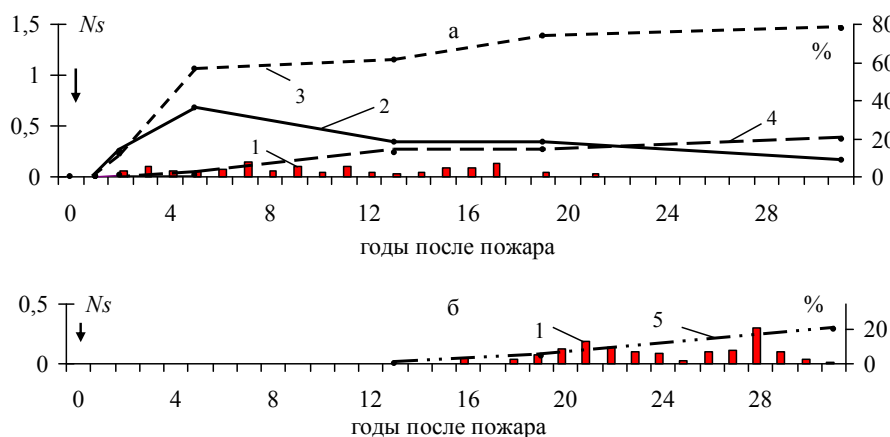


Рис. 2. Динамика проективного покрытия растительности (%) и численности всходов кедр (N_s) на моховом покрове (а) и древесном валеже (б) на гари в мшисто-папоротниковом типе леса: 1 – численность всходов, тыс. экз./га; 2 – моховой покров; 3 – высокостебельная травянистая растительность; 4 – древесная растительность; 5 – микроповышения из полуразложившегося древесного валежа с моховым покровом. Стрелкой указан год пожара

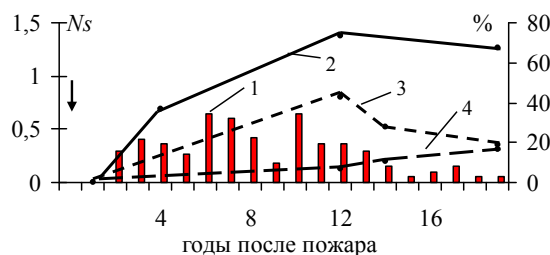


Рис. 3. Динамика проективного покрытия растительности (%) и численности всходов кедр (N_s) на моховом покрове на гари в нагорном типе леса: 1 – численность всходов, тыс. экз./га; 2 – моховой покров; 3 – высокостебельная травянистая растительность; 4 – древесная растительность. Стрелкой указан год пожара

Другим фактором, явно ограничивающим доступ кедровки к субстрату и влияющим на успешность возобновления кедр на гари в первые послепожарные годы, является захламленность неразложившимся древесным валежом [27]. Сам неразложившийся древесный валеж, как субстрат не пригоден для поселе-

ния кедр. Вывал погибшего древостоя может продолжаться в течение нескольких лет. На 13–19-й год после пожара степень захламленности древесным валежом составляет 28–55 % проективного покрытия поверхности гарей. Через 10–20 лет после пожара его поверхность начинает постепенно зарастать зелёными

мами и становится пригодной для поселения древесных растений [24]. К 19-му году после пожара доля участия этого нового субстрата составляет 2–4 %. Через 30 лет после пожара она возрастает до 12–20 % (рис. 1, б–2, б), а не разложившегося древесного валежа – не превышает $8,0 \pm 1,1\%$.

По мере развития мелколиственного полога на гари в ягодниково-зеленомошном типе леса происходит вытеснение травянистой растительности и, начиная с 15–16-го года после пожара, реализуется «вторая волна» [15] возобновления кедра по восстанавливающемуся зеленомошному покрову (рис. 1, а). Одновременно всходы кедрового дерева начинают появляться на полуразложившемся пожарном древесном валеже (рис. 1, б) с зеленомошным покровом. В отличие от гарей в зеленомошной группе типов леса, где апогей *Chamaenerion angustifolium* приходится на 4–5-й годы после пожара [13; 19], на гарях в мшисто-папоротниковом типе леса он продолжает доминировать (рис. 2, а) вместе с *Calamagrostis arundinaceae*, *Aconitum excelsum*, *Cacalia hastata*, *Umbellifera* sp., *Peonia anomala*, *Dropteria filix mas*, *Stellaria holostea* и др., достигая к 13-ти годам проективного покрытия 61 %, к 19-ти – 74 % и к 31-му году – 78 %. Проективное покрытие кустарников напротив сокращается с 6-го года (49,1 %) за счёт отмирания *Rubus idaeus* до 7 % к 31-му году. Плотный покров высокотравья препятствует доступу кедровки к пятнам *Pleurozium Schreberi* и *Hylocomium splendens* под куртинами и отдельными деревьями и кустами (общее проективное покрытие не превышает 20 %). Поэтому интенсивное появление всходов кедрового дерева с 14–16-го года происходит только на полуразложившемся послепожарном древесном валеже с покровом из зеленых мхов (рис. 2, б). В нагорном типе леса диаметр древесных стволов ели и пихты не превышает 24-х см. Такие упавшие стволы быстро разлагаются за исключением старых единичных деревьев кедрового дерева диаметром около 40 см. Общая степень участия в напочвенном покрове таких микроповышений здесь не значительна ($0,4 \pm 0,1\%$). Редкая слабо развитая травянистая растительность (проективное покрытие не превышает $42,4 \pm 4,7\%$) высотой не более 30–50 см не препятствует доступу кедровки к открытому моховому субстрату, на котором возобновление кедрового дерева может продолжаться в течение длительного времени (рис. 3).

Анализ видовой структуры подростов на гари в производном сосняке ягодниково-зеленомошном подтверждает литературные данные о возобновлении кедрового дерева совместно с другими лесобразующими видами и об эдификаторной роли мелколиственных в формировании фитоценозов в этом типе леса [9; 10; 15; 23; 25]. С 13-го по 32-й годы после пожара, в результате естественного изреживания, общая численность древесных растений сократилась (рис. 4): берёзы (*Betula pendula* Roth) – с $20,8 \pm 1,6$ до $10,8 \pm 0,6$ тыс. экз./га, сосны (*Pinus silvestris* L.) – с $2,5 \pm 0,3$ до $1,8 \pm 0,3$ тыс. экз./га, лиственницы (*Larix Sukaczewii* N. Dyl.) – с $1,0 \pm 0,1$ до $0,2 \pm 0,1$ тыс. экз./га, ели (*Picea obovata* Ledeb.) – с $2,9 \pm 0,35$ до $2,4 \pm 0,4$ тыс. экз./га. Численность кедрового дерева осталась почти на прежнем уровне ($1,3 \pm 0,1$ тыс. экз./га в $1,2 \pm 0,1$ тыс. «гнезд»/га), видимо

за счёт продолжающегося заноса семян кедровкой на восстанавливающийся покров из зеленых мхов (проективное покрытие $53,0 \pm 7,5\%$) и древесный валеж. Преобладающая в составе берёза диаметром на высоте 1,3 м до 12 см образует древостой высотой 8–12 м с небольшим участием сосны и единичным – лиственницы. Высота кедрового дерева первого послепожарного поколения 23–29-летнего возраста колеблется от 1,5 до 4 м. В течение этого периода оптимизация обильного возобновления кедрового дерева сибирского возможна за счёт проведения интенсивных рубок ухода. Снижение проективного покрытия полога мелколиственных до 40 % путем их вырубki способствует доступу кедровки к предпочитаемым участкам и, как следствие, приводит к увеличению численности всходов кедрового дерева [28]. В дальнейшем здесь возможно развитие потенциального кедровника [3; 12] под пологом берёзняка.

Гарь в кедровнике мшисто-папоротниковом через 30 лет после пожара остается почти не возобновившейся и представляет собой речину (рис. 5, а) с проективным покрытием древесного яруса 19,5%, средней высотой 7 м, включая кусты (до 0,6 тыс. экз./га) ивы козьей (*Salix caprea* L.) и рябины (*Sorbus sibirica* Hedl.). Общая численность деревьев, подростов разного возраста и всходов всех видов, появившихся здесь после пожара составляет всего 2,2 тыс. экз./га. В составе подростов преобладают кедр ($0,9 \pm 0,1$ тыс. экз./га), в меньшей степени – ель ($0,8 \pm 0,1$ тыс. экз./га). Количество пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) (0,1 тыс. экз./га) и берёзы (0,3 тыс. экз./га) незначительно. Причем 70 % подростов кедрового дерева, 54 % ели и 83 % пихты произрастает на полуразложившемся древесном валеже с зеленомошным покровом. По всей вероятности в составе погибшего древостоя берёза отсутствовала или ее участие было единичным, что исключает ее обильное вегетативное возобновление.

По сравнению с количеством других лесобразующих видов, на гарях 19-летней давности в ельнике-кедровнике нагорном в видовом составе наблюдается явное доминирование кедрового дерева при его относительно невысокой общей численности ($2,4 \pm 0,4$ тыс. экз./га в $1,5 \pm 0,1$ тыс. «гнезд»/га). Количество ели незначительно (0,3 тыс. экз./га). Берёза встречается единично (0,2 тыс. экз./га) и не оказывает существенного влияния на развитие всходов и подростов темнохвойных растений. Роль полога мелколиственных видов здесь в какой-то мере выполняют рябина и ива козья, численность кустов, которых составляет 2,3 тыс. экз./га, средней высотой 2,5–3,5 м и общим проективным покрытием 16,7 %. Некоторое снижение интенсивности возобновления кедрового дерева возможно обусловлено развитием их полога и развитием подростов кедрового дерева первых послепожарных поколений. Доминирование кедрового дерева в составе подростов и крайне слабое возобновление берёзы и ели может быть вызвано значительной удалённостью источников обсеменения, расположенных ниже по горным склонам, откуда их семена возможно не долетают. В то же время кедровка способна разносить семена кедрового дерева на расстояния до 30 километров [3; 6; 33; 35]. С этим, возможно, связано увеличение и доминирование в составе древостоев кедрового дерева на месте обширных гарей по мере удаления от периферийной к центральной части.

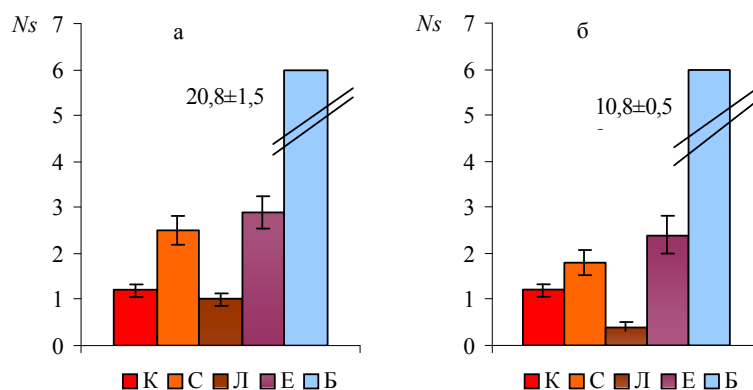


Рис. 4. Численность (N_s , тыс. экз./га) и видовой состав древесной растительности на гари в ягодниково-зеленомошном типе леса через 13 лет после пожара (а) и через 32 года после пожара (б): К – кедр; С – сосна; Л – лиственница; Е – ель; Б – береза. Вертикальные линии – ошибки средних величин ($\pm m$)

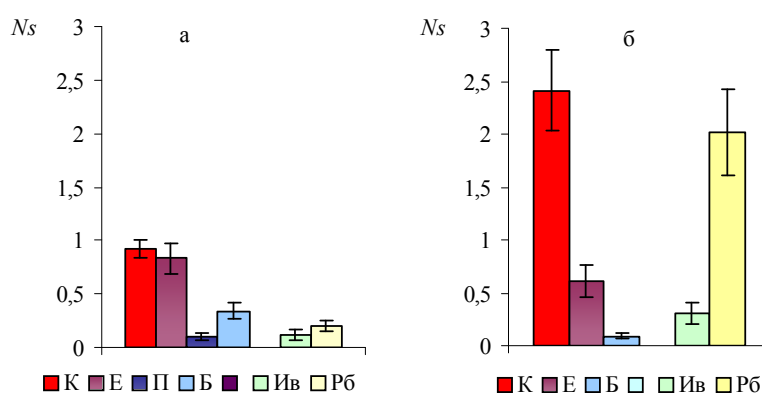


Рис. 5. Численность (N_s , тыс. экз./га) и видовой состав древесной растительности на гари 31-летней давности в мшисто-папоротниковом (а) типе леса и на гари 19-летней давности в нагорном (б) типе леса: К – кедр; Е – ель; П – пихта; Б – береза; Ив – ива козья; Рб – рябина. Вертикальные линии – ошибки средних величин ($\pm m$)

При близком расположении обсеменителей к гарям в нагорном типе леса с его открытыми условиями, возможно быстрое возобновление древесных растений, в том числе пиропитных [20]. Это подтверждают, часто встречающиеся в части восточного макросклона Урала сосняки нагорные.

Сравнивая интенсивность и сроки протекания процесса лесовозобновления на гарях в рассматриваемых типах леса, гипотетически напрашивается вывод о некоторой прямой связи со степенью и относительной частотой подверженности их пожарам (горимостью). В часто горимых лесах ягодниково-зеленомошного и нагорного типов процесс лесовозобновления и формирование молодого древостоя проходит в короткие сроки. В, практически ранее не горимых без воздействия предварительных факторов, горных лесах мшисто-папоротникового и близких к нему типов лесовозобновительный процесс на гарях крайне растянут во времени. Возможно, в этом выражается разная определенная степень адаптации к лесным пожарам не только отдельных растительных видов и их сообществ, но и самих типов лесорастительных условий. Если предположить, что ягодниково-зеленомошный и нагорный типы леса исторически оказались адаптированы к пожарам, то по сравнению

с ними, кедровник мшисто-папоротниковый и близкие к нему типы леса выглядят абсолютно не адаптированными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первоначальное возобновление кедр на гарях в рассматриваемых типах леса начинается на второй год после пожара и обусловлено восстановлением мохового покрова. Лимитирующим фактором возобновления является в мшисто-папоротниковом типе леса высокостебельной травянистой растительности, а в ягодниково-зеленомошном – дополнительно и мелколиственной древесной. В нагорном типе разрастание крупных кустарников лишь частично может снижать интенсивность возобновления. По мере зарастания поверхности древесного валежа зелеными мхами, в ягодниково-зеленомошном типе леса происходит частичное, а в мшисто-папоротниковом – полное «переключение» процесса занесения семян кедровкой с напочвенного мохового покрова на этот тип субстрата.

Результаты исследований на гари в сосняке ягодниково-зеленомошном полностью подтверждают имеющиеся многочисленные литературные данные о протекающем здесь лесовозобновлении в кратчай-

шие сроки и дальнейшем развитии темнохвойных лесов с участием кедра сибирского, как потенциальных кедровников через длительную мелколиственную стадию. На гарях в кедровнике мшисто-папоротниковом лесовосстановительный процесс крайне растянут во времени, проходит через относительно длительную высокотравную стадию. Относительно интенсивное возобновление кедра и других древесных растений здесь возможно лишь на микропрвышениях из послепожарного полуразложившегося древесного валежа с моховым покровом. Лесовосстановление на гари в ельнике-кедровнике нагорном, где слаборазвитая конкурентная растительность не препятствует попаданию и прорастанию семян древесных растений на открытом моховом покрове, проходит через относительно краткосрочную крупнокустарниковую стадию. Появление всходов кедра здесь происходит ежегодно в течение двадцати лет без приостановки. Причем, формирование древостоев с преобладанием в составе кедра сибирского (кедровников) на гарях в мшисто-папоротниковом и нагорном типах леса, при некоторой удаленности источников семян других древесных растений, происходит уже на стадии молодняка.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Ахминова М.П. Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зеленых мхов в еловых лесах таежной зоны // Фитоценология и биоценология темнохвойной тайги. Л. : Наука, 1970. С. 32–41.
2. Бех И.А., Воробьев В.Н. Потенциальные кедровники. Проблемы кедра. Томск, СО РАН, Ин-т экологии природных комплексов – филиал ин-та леса им. В. Н. Сукачёва. 1998. Вып. 6. 123 с.
3. Бех И.А., Кривец С.А., Бисирова Э.М. Кедр – жемчужина Сибири. Ин-т мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, 2011. 54 с.
4. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л. : Наука, 1978. 188 с.
5. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск : Наука, 1980. 261 с.
6. Воробьев В.Н. Кедровка и ее взаимосвязи с кедром сибирским (Опыт количественного анализа.) Новосибирск : Наука, 1982. 113 с.
7. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорий Урала. М. : Наука, 1975. 284 с.
8. Залесов С.В., Секерин Е.М., Платонов Е.П. Анализ распространения сосны кедровой сибирской по территории Свердловской области // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 5. С. 41–48.
9. Кирсанов В.А. Возрастная структура и естественное возобновление кедра сибирского на Северном Урале и в смежном Зауралье // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Свердловск : АН СССР УНЦ, 1975. С. 129–145.
10. Кирсанов В.А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на Северном Урале // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск : АН СССР УНЦ, 1976. С. 104–112.
11. Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск : АН СССР УНЦ, 1973. 176 с.
12. Колесников Б.П., Смолоногов Е.П. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауральского Приобья // Проблемы кедра. Новосибирск : СО АН СССР, 1960. С. 21–31.
13. Комарова Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток : ДВО АН СССР, Биолого-почвенный ин-т. 1992. 224 с.
14. Коновалова М.Е. Восстановительная динамика леса на сплошных вырубках горных кедровников Южной Сибири // Лесоведение. 2015. № 4. С. 267–274.
15. Крылов Г.В., Таланцев Н.К., Козакова Н.Ф. Кедр. М. : Лесная пром-сть, 1983. 216 с.
16. Николаева С.А., Бех И.А., Савчук Д.А. Оценка этапов восстановительно-возрастной динамики темнохвойно-кедровых лесов по дендрохронологическим данным (на примере Кеть-Чулымского Междуречья) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2008. № 3(4). С. 180–185.
17. Обыденников В.И., Кожухов Н.И. Типы выруб и возобновление леса. М. : Лесная пром-сть, 1977. 173 с.
18. Поляков В.И., Семечкин И.В. Динамика и устойчивость черневых кедровников Западного Саяна // Лесоведение. 2004. № 2. С. 12–19.
19. Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. : Наука, 1992. 257 с.
20. Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. 2012. 272 с.
21. Санников С.Н., Танцырев Н.В. Кривые выживания подроста сосны сибирской как основа реконструкции динамики его численности // Лесоведение. 2015. № 4. С. 275–281.
22. Санников С.Н., Танцырев Н.В., Петрова И.В. Инвазия популяций сосны сибирской в горную тундру Северного Урала // Сибирский экологический журнал. 2018. № 4. С. 449–461. URL: <https://doi.org/10.15372/SEJ20180406>.
23. Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья. Новосибирск : Наука, СО АН СССР, 1979. 108 с.
24. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М. : Лесная пром-сть, 1983. 192 с.
25. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства). Свердловск : РИСО УрО АН СССР, 1990. 288 с.
26. Смолоногов Е.П., Кирсанов В.А., Трусов П.Ф. Особенности возрастной динамики темнохвойно-кедровых лесов Северного Урала // Использование и воспроизводство кедровых лесов. Новосибирск : Наука, 1971. с. 72–81.

27. Танцырев Н.В. Лесоводственно-экологический анализ естественного возобновления кедров сибирского на сплошных гарях и рубках в горных лесах Северного Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2012. 23 с.

28. Танцырев Н.В. Влияние рубок ухода в производных сосняках на последующее возобновление кедров сибирского // Леса России и хозяйство в них. Екатеринбург, 2016. № 1 (вып. 56). С. 25–32.

29. Танцырев Н.В. Анализ размещения кедровых кладовок семян кедров сибирского по следам их зимнего использования // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.П. Филиппова. Улан-Удэ, 2020. № 3(60). С. 117–125. DOI: 10.34655/bgsha.2020.60.3.018.

30. Третьяков Н.В. Метод исследования динамики древостоев данного типа леса // Труды Лесотехнической академии. 1956. Вып. 73. С. 101–116.

31. Усольцев В.А. Этюды о наших лесных деревьях. Екатеринбург : Банк культурной информации. Серия «Природа Урала», 2008. 188 с.

32. Lanner R.M. Made for each other. A symbiosis of birds and pines. New York, Oxford, Oxford University Press, 1996. 160 p.

33. Lanner R.M. Nikkanen T. Establishment of Nucifraga–Pinus mutualism in Finland // Ornithologia Fennica 1990. 67. p. 24–27.

34. Maher C.T., Nelson C.R., Larson A.J., Sala A. Ecological effects effectiveness of silvicultural restoration treatments in whitebark pine forests. // Forest Ecology and Management. 2018. 429. Pp. 534–548.

35. McLane A.J., Semeniuk C., McDermid G.J., Tomback D.F., Lorenz T., Marceau D. Energetic behavioral-strategy prioritization of Clark's nutcrackers in whitebark pine communities: An agent-based modeling approach // Ecological Modeling, 2017. 354. P. 123–139.

36. Schaming T.D., Sutherland C.S. Landscape- and local-scale habitat influences on occurrence and detection probability of Clark's nutcrackers: Implications for conservation. PLoS ONE 2020 15(5): e0233726.

REFERENCES

1. Akhminova M.P. Eksperimental'nyye dannyye o vidovom sostave i strukture sinuziy zelenykh mkhov v elovykh lesakh tayezhnoy zony // Fitotsenologiya i biotsenologiya temnokhvoynoy taygi. L. : Nauka, 1970. С. 32–41.

2. Bekh I.A., Vorob'yev V.N. Potentsial'nyye kedrovniki. Problemy kedra. Tomsk, SO RAN, In-t ekologiy prirodnikh kompleksov – filial in-ta lesa im. V. N. Sukachëva. 1998. Vyp. 6. 123 s.

3. Bekh I.A., Krivets S.A., Bisirova E.M. Kedr – zhemchuzhina Sibiri. In-t monitoringa klimaticheskikh i ekologicheskikh sistem SO RAN, 2011. 54 s.

4. Bobrov E.G. Lesoobrazuyushchiye khvoynyye SSSR. L. : Nauka, 1978. 188 s.

5. Vladyshevskiy D.V. Ekologiya lesnykh ptits i zverey (Kormodobyvaniye i ego biotsenoticheskoye znacheneye). Novosibirsk : Nauka, 1980. 261 s.

6. Vorob'yev V.N. Kedrovka i yeye vzaimosvyazi s kedrom sibirskim (Opyt kolichestvennogo analiza.) Novosibirsk : Nauka, 1982. 113 s.

7. Gorchakovskiy P.L. Rastitel'nyy mir vysokogor'iy Urala. M. : Nauka, 1975. 284 s.

8. Zalesov S.V., Sekerin E.M., Platonov E.P. Analiz rasprostraneniya sosny kedrovoy sibirskoy po territorii Sverdlovskoy oblasti // Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. 2014. № 5. S. 41–48.

9. Kirsanov V.A. Vozrastnaya struktura i estestvennoye vozobnovleniye kedra sibirskogo na Severnom Urale i v smezhnom Zaural'ye // Lesoobrazovatel'nyy protsess na Urale i v Zaural'ye. Sverdlovsk : AN SSSR UNTs, 1975. S. 129–145.

10. Kirsanov V.A. Formirovaniye i razvitiye kedrovnika zelenomoshno-yagodnikovogo na Severnom Urale // Vosstanovitel'naya i vozrastnaya dinamika lesov na Urale i v Zaural'ye. Sverdlovsk : AN SSSR UNTs, 1976. S. 104–112.

11. Kolesnikov B.P., Zubareva R.S., Smolonogov E.P. Lesorastitel'nyye usloviya i tipy lesov Sverdlovskoy oblasti. Sverdlovsk : AN SSSR UNTs, 1973. 176 s.

12. Kolesnikov B.P., Smolonogov E.P. Nekotoryye zakonomernosti vozrastnoy i vosstanovitel'noy dinamiki kedrovnykh lesov Zaural'skogo Priob'ya // Problemy kedra. Novosibirsk : SO AN SSSR, 1960. S. 21–31.

13. Komarova T.A. Poslepozharnyye suksessii v lesakh Sikhotealin'ya. Vladivostok : DVO AN SSSR, Biologo-pochvennyy in-t. 1992. 224 s.

14. Konovalova M.E. Vosstanovitel'naya dinamika lesa na sploshnykh vyrubkakh gornykh kedrovnikov Yuzhnoy Sibiri // Lesovedeniye. 2015. № 4. S. 267–274.

15. Krylov G.V., Talantsev N.K., Kozakova N.F. Kedr. M. : Lesnaya prom-st', 1983. 216 s.

16. Nikolayeva S.A., Bekh I.A., Savchuk D.A. Otsenka etapov vosstanovitel'no-vozrastnoy dinamiki temnokhvoynno-kedrovnykh lesov po dendrokronologicheskim dannym (na primere Ket'-Chulym'skogo Mezhdurech'ya) // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya. 2008. № 3(4). S. 180–185.

17. Obyedennikov V.I., Kozhukhov N.I. Tipy vyrobok i vozobnovleniye lesa. M. : Lesnaya prom-st', 1977. 173 s.

18. Polyakov V.I., Semechkin I.V. Dinamika i ustoychivost' chernykh kedrovnikov Zapadnogo Sayana // Lesovedeniye. 2004. № 2. S. 12–19.

19. Sannikov S.N. Ekologiya i geografiya estestvennogo vozobnovleniya sosny obyknovennoy. M. : Nauka, 1992. 257 s.

20. Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V. Ocherki po teorii lesnoy populyatsionnoy biologii. Ekaterinburg, Botanicheskiy sad UrO RAN. 2012. 272 s.

21. Sannikov S.N., Tantsyrev N.V. Krivyye vyzhivaniya podrosta sosny sibirskoy kak osnova rekonstruktsii dinamiki ego chislennosti // Lesovedeniye. 2015. № 4. S. 275–281.

22. Sannikov S.N., Tantsyrev N.V., Petrova I.V. Invaziya populyatsiy sosny sibirskoy v gornuyu tundru Severnogo Urala // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2018. № 4. С. 449–461. URL: <https://doi.org/10.15372/SEJ20180406>.

23. Sedykh V.N. Formirovaniye kedrovnykh lesov Priob'ya. Novosibirsk : Nauka, SO AN SSSR, 1979. 108 s.

24. Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F. Ekologicheskaya rol' vetrovalov. M. : Lesnaya prom-st', 1983. 192 s.

25. Smolonogov E.P. Ekologo-geograficheskaya differentsiatsiya i dinamika kedrovyykh lesov Urala i Zapadno-Sibirskoy ravniny (ekologo-lesovodstvennyye osnovy optimizatsii khozyaystva). Sverdlovsk : RISO UrO AN SSSR, 1990. 288 s.
26. Smolonogov E.P., Kirsanov V.A., Trusov P.F. Osobennosti vozrastnoy dinamiki temnokhvoyno-kedrovyykh lesov Severnogo Urala // Ispol'zovaniye i vosproizvodstvo kedrovyykh lesov. Novosibirsk : Nauka, 1971. s. 72–81.
27. Tantsyrev N.V. Lesovodstvenno-ekologicheskiy analiz estestvennogo vozobnovleniya kedra sibirskogo na sploshnykh garyakh i vyrubkakh v gornyykh lesakh Severnogo Urala : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Ekaterinburg, 2012. 23 s.
28. Tantsyrev N.V. Vliyaniye rubok ukhoda v proizvodnykh sosnyakh na posleduyushcheye vozobnovleniye kedra sibirskogo // Lesa Rossii i khozyaystvo v nikh. Ekaterinburg, 2016. № 1 (vyp. 56). S. 25–32.
29. Tantsyrev N.V. Analiz razmeshcheniya kedrovkoy kladovok semyan kedra sibirskogo po sledam ikh zimnego ispol'zovaniya // Vestnik Buryatskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii im. V.R. Filippova. Ulan-Ude, 2020. № 3(60). S. 117–125. DOI: 10.34655/bgsha.2020.60.3.018.
30. Tret'yakov N.V. Metod issledovaniya dinamiki drevostoyev dan
31. Usol'tsev V.A. Etyudy o nashikh lesnykh derev'yakh. Ekaterinburg : Bank kul'turnoy informatsii. Seriya «Priroda Urala», 2008. 188 s.
32. Lanner R.M. Made for each other. A symbiosis of birds and pines. New York, Oxford, Oxford University Press, 1996. 160 p.
33. Lanner R.M., Nikkanen T. Establishment of Nucifraga–Pinus mutualism in Finland // Ornis Fenn 1990. 67. p. 24–27.
34. Maher C.T., Nelson C.R., Larson A.J., Sala A. Ecological effects effectiveness of silvicultural restoration treatments in whitebark pine forests. // Forest Ecology and Management. 2018. 429. Pp. 534–548.
35. McLane A.J., Semeniuk C., McDermid G.J., Tomback D.F., Lorenz T., Marceau D. Energetic behavioral-strategy prioritization of Clark's nut-crackers in whitebark pine communities: An agent-based modeling approach // Ecological Modeling, 2017. 354. P. 123–139.
36. Schaming T.D., Sutherland C.S. Landscape- and local-scale habitat influences on occurrence and detection probability of Clark's nut-crackers: Implications for conservation. PLoS ONE 2020 15(5): e0233726.

© Танцырев Н. В., 2022

Поступила в редакцию 20.06.2022
Принята к печати 01.09.2022