

УДК 634.0.432

**КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ
В ЛЕСАХ КОСТОМУКШСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (КАРЕЛИЯ)**

*Л. В. Кулешова, В. Н. Коротков, Н. А. Потапова,
О. И. Евстигнеев, А. Б. Козленко, О. М. Русанова*

Пожары относятся к числу наиболее важных факторов развития лесных сообществ Фенноскандии, структура живого покрова здесь в ряде случаев огнезависима (Корчагин, 1954; Вакуров, 1975; Громцев, 1993; Наарапеп, 1965; Наарапеп, Siitonen, 1978). В литературе обсуждается целесообразность применения контролируемых пожаров для поддержания биологического разнообразия природных экосистем (Kilgore, 1984; Gruell, 1984; и др.). Данный подход применительно к особо охраняемым природным территориям должен основываться на детальных исследованиях экосистем, подвергавшихся воздействию пожаров разной интенсивности и периодичности, в конкретных заповедниках и национальных парках (Кулешова и др., 1983). В настоящей работе поставлены следующие задачи: дать комплексную характеристику лесных экосистем, поврежденных пожарами разной давности, и проанализировать ход послепожарных сукцессий в лесных сообществах.

Костомукшский заповедник, расположенный в области распространения северотаежных лесов (Раменская, 1983), является удобным модельным объектом для комплексного изучения пирогенных сукцессий лесных сообществ. Повсеместно в лесах заповедника наблюдаются следы многократных пожаров: обожженные стволы и пожарные подсушины по преимуществу на соснах, обилие обугленных сухостойных деревьев и валежника, а также слой угля под подстилкой. Большинство пожаров спровоцировано человеком, о чем свидетельствует приуроченность очагов пожаров к дорогам, рекам и озерам, которые всегда использовались местным населением для охоты и рыбной ловли.

Материал и методика

Комплексные исследования сукцессионного состояния лесов Костомукшского заповедника в связи с лесными пожарами проводились в 1987—1988-х годах (Потапова, 1989; Русанова, 1989; Яновицкая, 1989), а также в 1992—1993-х годах на пяти стационарных пробных площадях по оригинальной методике (Кулешова и др., 1987). Одна площадь (18 га) была заложена в окрестностях оз. Каливо (208-й квартал заповедника), четыре другие (11, 12, 15 и 1 га) — на водоразделах, примыкающих к р. Каменной (151—153-й, 145-й кварталы).

На стационарных площадях проведено ландшафтное и геоботаническое картирование, составлены схемы распространения и повторяемости пожаров. На основе анализа 80 возрастных кернов и зарубок огневых ран датированы пожары за последние 400 лет. В пределах стационарных площадей выполнено 116 геоботанических описаний по методике Браун-Бланке (Александрова, 1969). В описаниях принималось следующее деление на ярусы: *A* — древесный, *B* — подрост и подлесок, *C* — травяно-кустарничковый, *D* — ярус напочвенных мхов и лишайников.

Сбор почвенной мезофауны проведен двумя методами (стандартные почвенные пробы 25×25 см и почвенные ловушки), дополняющими друг друга и позволяющими наиболее полно выявить комплекс почвенных беспозвоночных в исследуемом биотопе (Гиляров, 1975). Всего отобрано 347 почвенных проб, отработано 2957 ловушко-суток. Объем собранного материала — 5085 экз. почвенных беспозвоночных.

Характеристика птичьего населения основана на результатах абсолютного учета птиц по методу Р. Palmgren (1930) с дополнениями Ф. Д. Шапошникова (1938). Проекция гнездовых участков очерчивалась по данным многократной таксации встреченных птиц (по 8 утренних учетов на каждой площади в течение гнездового сезона). Картирование гнездовых участков проведено на площади 56 га.

Влияние пожаров на лесные сообщества

Стационарная площадь размером 18 га, включающая лесные сообщества со следами многократных пожаров XVII—XX вв., была заложена в южной половине Костомукшского заповедника (208-й квартал Каливского лесничества).

Ландшафтная характеристика. Площадь приурочена к наиболее приподнятой части заповедника. Ландшафтная структура здесь определяется наличием крупного тектонического разлома, обозначенного на местности цепочкой озер, связанных пороژیстыми протоками. Разлом разбивает территорию на серию гряд (абсолютная высота 240—260 м) с болотами в межгрядовых понижениях.

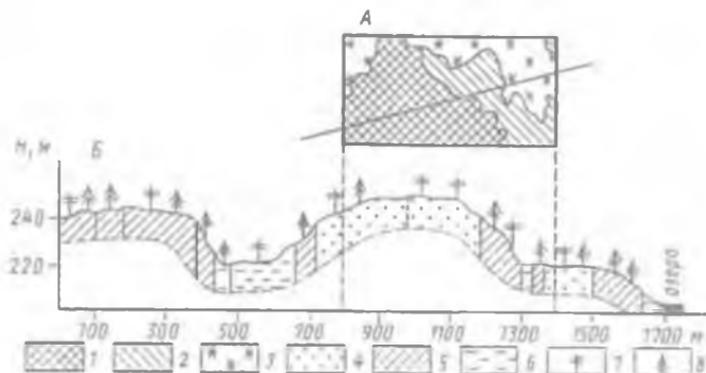


Схема распространения пожаров на стационарной пробной площади (А) и ее положение на гипсометрическом профиле (Б) (208-й квартал Каливского лесничества): 1—3 — гары разного возраста: 1 — 1924 г., 2 — 1816 г., 3 — 1787 г.; 4—6 — растительные ассоциации на гипсометрическом профиле: 4 — зеленомошно-лишайниковые и лишайниково-зеленомошнине, 5 — зеленомошнине, 6 — сфагновые; 7—8 — лесобразующие породы: 7 — сосна, 8 — ель; Н — высота над ур. м.

В результате проведенных исследований были выделены следующие ландшафтные разности, представленные на пробной площади (Русанова, 1989): 1) урочища вершин и верхних частей склонов гряд, сложенных кристаллическими породами и прикрытых маломощной песчаной мореной; 2) урочища склонов гряд, преимущественно ступенчатых, завалуненных, покрытых неравномерным слоем песчаной морены от

10 до 50 см; 3) урочища озовых гряд, сложенных грубозернистыми ледниковыми отложениями; 4) урочища межгрядовых понижений — логов, для которых характерна временная или постоянная проточность; 5) урочища плоских и вогнутых заболоченных межгрядовых понижений с застойным увлажнением (рисунок).

Датировка пожаров и геоботаническая характеристика. На пробной площади представлены сообщества, испытавшие многократное воздействие огня: в 1924 г. пожаром был охвачен участок площадью 8,4 га, в 1816 г. — 4,2 и в 1787 г. — 5,4 га.

Урочища вершин и верхних частей склонов характеризуются наибольшей частотой пожаров, где они повторялись 2—3 раза в столетие: в 1646, 1667, 1694, 1738, 1787, 1816, 1924 гг. Здесь произрастают сосновые леса паркового типа. В верхнем ярусе преобладает поколение сосны (*Pinus sylvestris* L.) 140—180-летнего возраста, сформировавшееся после сильного пожара 1816 г. На стволах сосен сохранились огневые раны, полученные во время низового пожара 1924 г. Изредка встречаются сосны 380—400-летнего возраста с многочисленными огневыми ранами, которые могут дать информацию о семи крупных пожарах начиная с начала XVII в. Для древостоя характерна примесь березы повислой (*Betula pendula* Roth.). В подросте в незначительном количестве, но с высоким постоянством встречаются сосна, ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), осина (*Populus tremula* L.), реже — береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.), ива козья (*Salix caprea* L.). Кустарниковая синузия представлена единичными экземплярами рябины гладкой (*Sorbus glabrata* (Wimn. et. Grab.) Hedl.) и можжевельника (*Juniperus communis* L.). Среди кустарничков здесь доминируют брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и вереск (*Calluna vulgaris* (L.) Hill.). Участие вереска значительно увеличивается в разреженных участках леса. В качестве примеси встречаются черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и водяника черная (*Empetrum nigrum* L.). Синузия трав, характеризующаяся обедненным видовым составом, выражена слабо. В ней встречаются единичные экземпляры золотой розги (*Solidago virgaurea* L.), луговика извилистого (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur.), иван-чая (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), марьяника лугового (*Melampyrum pratense* L.). В ярусе напочвенных мхов и лишайников содоминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., виды рода *Dicranum*) и кустистые лишайники из рода *Cladonia*. Распределение мхов и лишайников неравномерное: первые преобладают в сомкнутых частях парковых сосняков, вторые — на прогалинах с разреженным древостоем.

Урочища средних частей склонов отличаются несколько меньшей частотой пожаров, чем на верхних частях склонов. Пожары здесь проходили не чаще 1—2 раз в 100 лет: в 1737, 1787, 1816 гг. В растительном покрове преобладают елово-сосновые зеленомошные леса. Сосновый древостой, господствующий в верхнем ярусе, несет следы огневых ран, возникших во время последнего пожара в 1816 г. По сравнению с предыдущей группой урочищ здесь значительно увеличивается доля подроста ели (покрытые 10—40%). В кустарничковой синузии доминирующие позиции принадлежат чернике и бруснике, а доля вереска существенно меньше. Проективное покрытие синузии трав, включающей плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.), осоку шаровидную (*Carex globularis* L.) и ортлию однобокую (*Ortilia secunda* (L.) Hausskn.), остается относительно низким. В ярусе напочвенных мхов и лишайников преобладают *P. schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in

В. S. G. и виды рода *Dicranum*. Проективное покрытие и число видов лишайников заметно ниже.

Участки нижних частей склонов, озовые гряды, а также межгрядовые понижения с проточным и застойным увлажнением, судя по огненным ранам, горели примерно в 1787 г. Эти выделы имеют хорошее или избыточное увлажнение и повреждаются пожарами очень редко (1 раз в 200—300 лет).

Урочища нижних частей склонов и озовых гряд покрыты сомкнутыми еловыми лесами с участием в первом ярусе сосны, берез повислой и пушистой, реже осины. Сосна представлена только старовозрастными деревьями (от 300 до 390 лет) с заросшими огневыми ранами, полученными от пожара 1787 г. Популяция ели образована несколькими поколениями, которые формируют насаждения с вертикальной сомкнутостью. В синузии кустарничков доминируют черника и брусника с примесью линии северной (*Linnaea borealis* L.). Проективное покрытие синузии трав достигает 30%, в нее входят майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.) и другие виды. В синузии мхов абсолютное господство принадлежит зеленым мхам: *P. schreberi*, *H. splendens*, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. Видовой состав лишайников сильно обеднен и их роль значительно уменьшается.

Урочища межгрядовых понижений с проточным и застойным увлажнением повреждались пожарами в наименьшей степени, поэтому здесь сохранилась экологически обусловленная растительность климаксового типа. В понижениях с проточным увлажнением произрастают сфагновые ельники, отличающиеся высоким флористическим разнообразием и мозаично-разновозрастной структурой, в межгрядовых понижениях с застойным увлажнением — разновозрастные сфагновые сосняки из сосны болотной формы (*P. sylvestris* L. var. *nana* Pall.).

Население почвенных беспозвоночных. Население почвенных беспозвоночных изучали в местообитаниях, приуроченных к разным вариантам гарей: гарь 1924 г. (сосняк зеленомошно-лишайниковый и сосняк зеленомошный) и гарь 1787 г. (елово-сосновый лес зеленомошный и ельник зеленомошно-долгомошный). Эти местообитания составляют экологический ряд по нарастанию степени увлажнения.

По данным почвенных проб, доминирующими группами во всех обследованных биотопах являются пауки, которые составляют 29—46% от общей численности, а также щелкуны — 31—35%. Кроме этих групп в ельнике преобладают стафилины (9%), в елово-сосновом зеленомошном лесу — сеноеды (18%) и личинки долгоносиков (5%), а в сосняке лишайниковом — сеноеды (6%) и жулици (5%). Доля моллюсков, дождевых червей и кистянок везде низка; это в основном обитатели подстилки, которая слабо развита в исследованных биотопах. По данным учетов в ловушках, среди герпетобиянтов во всех местообитаниях доминируют пауки (13—31%), жулици (24—58%) и стафилины (9—26%). В сосняке лишайниковом значительную 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 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/м², 3,3 экз/10 ловушко-суток), второй — наиболее

высокими (190,0 экз/м², 5,1 экз/10 ловушко-суток). Высокие значения численности и динамической плотности беспозвоночных нижних частей склонов объясняются тем, что сообщества этих урочищ наименее трансформированы пожарами. Здесь сохранились запасы растительных остатков (подстилка разной степени разложения), являющиеся пищевой базой и средой размножения для этих беспозвоночных.

Население птиц. Особенности населения птиц на этой площади рассматриваются по результатам учетов 1988 г. (табл. 1). Повышенной плотностью населения характеризуются фрагменты сосново-елового и елового зеленомошного леса (20,6 пары на 10 га), занимающие средние и нижние части склонов, по сравнению с зеленомошно-лишайниковыми сосняками (18,4 пары на 10 га) и сфагновыми сосново-еловыми сообществами (14,7 пары на 10 га). В значительной степени размещение птиц связано с распространявшимися здесь пожарами, особенно с последним из них.

Таблица 1

Население птиц в лесах, нарушенных пожарами разной давности (по данным наблюдений в июне—июле 1988 г. на стационарной площади в Калининском лесничестве)

Вид	Число гнездовых участков на 10 га			в среднем на площади
	на участках гарей разного возраста (дата пожара)			
	1924	1874	1784	
Лесной конек (<i>Anthus trivialis</i>)	2,7	2,4		1,8
Обыкновенная горихвостка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	2,3	2,4	0,7	1,8
Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)	1,4	3,1	1,1	1,7
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	1,4	0,9	2,2	1,6
Овсянка-ремез (<i>Emberiza rustica</i>)		1,7	3,5	1,5
Юрок (<i>Fringilla montifringilla</i>)	2,5	0,2	0,2	1,3
Зарянка (<i>Eriothacus rubecula</i>)		3,6	1,5	1,3
Сероголовая ганчка (<i>Parus cinctus</i>)	2,4			1,1
Чиж (<i>Spinus spinus</i>) [*]	1,2	0,4	1,5	1
Клест-сосновик (<i>Loxia curvirostra</i>) [*]	1,8	0,7	0,4	1
Хохлатая синица (<i>Parus cristatus</i>)	0,2	1,9	0,5	0,7
Рябчик (<i>Tetrastes bonasia</i>)	0,5	1,4	0,4	0,7
Глухарь (<i>Tetrao urogallus</i>)	0,2	0,7	0,9	0,6
Свиристель (<i>Bombycilla garrulus</i>) [*]	1,2			0,6
Пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i>)	0,2	0,7		0,3
Трехпалый дятел (<i>Picoides tridactylus</i>)		0,2	0,7	0,3
Серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i>)			0,5	0,2
Бородатая неясыть (<i>Strix nebulosa</i>)	0,2			0,1
Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	0,2			0,1
Черныш (<i>Tringa ochropus</i>)		0,1	0,3	0,1
Кукушка (<i>Cuculus canorus</i>) ^{**}		0,2	0,2	0,1
Ястребинная сова (<i>Surnia ulula</i>)		<0,1	0,1	<0,1
Итого	18,4	20,6	14,7	17,9

Примечание. * — численность видов, гнездящихся в ранние сроки, определена условно по числу выводков, тяготеющих к стационарному участку, ** — приведено число самок.

В парковых сосняках, пройденных пожаром 1924 г., основу населения птиц составляют лесной конек, обыкновенная горихвостка, юрок и сероголовая ганчка. В сообществах этого типа преобладают лесной

конек и горихвостка, особенно охотно заселяющие редколесья. Дуплогнездники, к числу которых принадлежат горихвостка и сероголовая гаичка, находят благоприятные условия обитания в сосняках, пройденных сравнительно недавними пожарами. Примечательно, что из 11 гнезд, обнаруженных на пробной площади летом 1988 г., 8 располагались в пределах контура гари 1924 г. Здесь гнездились не только пары, индивидуальные участки которых не выходили за пределы гари 1924 г., но и использовавшие соседние с нею выделы. В первую очередь это относится к крупным птицам с большими гнездовыми участками, таким как бородастая неясыть и глухарь.

Приведем краткое описание мест расположения гнезд, найденных в парковом сосняке со следами многократных пожаров. Два гнезда обыкновенной горихвостки располагались на сломах стволов сухостойных сосен на высоте 5 и 7 м. Гнездо сероголовой гаички находилось в сухостойной сосне с обожженным комлем, леток дупла — на высоте 14 м. Два гнезда бородастой неясыти обнаружены у границ паркового соснового леса на расстоянии 360 м друг от друга на сломе обожженного ствола сухой сосны на высоте 4 м и в развилке ветвей живой сосны на высоте 12 м. Гнездо глухаря было найдено в куртине вереска, приуроченной к пятну зеленомошно-лишайникового сосняка с выходом на поверхность скальных пород.

Среди птиц в сообществах, сформировавшихся после пожара 1816 г., преобладают зарянка, певчий дрозд, обыкновенная горихвостка и лесной конек. Гнездовые участки первых двух видов на обследованной площади практически не выходили за пределы этой гари.

В лесных урочищах, связанных с долинами ручьев и окраинами болот, где пожаров не было более 200 лет, фон населения птиц образуют овсянка-ремез, зяблик, зарянка. К приручьевым ельникам отчетливо тяготеет рябчик.

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 северотаежных лесов (ели сибирской) и существенно усиливаются позиции сосны; 2) из состава ценозов практически полностью исчезает синюзия 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.

Послепожарные сукцессии в лесах Костомукшского заповедника

Растительный покров. Сукцессии лесных ценозов, испытавших воздействие пожаров разной (от 20- до 250-летней) давности, удалось проследить на примере четырех пробных площадей, заложенных на участке зандровых песков в долине р. Каменной на расстоянии 100—900 м от русла. По результатам исследований выделены два варианта пространственных рядов послепожарных сосняков, которые из-за сходства почвообразующих пород и положения в рельефе 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, охватывающих большие площади (порядка 100—1000 га). Частые пожары лишают восстанавливающиеся здесь сообщества собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов. Значительная площадь нарушений препятствует достаточному заносу семян с прилегающих территорий в связи с ограниченными возможностями их распространения.

На начальных этапах смены, в первые десятилетия после пожара, (гарь 1968 г.) формируются сильно разреженные парковые сосняки вересковые зеленомошно-лишайниковые, а также лишенные древостоя вересковые лишайниковые пустоши с возобновлением сосны. В древостое сохраняется небольшое количество здоровых, оправившихся после пожара генеративных деревьев сосны с диаметром стволов от 12 до 48 см. Их плотность составляет 30—40 деревьев на 1 га. Возраст самых старых деревьев — 350—390 лет. На старых деревьях хорошо заметны следы 6—7 пожаров, прошедших здесь начиная с начала XVII в. Незначительную долю составляют ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие старовозрастные деревья с диаметром стволов 32—48 см, а также сухостойные и ветровальные деревья сосны среднего и большого диаметра (16—40 см), погибшие в результате пожара 1968 г. Сосны с диаметром стволов менее 8—16 см практически полностью сгорели. После пожаров происходит активное возобновление сосны, численность подроста которой в настоящее время составляет более 50 тыс. штук/га. В условиях свежей гари возобновление ели, березы, осины происходит слабо (численность подроста составляет 100—200 штук/га). Распад поврежденного пожаром древостоя сосны продолжается достаточно длительное время, что приводит к формированию мозаики ветровально-почвенных комплексов (ВПК). К ВПК приурочено возобновление сосны, а также кустарничков, занимающих господствующие позиции на последующих стадиях сукцессии (табл. 2).

К вывалам заметно тяготеют толокнянка, водяника, черника, а также некоторые виды зеленых мхов (*P. schreberi* и виды рода *Dicranum*). Разнообразие видов в ярусе С невелико: господствующие позиции занимает вереск, к нему в небольшом количестве примешивается брусника. Отдельными пятнами встречаются черника, водяника, толокнянка. Самой разнообразной оказывается синузия лишайников (9—12 видов), среди которых наиболее характерны следующие виды: *Cladonia degenerans* (Flk.) Spreng., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. pleurota* (Flk.) Schaer., *C. rangiferina* (L.) Web. и др. В синузии мхов, занимающих подчиненное положение, заметное участие принимают *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* Hedw.

На втором этапе (гарь 1920 г.) формируется ступенчато-разновозрастный сосняк. Здесь максимальную численность (400—500 штук/га) имеют тонкомерные деревья сосны с диаметром стволов 8—12 см, появившиеся после пожара 1920 г. Снижение жизненности и постепенное отмирание деревьев среднего и большого диаметра приводит к сильному уменьшению их численности. В ярусе С происходит перераспределение обилия существующих видов кустарничков. Возрастает участие брусники, водяники, черники, доля вереска заметно уменьшается. В ярусе D снижается покрытие лишайников, хотя число видов остается примерно таким же, как и на первой стадии (табл. 2). Возрастает доля зеленых мхов, особенно *Pleurozium schreberi* и видов рода *Dicranum*.

Таблица 2

Встречаемость видов растений (%) на элементах ветровально-почвенных комплексов (ВПК) на разных стадиях послепожарных сукцессий сосновых лесов

Вид	Элемент ВПК									вне вывалов		
	бугры			западины			стволы					
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Betula pendula</i>				5								
<i>B. pubescens</i>				5	1							
<i>Pinus sylvestris</i>	29			62	1	5		3	5		36	
<i>Picea obovata</i>	5			5								
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	38			14			10				9	
<i>Calluna vulgaris</i>	43	1	5	48	7	19		5			77	10
<i>Empetrum nigrum</i>	10	18	53	34	18	71		14	58			6
<i>Ledum palustre</i>								1	10			
<i>Vaccinium myrtillus</i>		3	34	5	12	62		6	29			30
<i>V. vitis-idaea</i>	91	17	100	77	17	95	25	20	96	73	20	100
<i>Cetraria islandica</i>				1				1			2	9
<i>Cladonia alpestris</i>		1	10		2	14		1	10		7	17
<i>C. coccifera</i>	29			10			5				9	
<i>C. degenerans</i>	53	1	5	38			65	1	19		91	2
<i>C. furcata</i>		3	24	14			10		43		23	
<i>C. mitis</i>	72	7	14	72	8	10	75	17	53	100	14	30
<i>C. rangiferina</i>	34	14	72	53	13	76	10	18	96	55	14	96
<i>C. uncialis</i>	29			10		2		2	10	41	2	
<i>Cladonia</i> sp. 1	24		14	10			15		24	27		
<i>Cladonia</i> sp. 2	5			5			10		14	9		
<i>Cladonia</i> sp. 3	24	1		10	1		65		19	14		
<i>Cladonia</i> sp. 4	24	4		10				9		5		
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	14							1				
<i>Dicranum polysetum</i>		2		10	6	90		2	24		3	17
<i>D. scoparium</i>	38	9	82		10	29		14	86		2	26
<i>Hylocomium splendens</i>			10									
<i>Pleurozium schreberi</i>	14	15	100	14	20	100		15	96	5	17	100
<i>Polytrichum commune</i>						5						
<i>P. juniperinum</i>	62	1		62	2			1		27		
<i>P. piliferum</i>	67			24						5		
<i>Ptilium crista-castrensis</i>			5			5						
<i>Dicranum</i> sp.						10			10			9
<i>Hepaticca</i> sp.		1	5			14		1	24			
<i>Funaria hydrometrica</i>	29	5	10	48	8		5	4	10			
<i>Polytrichum</i> sp.	10		5	10	2							
Всего видов	22	17	17	25	18	15	11	20	20	17	12	11
В том числе:												
кустарничков	4	4	4	5	4	4	2	5	4	3	3	3
деревьев	2	0	0	4	2	1	0	1	1	1	0	0
лишайников	10	7	6	10	6	3	8	8	9	10	6	4
мхов	6	6	7	6	6	7	1	6	6	3	3	4

Примечание. Гарь: 1—1968 г., 2—1920 г., 3—середина XIX в.

На третьем этапе сукцессии происходит формирование разновозрастных сосняков (сосняки по гарям 1849 и 1858 гг.). В древостоях начинают преобладать 130—140-летние деревья диаметром 16—24 см. Живой напочвенный покров существенных изменений не претерпевает, и в нем в разных сочетаниях (в разных элементах возрастной мозаики

популяций сосны) доминируют брусника, водяника, черника, вереск, плеврочиум, дикранум, *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *C. rangiferina* (L.) Web., *C. sylvatica* (L.) Harm. (табл. 2). Основным механизмом сукцессии — это постоянное преобразование экотопа, выражающееся в увеличении мощности подстилки и накоплении разлагающейся древесины. Так, если на гари 1968 г. толщина подстилки составляла 0,3—0,8 см, на гари 1920 г. — 1,0—1,8 см, то в сосняках по гари середины XIX в. мощность подстилки достигает 4,5—5 см. Важным элементом преобразования экотопа является постоянное образование вывалов, что приводит к увеличению мозаичности живого напочвенного покрова и появлению условий для возобновления новых видов. О потенциальной возможности возобновления ели в сосняках данного типа свидетельствует единичный подрост этого вида, причем плотность подроста тесно связана с расстоянием от источника семян. Так, плотность подроста ели в сосняке лишайниково-зеленомошном, сформированном после пожара 1858 г., на расстоянии 20 м от приручьевого 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.

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

Второй вариант сукцессии характерен для сообществ, которые в прошлом испытывали пожары не чаще 1 раза в 100—200 лет, и площадь нарушений, вызванная ими, невелика. Низкая частота пожаров позволяет этим сообществам сформировать генеративное поколение популяций ели и других позднесукцессивных видов, диаспоры которых заносятся в ценозы с окружающих территорий. Наиболее часто этот вариант сукцессии отмечался рядом с долинами рек и ручьев, являющихся во время пожаров убежищами позднесукцессивных видов. Начальные этапы смен протекают сходным с первым вариантом образом. На 140—160-летних гарях в состав древесного яруса, представленного сосной, уже входят ель, березы повислая и пушистая. В ярусе *B* увеличивается доля ели, встречается рябина, ива козья, можжевельник. В ярусе *C* содоминируют брусника и черника, встречаются водяника, луговик извилистый, марьянник луговой, линнея северная, плаун годичный. В ярусе *D* выпадают многие виды лишайников (остаются лишь 3—5 видов), оставшиеся виды чаще всего приурочены к ВПК. В моховом покрове преобладают *P. schreberi*, *H. splendens* с участием видов рода *Dicranum*. Возрастает влажность местообитания в связи с накоплением грубого гумуса и формированием бугрово-западного микрорельефа, связанного с вывалами деревьев.

Через 200—300 лет после пожара происходят существенные преобразования. Во-первых, в результате отмирания старых деревьев в почвенном покрове развивается бугрово-западный микрорельеф, сформированный вывалами различного времени. На 100 м² поверхности климаксового леса можно насчитать более 50 вывалов разных размеров и степени разложения. В этих сообществах мощность гумусового горизонта достигает 5 см и более. В результате увеличиваются влажность и плодородие почвы.

Во-вторых, в сообществе появляются виды с относительно высокой требовательностью к почвенным условиям. Так, в синузнии деревьев существенно увеличивается встречаемость мезотрофных видов — ивы козьеи и осины. В синузнии трав появляются и увеличивают свое

участие виды, утраченные во время пожаров: тайник яйцевидный, гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R. Br.), голокучник обыкновенный, ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), плаун годичный. В синузии мхов присутствуют виды рода *Sphagnum*, приуроченные к влажным понижениям микрорельефа — вывальным ямам. Возрастает встречаемость *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune* Hedw. Появляются новые виды — *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Barbilophozia barbata* (Schmid. ex Schreb.) Loeske и др. Проективное покрытие синузии лишайников резко уменьшается. Сохранившиеся лишайники чаще всего приурочены к перегнивающей древесине ВПК.

В-третьих, из состава верхнего яруса сообществ начинает активно выпадать сосна и полностью прекращается ее возобновление. Одновременно в ценозах восстанавливается нормальный оборот поколений основного эдификатора северотаежных лесов — ели сибирской. Об этом свидетельствует существенное увеличение численности ее популяции и преобразование инвазионного онтогенетического спектра в полноценный. Восстановление устойчивого онтогенетического спектра популяций ели стало возможным благодаря восстановлению структуры почвенного покрова и появлению ниш возобновления ели — перегнивающих когод. Таким образом, сосновые леса заповедника, расположенные рядом с долинами рек и ручьев, имеют постоянный приток семян позднесукцессиальных видов, которые способны к 200—300-летнему возрасту сформировать сообщество климаксного типа.

Группировки почвенной мезофауны. Наибольшую роль в группировках беспозвоночных сосновых гарей играют пауки (32—43%) и личинки щелкунов (21—52%). При этом абсолютные показатели их плотности максимальны на гари 1920 г. и минимальны — в пределах гари 1968 г. (табл. 3). Кроме пауков и щелкунов, на профи-

Таблица 3

Население почвенных беспозвоночных в сосновых лесах, нарушенных пожарами разной давности

Группы беспозвоночных	Плотность, экз/м ²			Динамическая плотность, экз/10 ловушко-суток		
	1968*	1920*	1849*	1968*	1920*	1849*
<i>Mollusca</i>	0	0	0	+	0,1	+
<i>Lumbricidae</i>	0,8	0	0	+	0	0
<i>Lithobiidae</i>	4,8	6,9	7,7	+	0	0
<i>Araneida</i>	28,5	98,4	37,3	7,2	2,1	1,4
<i>Carabidae</i>	3,7	5,9	3,7	0,5	1,2	0,8
<i>Staphylinidae</i>	5,1	13,6	1,9	0,1	0,4	0,2
<i>Geophilidae</i>	0,8	0	0	0	0	0
<i>Elateridae</i>	14,1	92,8	61,9	0,2	1,8	0,2
<i>Curculionidae</i>	0,3	0,3	1,6	0	0	0,1
<i>Byrrhidae</i>	0	0	0	0,1	0	0
Др. <i>Coleoptera</i>	6,1	4,0	1,3	0,1	0,1	+
<i>Diptera larvae</i>	1,6	5,9	0,8	+	0	0
Прочие	0,8	2,9	2,4	+	0	0,2
Всего	66,9	230,7	118,7	8,2	5,7	2,9

* — годы пожаров.

ле гари 1968 г. заметную роль играют косянки (7%), жужулицы (6%) и стафилины (8%). На профиле гари 1920 г. плотность этих групп значительно выше, чем в предыдущем, хотя их роль в общей плотности группировки гораздо меньше (3, 2, 6% соответственно). На гари 1849 г., кроме пауков и щелкунов, доминируют косянки (6%), а остальные группы малочисленны.

Среди поверхностно-активных беспозвоночных, собранных почвенными ловушками, на всех трех участках преобладают представители *Agareida* (87,4, 37,4, 48,2% соответственно). Динамическая плотность пауков выше на гари 1968 г. и снижается на гарях 1920 и 1849 гг. *Carabidae* и *Elateridae* наиболее активны на гари 1920 г. По мере увеличения сомкнутости крон древостоя (гарь 1849 г.) их динамическая плотность уменьшается, хотя доля участия в группировке остается значительной. На гари 1968 г. с невысоким проективным покрытием древостоя и слабо выраженной подстилкой кроме пауков доминируют жужулицы (7%), а щелкуны составляют всего 3%.

Прослеживается четкая тенденция перехода от преобладания подстилочного комплекса (*Lithobiidae*, *Araneida*, *Coleognatha*, *Carabidae*, *Staphylinidae* и др.) во всех стадиях гари 1968 г. к росту доминирования почвенных форм (*Lumbricidae*, *Geophilidae*, личинки *Elateridae*, *Curculionidae* и *Diptera*) на гарях 1920 и 1849 гг. Это определяется увеличением мощности подстилки и гумусового горизонта по мере увеличения периода восстановления после пожара.

В отличие от плотности населения активность поверхностно обитающих беспозвоночных достоверно выше на молодой гари и снижается по мере смыкания крон и уменьшения освещенности и прогрева поверхности почвы во всех биотопах исследованных сосняков. Анализ группового разнообразия почвенного населения на разных стадиях послепожарной сукцессии отражает направленное изменение условий среды. При этом учеты методами проб и ловушек предоставляют различную информацию о ходе сукцессии и значимости важнейших факторов среды: тепловом режиме и развитии почвенного горизонта.

Таблица 4

Плотность населения птиц (пар на 10 га) в сосновых лесах, сформировавшихся на гарях 1968 и 1849 гг., по учетам 1992 г.

Вид	Участки гарей	
	1968 г.	1858 г.
Большая синица (<i>Parus major</i>)	0,5	—
Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	0,2	—
Горихвостка обыкновенная (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	0,6	1,8
Юрок (<i>Fringilla montifringilla</i>)	0,3	2,1
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	0,3	0,9
Лесной конек (<i>Anthus trivialis</i>)	0,4	0,3
Серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i>)	—	2,1
Пухляк (<i>Parus montanus</i>)	—	1,5
Чиж (<i>Spinus spinus</i>)	—	0,8
Снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	—	0,5
Деряба (<i>Turdus viscivorus</i>)	—	0,4
Сероголовая ганчка (<i>Parus cinctus</i>)	—	0,4
Хохлатая синица (<i>Parus cristatus</i>)	—	0,3
Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)	—	0,2
Белая трясогузка (<i>Motacilla alba</i>)	—	0,2
Суммарная плотность	2,3	11,5
Число видов	6	13

Население птиц. Сукцессию по первому варианту характеризуют данные, полученные для первого и третьего этапов смены (табл. 4). При этом прослежено увеличение плотности и разнообразия населения птиц в ходе пирогенной сукцессии.

Второй вариант сукцессии, описанный выше, не обеспечен достаточным орнитологическим материалом. Наблюдения позволяют говорить лишь о приуроченности некоторых видов птиц (желтоголовый королек, певчий дрозд, овсянка-ремез, чиж) к завершающим стадиям сукцессии, представленным длительно негоревшими участками еловых лесов. С начальными стадиями сукцессии связаны лесной конек, обыкновенная горихвостка, серая мухоловка.

Таким образом, формирование в результате пожаров мозаики разновозрастных гарей оказывает существенное влияние на распределение птиц.

По пожарным подсушинам в разных частях Костомукшского заповедника установлено, что часть пожаров периодически охватывала здесь обширные площади, по времени совпадая с периодами засух и повышенной горимости, уже отмеченными для лесов европейского Севера России (Вакуров, 1975). К ним относятся пожары 40-х и 80-х годов XVII в., 10-х, 60-х, 90-х годов XVIII в., начала XIX в., 20-х, 40-х, 70-х годов XIX в. и 20-х годов текущего столетия.

Существенное влияние на пожарную динамику сообществ оказывают положение в рельефе и гидрологический режим. Леса верхних частей склонов наиболее подвержены пожарам, они повреждаются ими 2—3 раза за столетие. Переувлажненные сообщества, приуроченные к нижним частям склонов, а также межрядовые понижения пересыхают лишь в наиболее засушливые годы; вероятность возникновения пожаров в них очень низка (не чаще 1 раза в 200—300 лет).

Направление послепожарных сукцессий определяется возможностями заноса и приживания диаспор ели и других позднесукцессивных видов. Для первого варианта смен характерно отсутствие или недостаточный занос семян ели, возникающий в результате частого повреждения лесов пожарами и элиминации ели на обширных площадях. В этом случае завершающей стадией сукцессии являются разновозрастные сосняки субклимаксового типа. Для второго варианта смен, протекающих в непосредственной близости от сохранившихся участков еловых лесов, характерно постепенное возрастание участия ели и комплекса связанных с ней видов и формирование на заключительных стадиях сукцессии разновозрастных ельников климаксового типа.

Проведенные исследования приводят к выводу о том, что пожары играют ведущую роль в поддержании популяций сосны обыкновенной и комплекса связанных с ней видов светлыхвойных лесов. При полном отсутствии пожаров могло произойти сильное уменьшение доли сосновых лесов в Костомукшском заповеднике.

Послепожарные сукцессии до настоящего времени в значительной степени определяют пространственную структуру населения птиц Костомукшского заповедника. Именно пожары диктуют широкое распространение группировки птиц, связанных с чисто сосновыми и частично с елово-сосновыми насаждениями. Изучение истории пожаров на всей территории заповедника за продолжительный отрезок времени, вероятно, выявит многолетний пульсирующий ритм динамики северотаежных сообществ птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969.
- Вакуров А. Д. Лесные пожары на севере. М., 1975.
- Гилляров М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны)//Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975.
- Громцев А. Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги//Экология. 1993. № 3.
- Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере//Геоботаника. Вып. 9. М.; Л., 1954.
- Кулешова Л. В., Потапова Н. А., Яновицкая Т. П. Послепожарные сукцессии в биосферных заповедниках: оценка их хода и последствий//Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований: I междунар. конгр. по биосферным заповед. М., 1983.
- Кулешова Л. В., Потапова Н. А., Яновицкая Т. П. Рекомендации по организации стационаров для комплексного изучения лесных сообществ в заповедниках//Метод. рекомендации по размещению, территориальной организации и оформлению документации стационаров в гос. заповед. М., 1987.
- Потапова Н. А. Население почвенных беспозвоночных в лесных сообществах Костомукшского заповедника//Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда: Науч. труды ВНИИприроды. М., 1989.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983.
- Русанова О. М. Пространственная структура ландшафтов Костомукшского заповедника//Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда: Науч. труды ВНИИприроды. М., 1989.
- Шапошников Ф. Л. Опыт количественного учета орнитофауны в лесном заказнике Пустынской биологической станции ГГУ//Учен. зап. Горьковского ун-та. 1938. Вып. 8.
- Яновицкая Т. П. Геоботанические исследования на стационарных площадях в заповедниках//Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда: Науч. труды ВНИИприроды. М., 1989.
- Gruell G. E. To burn or not to burn: a wildlife management dilemma//West. Wildlands. 1984. Vol. 10, N 3.
- Haapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession//An. Zool. Fen. 1965. Vol. 2.
- Haapanen A., Siitonen P. Kulojen esiintymisen Ulvinsalon luon-nonpuistossa//Silva Fennica. 1978. Vol. 12, N 3.
- Kilgore B. M. Restoring fire's natural role in America's wilderness//West. Wildlands. 1984. Vol. 10, N 3.
- Palmgren P. Quantitative Untersuchungen uber die fogelfauna in den Weldern Sudfinnlands//Acta Zool. Fen. 1930. N 7.

ВНИИ охраны природы,
Гос. заповедник «Брянский лес»

Поступила в редакцию
15.08.95

COMPLEX ANALYSIS OF POSTFIRE SUCCESSIONS IN FORESYS OF KOSTOMUKSHA STATE NATURE RESERVE

L. V. Kuleschova, V. N. Korotkov, N. A. Potapova, O. I. Eustigneev, A. B. Kozlenko,
O. M. Rusanova

Summary

The distribution regularities of vegetation, soil mesofauna and birds in Kostomuksha reserve (Karelia) are observed in view of fire disturbances of different age and relief position. Complex investigations are conducted on 4 permanent plots measuring from 11 to 18 ha. 2 types of postfire successions associated with various fire frequency, burn sizes and the presence of fire seed sources are described. The species diversity of the biota is estimated at different stages of succession.