

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*182.42:630*43(571.63)

**ДЕМУТАЦИОННЫЕ СУКЦЕССИИ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ
В ЛИАНОВО-РАЗНОКУСТАРНИКОВЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-
КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ***

© 2008 г. Т. А. Комарова¹, Л. А. Сибирина¹, Д. К. Ли², Х. С. Кан²

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
e-mail: komarova@ibss.dvo.ru

² Сеульский государственный университет, Отдел лесных наук
Республика Корея, Сеул, 151–921

Поступила в редакцию 06.02.2007 г.

Обсуждаются результаты многолетних стационарных исследований послепожарных демутационных сукцессий в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Анализируются особенности формирования, развития и продуктивности древесных, кустарниковых и травянистых растений на разных этапах лесовосстановительного процесса и на участках с различной интенсивностью воздействия огня. Рассмотрен характер роста и самоизреживания молодого поколения древесных пород на участках с разной интенсивностью воздействия огня.

Пожары, подрост, инициальные виды, серийные виды, климаксовые виды, скорость роста, самоизреживание, численность, условия местопроизрастания.

Хвойно-широколиственные леса Дальнего Востока периодически испытывают воздействие огня. Влияние пожаров на лесную растительность и естественный ход восстановления дальневосточных хвойно-широколиственных лесов анализировали многие исследователи [8, 11, 13, 16, 17 и др.]. Основы для разностороннего анализа природных и антропогенных смен в дальневосточных кедрово-широколиственных лесах были заложены Б.А. Ивашкевичем [2, 3] и Б.П. Колесниковым [5, 6]. Б.П. Колесников [6] сформулировал предположение о типе леса как о комплексе сменяющихся во времени типов насаждений, объединенных общностью условий местопроизрастания.

Несмотря на установление общих закономерностей послепожарных сукцессий в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока, до сих пор остаются слабо изученными особенности лесовосстановительного процесса в конкретных типах леса и лесорастительных условиях с анализом развития компонентов всех ярусов.

В настоящей работе предпринята попытка проследить динамику состава и численности популяций разных биоморф в ходе послепожарных сукцессий в одном из широко распространенных в

Южном Сихотэ-Алине широколиственно-темнохвойно-кедровом лианово-разнокустарниковом типе леса.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Сбор материалов проводился в течение 30 лет (1975–2004 гг.) на Верхнеуссурийском биогеоценотическом стационаре Биолого-почвенного института ДВО РАН и прилегающих к нему территориях, охватывающих верхние части бассейнов рек Соколовка и Извилинка (правые притоки р. Уссури, Чугуевский р-он, Приморский край) в пределах высоты 450–850 м над ур. моря.

Исследования проводили на 7 постоянных и 12 временных пробных площадях (пр. пл.), заложенных на участках, подвергавшихся пожарам 2–220 лет назад и характеризующих ранние, средние и поздние стадии лесовосстановительных сукцессий в исследуемом типе леса. На пробной площади проводили детальное геоботаническое описание, устанавливали видовой состав и количественное участие каждого вида. Перечет древостоя по толщине проводили у растущих и сухостойных деревьев по 2-сантиметровым ступеням толщины для деревьев <12 см в диаметре и по 4-сантиметровым ступеням для более крупных экземпляров. Учет подроста проводили по трем грациям высоты (до 50 см; 51–150 см и >150 см) на двух учетных лентах 50 × 4 м, расположенных по диагоналям

* Работа выполнена при финансовой поддержке Korean Science and Engineering Foundation (KOSEF) и Korea Research Foundation (KRF).

пробных площадей. Число скелетных осей кустарников устанавливали на этих же лентах по ступеням высоты, а деревянистые лианы – по ступеням длины. Число надземных побегов травянистых растений определялось на 100 площадках 1×1 м.

Для молодого поколения деревьев и представителей подчиненных ярусов устанавливали массу надземных частей по методу модельных экземпляров [4, 15]. Наряду с установлением численности и массы надземных частей для подчиненных ярусов устанавливали характерные виды (детерминанты) по их константности или встречаемости на 100 площадках 1×1 м для травянистых растений и 300 площадках для кустарников и деревянистых лиан.

Длительные стационарные исследования в течение 30 лет проводили на постоянной пр. пл. 6-1975, заложенной на Верхнеуссурийском стационаре БПИ ДВО РАН. Данная гарь образовалась в результате устойчивого низового пожара в период засухи 1973 г. и характеризует тип горельников с уничтоженным древостоем и частично сохранившимися нижними ярусами [12].

Ревизии на пробных площадях проводили теми же методами, что и первичный учет, что обеспечивало достоверность сравнительных оценок. Латинские названия растений приведены по сводке “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Послепожарные сообщества рассматриваемого типа леса занимают покатые и средней крутизны склоны разной экспозиции: ниже 700 м над ур. моря – преимущественно теневые, а выше этого уровня – инсолируемые. Почвы бурые, маломощные на делювиально-элювиальных отложениях, свежие, хорошо дренированные.

Лесовосстановительный процесс после пожара определяется интенсивностью пожара и величиной выгоревшей площади, а также зависит от характера сохранившегося после пожара древостоя и близости обсеменителей. Соотношение древесных пород в составе древостоев в ходе лесовосстановительных сукцессий изменяется в зависимости от возраста послепожарного сообщества и абсолютной высоты местности.

В производных лесных сообществах в рассматриваемых лесорастительных условиях характерно значительное участие березы ребристой (*Betula costata*) и березы плосколистной (*Betula platyphylla*), разделяющих иногда господство с осинкой (*Populus tremula*). В качестве примеси присутствуют черемуха Маака (*Padus maackii*), ивы козья и поронайская (*Salix caprea*, *S. taraikensis*). На последующих этапах демулационных сукцессий

кроме сосны корейской или кедра (*Pinus koraiensis*) в древостоях характерно значительное участие темнохвойных пород ели аянской (*Picea ajanensis*) и пихты почкочешуйной (*Abies nephrolepis*), которым сопутствуют широколиственные породы – липа Таке (*Tilia taquetii*), дуб монгольский (*Quercus mongolica*), ильм лопастной (*Ulmus laciniata*) и клен мелколистный (*Acer mono*). По мере увеличения высоты местоположения в древостое постепенно исчезают неморальные широколиственные породы (дуб и клен) и возрастает участие бореальных темнохвойных пород (ель и пихта). Таксационная характеристика древостоев на семи пробных площадях приведена в таблице.

Благоприятные условия увлажнения и почвенного плодородия способствуют активному развитию кустарников и деревянистых лиан, значительное обилие которых сохраняется на разных этапах лесовосстановительных сукцессий. На первых стадиях послепожарного развития сообществ наиболее высокая фитоценотическая роль принадлежит кустарникам средней величины чубушнику тонколиственному (*Philadelphus tenuifolius*) и свободнойгодунику колючему (*Eleutherococcus senticosus*), а также деревянистым лианам лимоннику китайскому (*Schisandra chinensis*) и актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta*), а на завершающих этапах лесовосстановительных сукцессий и в сложившихся сообществах наибольшую роль играют крупные кустарники клен бородачато-нервный (*Acer barbinerve*) и лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*), скелетные оси которых достигают 8–10 м и более. Сильное затенение почвы под кустарниками и сомкнутым древостоем препятствует активному развитию травянистых растений. Травяной покров обычно редкий или средней густоты, за исключением начальных стадий.

Условия местообитаний сообществ рассматриваемого послепожарного лесовосстановительного ряда в наибольшей степени отражают характерные виды или сукцессионные индикаторы, отличающиеся высокой константностью на всех этапах лесовосстановительных сукцессий. Определение константности у травянистых растений показало, что наиболее равномерное их распределение по площади на всех этапах лесовосстановительных сукцессий характерно для василистника тычинкового (*Thalictrum filamentosum*) и осоки кривоносой (*Carex campylorhina*) и в меньшей степени у майника двулистного (*Maianthemum bifolium*). К сукцессионным индикаторам рассматриваемого типа леса, отличающимся высокой константностью (более 70%) на всех этапах сукцессий, также были отнесены ксеромезофитные осоки (о. уссурийская (*Carex ussuriensis*), о. возвратившаяся (*C. reventa*) и теневыносливое мелкотравье (кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), фиалка

Таксационные характеристики древостоя

Пр. пл.	Год учета	Ярус	Состав древесного полога по запасу	Число стволов, экз. га ⁻¹	Сомкнутость крон	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	Запас, м ³ га ⁻¹
1	1986	I	9 Ос 1 Ивк + Бж ед. Клм, Лпт	3775	0.89	6.0	5.0	6.53	24.5
6	1975	I	3К 2Лпт 2Бж 2Еа 1Д + Пб ед. Клм, Тс	519	0.68	20.5	19.6	15.72	218.9
6	1987	I	4 Бж 3 Бб 2 Ивк 1 Ос ед. Чм, Клм	8824	0.92	8.0	6.0	10.20	45.6
6	2003	I	7 Бб 2 Ос 1 Д ед. Клм, Ив, Чм, Лпт, Ра, Пб, Бх, Ек, Вш, Ям, К, Еа	3152	0.82	8.5	6.1	17.94	107.7
17	1986	I	4 Бж 3 Ос 3 Ив + Еа, Пб ед. Лпт	1966	0.66	10.7	10.0	16.16	85.2
32	1987	I	3 Бб 3Пб 2Еа 1Бж 1Лпт + Ос	740	0.68	22.0	27.4	27.05	242.6
		II	4 Еа 2 Пб 2 Лпт 1 Клм 1 Бж + К	548	0.23	8.0	10.3	4.24	21.6
30	1987	I	4К 4Еа 1Т 1Лпт ед. Ос, Бб, Пб	124	0.46	25.0	48.2	17.07	188.9
		II	5Пб 2Еа 2 Лпт 1К + Клм ед. Ос, Иг	289	0.26	16.6	20.4	9.51	73.3
		III	3Пб 3Клж 2Лпт 1Клз 1Еа + Бж + Ос ед. Клм, К	1330	0.11	8.0	7.0	5.09	22.0
24	1987	I	2К 2Бб 2Т 2Бж 1Лпт 1Еа ед. Пб	71	0.22	23.0	38.0	7.91	82.9
		II	3Пб 2Еа 3Бж 1Клм 1Лпт ед. К	441	0.35	14.0	16.0	10.95	82.8
		III	2Еа 2Пб 3Клм 1Лпт 1К 1 Ор + Иг	869	0.20	5.0	6.0	3.19	11.6
2	1986	I	6 К 2Еа 1Пб 1Бж + Лпт	156	0.51	25.2	48.7	11.65	136.1
		II	4 Пб 4Еа 2Лпт ед. К	248	0.28	16.9	20.9	9.72	84.4
		III	4Пб 3Еа 1Лпт 1Клм 1Иг + К	464	0.20	10.0	10.2	3.81	25.0

Примечание. Бб – береза плосколистная (белая); Бж – б. ребристая (желтая); Бх – бархат амурский; Вм – вишня Максимовича; Д – дуб монгольский; Еа – ель аянская; Ек – е. корейская; Ив – все виды ив (*Salix*); Иг – ильм горный; К – сосна корейская (кедр); Клж – клен желтый; Клз – к. зеленокорый; Клм – к. мелколистный; Лпт – липа Таке; Ор – орех маньчжурский; Ос – тополь дрожащий; Пб – пихта белокорая; Ра – рябина амурская; Тс – тис остроколючный; Т – тополь корейский; Чм – черемуха Маака; Ям – ясень маньчжурский.

Селькирка (*Viola selkirkii*) и подмаренник даурский (*Galium davuricum*).

Среди кустарников наиболее высокая константность (22–45%) на разных этапах сукцессий была отмечена у чубушника тонколистного, а из лиан – у лимонника китайского, константность у которого варьировала от 55% на первых этапах до 28% на завершающем этапе сукцессий. Относительно высокие показатели константности 15–31% отмечены у свободнойгодника колючего и в меньшей степени, 11–18% у актинидии коломикта. У других видов кустарников показатели константности обычно не превышали 10%, за исключением бузины кистистой (*Sambucus racemosa*) и малины Комарова (*Rubus komarovii*), у которых высокие показатели константности были отмечены только на первых этапах сукцессий.

Воздействие пожаров часто не нарушает флористическую композицию постоянных видов в сообществах исследуемого типа леса. На первых этапах послепожарного развития сообществ обычно присутствует весь состав видов, характерный для климаксовых сообществ, что согласуется с моделью “начального флористического состава вторичных сукцессий” [19]. Внедрение новых видов в сложившиеся фитоценозы практически не происходит в результате действия “фитоценотического барьера” [1]. Это обуславливает сравнительно стабильный состав постоянных видов на всех стадиях лесовосстановительных сукцессий. Флористическое разнообразие исследуемых фитоценозов на семи постоянных пробных площадях составляет 115 видов высших сосудистых растений. Из них к древесным относятся 23 вида, к кустарникам и деревянистым лианам 21, к травянистым растениям и кустарничкам 71 вид. Состав рассматриваемых послепожарных сообществ примерно в одинаковой степени представлен неморальными и бореальными видами, однако основная ценотическая роль во всех ярусах сообществ принадлежит неморальным видам.

Сообщества рассматриваемого типа леса характеризуются невысокой пожароопасностью. Для них характерно мозаичное выгорание подстилки и напочвенного покрова из-за неравномерного распределения горючих материалов по площади. Обычно эти насаждения подвергаются воздействию пожаров в период весенних и осенних засух. В летнее время распространению пожаров препятствует густой подлесок.

Смена господствующих ценопопуляций в ходе послепожарных сукцессий. Смены сообществ в ходе сукцессий по существу являются сменами господствующих и массовых популяций с различными жизненными циклами [8, 20, 21 и др.]. В аспекте лесовосстановительных сукцессий исследование популяций связано главным образом с уровнем фитоценозов, которому соответствуют

понятия “ценотическая популяция”, или “ценопопуляция” [9, 10]. Скорость преобразовательных процессов в значительной степени определяется продолжительностью жизни отдельных поколений ведущих ценопопуляций. Максимальные темпы перестройки сообществ происходят на первых этапах сукцессий, когда господствуют растения с короткими жизненными циклами. Определенная направленность последующих этапов развития сообществ связана с увеличением продолжительности жизни растений доминирующих ценопопуляций. Наибольшая длительность жизненного цикла отмечается у основных лесообразователей климаксовых сообществ.

Сходные особенности динамики ценопопуляций в ходе послепожарных сукцессий отмечаются у инициальных, серийных и климаксовых видов, выделенных Ф. Клементсом [18] для сукцессионных приссеров, или рядов.

Инициальные виды, к которым принадлежат травянистые растения и кустарники, имеют простые и короткие жизненные циклы и активно развиваются только на первых этапах сукцессий. К числу важных биологических особенностей, связанных с быстрым завоеванием освободившихся после пожаров участков, относятся высокая плодovitость, хорошая всхожесть и быстрое прорастание семян, а также высокие темпы развития и интенсивное накопление фитомассы. Вместе с тем низкая конкурентоспособность, светолюбие и ограниченные возможности возобновляться семенным путем на заселенных участках обеспечивают устойчивые позиции только первому их поколению, сформировавшемуся в условиях достаточной освещенности и ослабленной конкуренции.

Группа инициальных видов значительно варьирует по составу и численности на разных гарях. Вместе с тем для первой стадии послепожарных сукцессий в исследуемом типе леса характерны общие доминирующие инициальные виды. К одному из таких доминантов относится травянистый поликарпик чистотел азиатский (*Chelidonium asiaticum*), обильно разрастающийся после пожаров благодаря большим запасам жизнеспособных семян, способным длительное время сохранять всхожесть в почве [7]. В травяном покрове широко представлены и другие инициальные виды (кипрей даурский (*Epilobium davuricum*), полынь красноножковая (*Artemisia rubripes*), яснотка бородастая (*Lamium barbatum*), иван-чай узколистный (*Chamerium angustifolium*), крапива узколистная (*Urtica angustifolia*), имеющие простые и короткие жизненные циклы. Для инициальных видов кустарников (бузины кистистой, аралии высокой (*Aralia elata*), малины Комарова), преобладающих на первой стадии послепожарных сукцессий в исследуемом типе леса, также характер-

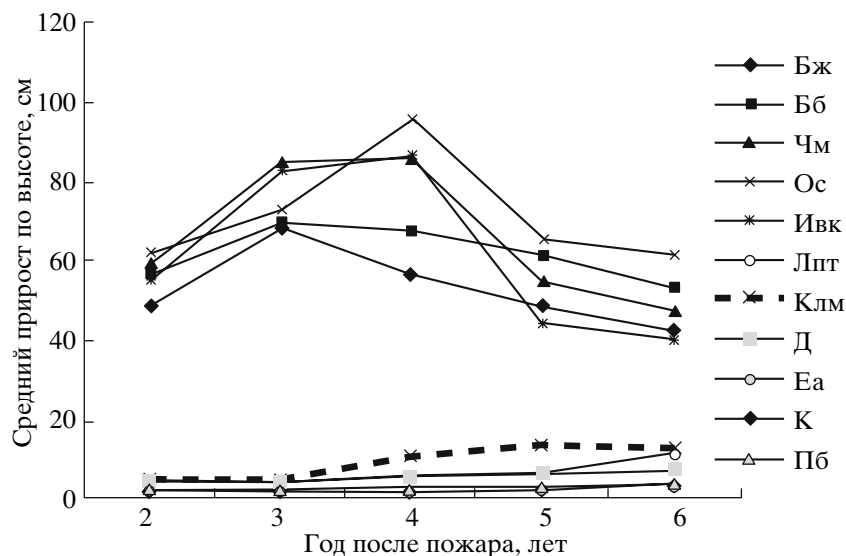


Рис. 1. Изменение среднего годовичного прироста в высоту у молодых древесных растений в первые 6 лет их развития на пр. пл. 6-1975, см.

ны короткие жизненные циклы, обычно завершающиеся к моменту смыкания полога молодого поколения быстрорастущих лиственных пород.

Группа серийных видов, отличающаяся от инициальных более длительными жизненными циклами растений, также характеризуется отсутствием сбалансированного воспроизведения молодых поколений. Как и у инициальных видов, наиболее успешно у серийных видов развивается первое послепожарное поколение, сформировавшееся в условиях ослабленной конкуренции и хорошей освещенности. Среди серийных древесных видов послепожарные участки быстро осваивают, березы плосколистная и ребристая благодаря большим запасам покоящихся семян в почве, способным сохранять жизнеспособность в течение нескольких десятилетий [7]. Всхожие семена их в большом обилии прорастают лишь в первые два года после пожара [8].

Активно заселяют молодые гари представители семейства ивовых (Salicaceae) (осина, тополь корейский (*P. koreana*), ивы козья и поронайская др.) благодаря массовому распространению с помощью ветра и быстрому прорастанию их мелких и легких семян, которые могут прорасти уже на второй день на обнаженной поверхности почвы при наличии достаточной влаги. У осины колонизационные возможности могут усиливаться благодаря длительному сохранению в почве подземных органов, обеспечивающих вегетативное воспроизведение молодого поколения с помощью корневых отпрысков.

Высокие темпы роста древесных растений серийных видов на первых этапах жизненного цикла и быстрое достижение жизненной кульмина-

ции обеспечивает их первому поколению устойчивые позиции и возможность образовывать производные древостой с их господством.

Для климаксовых видов характерно длительное и устойчивое воспроизведение молодых поколений и способность доминировать на поздних этапах сукцессий и в климаксовых сообществах. К этой группе относятся все основные лесообразующие породы рассматриваемого типа леса (сосна корейская, ель аянская, липа Таке). Длительное и устойчивое воспроизведение новых поколений характерно и для климаксовых видов кустарников (клена бородчатонервного, лещины маньчжурской, бересклета малоцветкового (*Euonymus pauciflora*) и травянистых растений (майника двулистного, осоки мечевидной (*Carex xiphioides*), кислицы обыкновенной и др.).

Представители климаксовых видов, в отличие от инициальных и серийных, на первых этапах онтогенеза развиваются медленнее и способны переносить умеренное затенение. У основных лесообразователей климаксовых сообществ в ходе эволюции выработались приспособления к замедленному развитию в молодом возрасте, что позволяет им пережить неблагоприятные цено-экологические условия на первых этапах онтогенеза.

Динамика хода роста и численности послепожарного поколения древесных пород. Сравнительный анализ годовичных приростов по высоте у молодого поколения древесных пород на пр. пл. 6-1975 позволил выделить три группы растений, отличающихся скоростью роста на первых этапах их жизненного цикла (рис. 1). Наиболее высокие темпы роста отмечались у растений серийных видов – черемухи Маака, ивы козья, осины, бе-

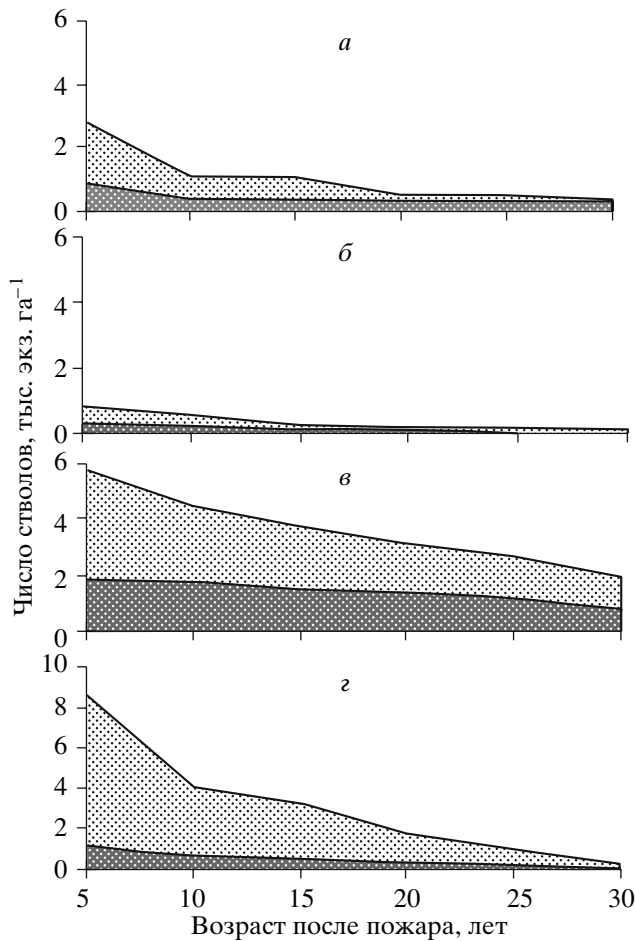


Рис. 2. Соотношение древесных растений серийных видов с замедленным и усиленным ростом за 30-летний период их развития на пр. пл. 6–1975: *а* – ива козья, *б* – осина, *в* – береза плосколистная, *г* – береза ребристая.

рез ребристой и плосколистной. При этом средний годичный прирост по высоте в первые 8 лет их развития изменялся в пределах 40–96 см, в то время как у климаксовых широколиственных пород (липа Таке, клен мелколистный, дуб монгольский) этот показатель составил 4–13.5 см, а у хвойных лесообразователей (ель аянская, сосна корейская и пихта почкочешуйная) – 1.4–3.5 см. У отдельных экземпляров хвойных растений в течение первых 3–4 лет почти не происходил рост в высоту. По мере изреживания травяного покрова и кустарникового яруса эти растения начинали нормально развиваться.

В первые годы после пожара по числу растений преобладала береза ребристая, особи которой отставали в росте от других быстрорастущих пионерных видов. Это определило значительное преобладание в ее ценопопуляции растений с замедленным ростом. Соотношение растений с замедленным и усиленным ростом у разных пио-

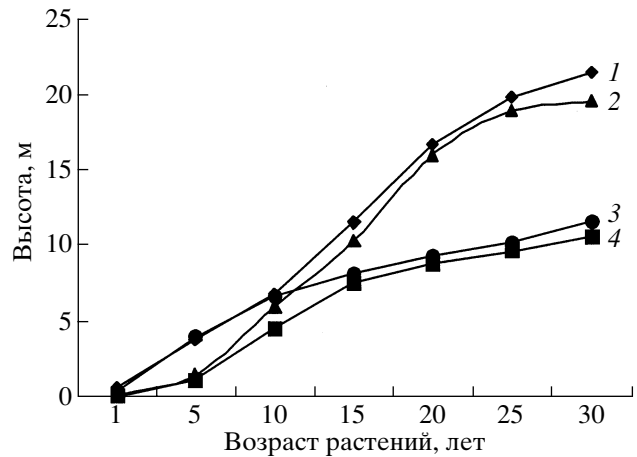


Рис. 3. Соотношение высоты и возраста древесных растений серийных видов на пр. пл. 6–1975: *1* – осина, *2* – береза плосколистная, *3* – ива козья, *4* – береза ребристая.

нерных видов на рассматриваемой пробной площади иллюстрирует рис. 2.

На пятый год после пожара основная часть особей березы ребристой (86%) принадлежала к группе растений замедленного роста, высота которых не превышала 70 см, в то время как незначительная часть растений усиленного роста (14%) достигали до 250 см высоты. У других серийных видов также преобладали растения с замедленным ростом, численность которых в ходе сукцессий снижалась более резко по сравнению с группой растений усиленного роста.

Через 10 лет в сформировавшемся молодняке у растений разных видов начались более заметные расхождения по скорости роста. При этом у березы плосколистной заметно ускорился рост в высоту, и ее растения почти не уступали быстрорастущей осине. В то же время рост березы ребристой и ивы козьей значительно снизился. Соотношение высоты и возраста у молодых растений четырех серийных видов с усиленным ростом приведено на рис. 3.

В результате дифференциации растений серийных видов по высоте в структуре формирующегося древостоя выделились два полога. Первый полог сомкнутостью 0.3 и высотой 6–8 м составляли растения березы плосколистной, осины, черемухи Маака и ивы поронайской. Второй полог с сомкнутостью крон 0.4 и высотой 3–4 м образовали главным образом береза ребристая и ива козья. Все представители климаксовых видов еще не превышали 150 см высоты и составляли преимущественно мелкий и средний подрост.

В состав древесного яруса представители климаксовых видов начали входить только через 25–30 лет после пожара. К этому времени стал формироваться трехъярусный древостой. Так, на 32-й

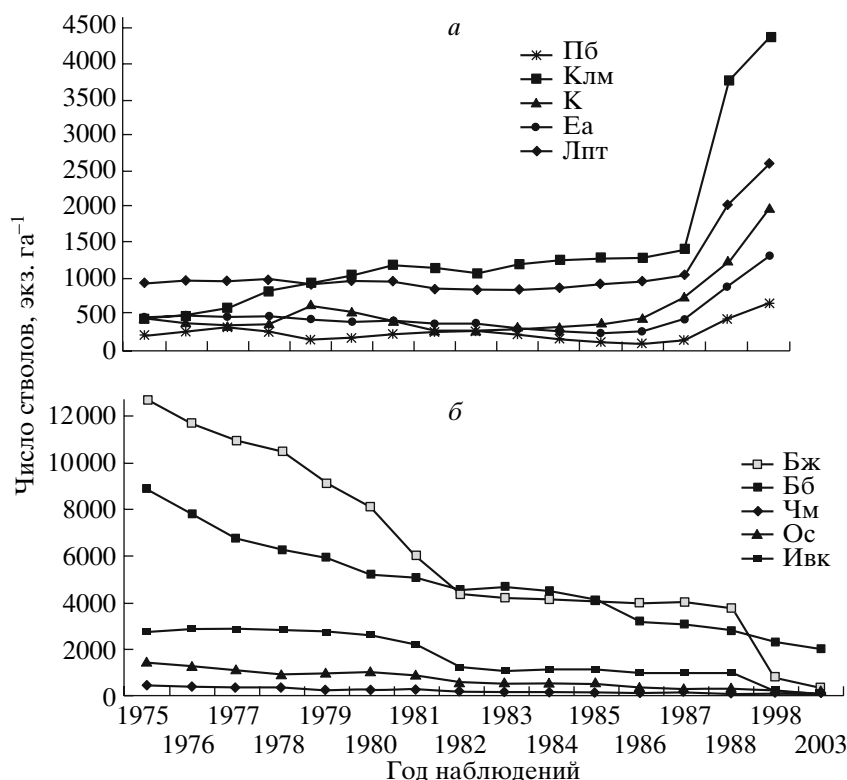


Рис. 4. Динамика численности ценопопуляций климатических (а) и серийных (б) видов в первые 30 лет послепожарного развития сообществ (пр. пл. 6-1975).

год после пожара на анализируемой пр. пл. 6-1975 в составе первого полога древостоя сомкнутостью 0.7–0.8 и высотой 20–22 м около 80% по запасу древесины принадлежало березе плосколистной и 20% осине. Второй более разреженный полог 13–15 м высотой сформировали отставшие в росте экземпляры березы плосколистной, а также растения с усиленным ростом березы ребристой и ивы козьей. Третий наиболее разреженный полог 6–8 м высотой образовали в основном широколиственные породы (клен мелколистный, липа Таке, дуб монгольский, ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*) и отставшие в росте березы. Наиболее крупные растения ели аянской и пихты почкочешуйной не превышали 2.5 м высоты, а сосны корейской 3 м.

Смыкание крон березового молодняка в отдельных куртинах началось в возрасте 3 лет, к 10–12 годам общая сомкнутость их крон составила 0.5, на 15-й год она возросла до 0.7, а на 30-й год произошло почти полное смыкание крон серийных видов. По мере смыкания крон древесного молодняка возрастала конкуренция между растениями за жизненное пространство, и отставшие в росте древесные растения постепенно погибали, подавляясь более крупными растениями. Нами была прослежена динамика численности после-

пожарного поколения древесных пород в течение первых 30 лет после пожара (рис. 4).

Как показали результаты исследований, наиболее интенсивное самоизреживание происходило в первые 7–10 лет развития популяций всех серийных видов, особенно в густых биогруппах. На 30-й год после пожара жизнедеятельность сохранили только 2.6% растений березы ребристой и столько же ивы козьей, 2.9% ивы поронайской, 12.2% осины. Среди серийных видов более всего (22.4%) сохранила жизнеспособность береза плосколистная (рис. 4, б).

В отличие от активного процесса самоизреживания у молодых растений серийных видов, у представителей климатических видов происходило постепенное возрастание числа стволов (рис. 4, а). Так, на 30-й год после пожара численность популяции липы возросла на 64.7%, ели на 66.8%, пихты на 70.4, сосны корейской на 78.4, клена на 89.7% по сравнению с их числом на 2-летней гари.

О других возможных вариантах развития древесных видов в ходе послепожарных сукцессий могут дать общее представление результаты исследований на других послепожарных участках (таблица).

На 8-й год после устойчивого низового пожара в лианово-разнотравно-широколиственном широколиственном кедровом лесу (пр. пл. 1-1986) в верхней поло-

вине юго-западного склона около 20° крутизны и на высоте 830–850 м над ур. моря, наиболее активным развитием среди серийных видов отличалась осина благодаря мощно развитой системе ее подземных органов в допожарном сообществе. Молодые осины превышали все остальные древесные породы не только по высоте и диаметру, но и по численности, составляя 61% от общего числа деревьев >3 м высоты.

В другом сообществе (пр. пл. 17-1986), сформировавшемся около 30 лет назад после устойчивого низового пожара в этом же типе леса, отсутствие в древостое березы плосколистной определило абсолютное преобладание березы ребристой по численности (59% от всего числа деревьев) и по запасам древесины (40%). На первых этапах формирования древесного яруса в рассматриваемом типе леса могут доминировать разные представители группы серийных видов в зависимости от состава семенных банков в почве, наличия развитой системы подземных органов и близости обсеменителей.

До 70–90-летнего возраста растения климаксовых видов обычно развиваются в подчиненном пологе, а с наступлением распада древостоя серийных пород начинают выходить в основной полог. В этот же период образуется обильный самосев их нового поколения. Распад древесного полога с преобладанием серийных видов характеризует пр. пл. 32-1987 (таблица), заложенная в бассейне р. Малая Изюбринная в верхней части юго-восточного склона крутизной 15° на высоте 700 м над ур. моря. В верхнем пологе 100-летнего послепожарного древостоя высотой 21–23 м на смену распадающемуся осиново-березовому древостою с преобладанием березы плосколистной и в меньшей степени березы ребристой и осины пришли пихта почкочешуйная и ель аянская, которые значительно опережали в росте сосну корейскую. Интенсивный распад мелколистного древостоя характеризовался наличием большого количества сухостоя и валежа, представленного главным образом стволами берез и осины.

Последующий распад темнохвойных пород (пихта почкочешуйная и ель аянская) отражает древостой, сформированный около 200–220 лет назад после пожара. Заложенная здесь пр. пл. 30-1987 находится на выпуклом носке северо-восточного склона крутизной 10–15° на высоте около 600 м над ур. моря. Первое послепожарное поколение ели, ранее господствовавшее в верхнем пологе древостоя, к моменту исследований интенсивно распадалось, о чем свидетельствовало наличие большого числа сухих и отмирающих деревьев. В основном пологе древостоя ведущую роль при этом играла сосна корейская. Изреживание верхнего древесного полога сопровождалось усилением прироста деревьев подчиненных пологов, более

активным развитием кустарников (клен бородчато-нервный, лещина маньчжурская, свободнаягодник колючий, чубушник тонколистный) и травянистых растений (ложнопузырник игольчатый (*Pseudocystopteris spinulosa*), василистник тычинковый, осока кривоносоая и др.). Показателем распада верхнего полога древостоя служило присутствие растений инициальных видов (бузина кистистая, чистотел азиатский, полынь красноножковая) в местах вывала деревьев.

Господство в древостое кедра (таблица) отражает климаксовое сообщество (пр. пл. 2-1986), находящееся в верхней части юго-восточного склона крутизной около 20° на высоте 820 м над ур. моря. Возраст старшего поколения сосны корейской составляет 230–250 лет. На поздних этапах сукцессий и в коренных сообществах в качестве потенциальных эдификаторов в сообществах исследуемого типа леса кроме сосны корейской могут также выступать липа, ель и в меньшей степени пихта. Закрепление эдификаторной роли сосны корейской в древостое происходит к возрасту ее спелости 180–200 лет. Жизненный цикл первого послепожарного поколения в рассматриваемых условиях обычно завершается у пихты в возрасте 120–140 лет, у ели в 200–220 лет, у сосны корейской и липы в 250–300 лет.

Динамика надземной фитомассы. Результаты исследований показали, что запасы надземной фитомассы травяного покрова достигают максимальной величины на первых этапах послепожарных сукцессий и до формирования сомкнутого древесного молодняка. Так, на пр. пл. 6-1975 максимальная продукция надземных частей травяного покрова (2387.4 кг га⁻¹) отмечалась на 2-й год после пожара.

Около 70% от всей растительной массы травяного покрова и 60% от общей надземной фитомассы сообщества приходилось на долю чистотела азиатского. После периода жизненной кульминации, отмечавшегося у травянистых инициальных растений – чистотела азиатского на втором, яснотки бородчатой на третьем, иван-чая узколистного, крапивы узколистной и осота полевого (*Sonchus arvensis*) на четвертом годах жизни, происходило последующее снижение их фитомассы и численности. Для всех инициальных видов в ходе лесовосстановительных сукцессий характерна только одна большая волна развития популяций, приблизительно соответствующая жизненному циклу растений данного вида. О ходе развития отдельных ценопопуляций инициальных видов травянистых растений и кустарников дают представление показатели их общей надземной фитомассы, учетные со 2-го по 15-й годы после пожара на пр. пл. 6-1975 (рис. 5).

На более поздних этапах лесовосстановительных сукцессий общая масса надземных частей тра-

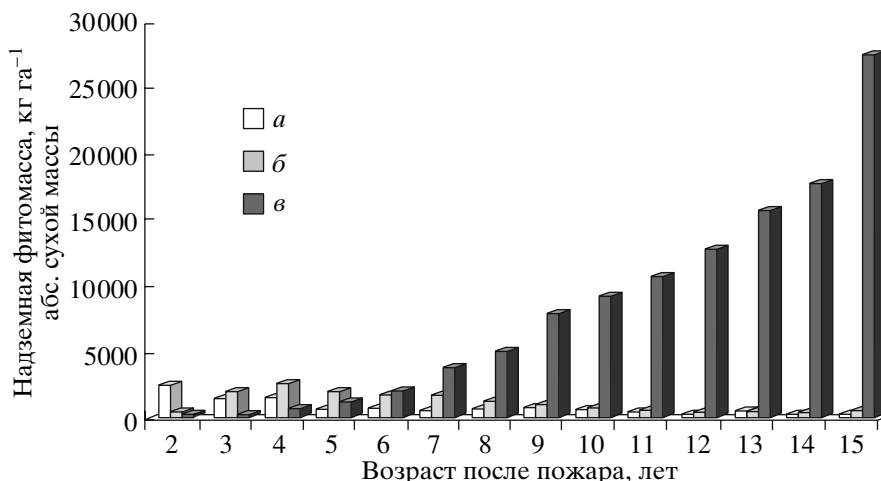


Рис. 5. Динамика фитомассы надземных частей: а – травянистые растения; б – кустарники и лианы; в – древесные растения.

вяного покрова обычно не превышает 500 кг га^{-1} , а наименьшая масса ($250\text{--}300 \text{ кг га}^{-1}$) характерна в производных сомкнутых осиново-березовых молодняках 20–30 лет. Максимальные запасы общей фитомассы кустарников и деревянистых лиан в сукцессионных рядах рассматриваемого типа леса отмечаются в первые годы зарастания гарей и в климаксовых фитоценозах. На пр. пл. 6-1975 наибольшая фитомасса кустарников и лиан (2493 кг га^{-1}) была на четвертый год после пожара. При этом 65% от общей фитомассы кустарникового яруса и 53% от всей надземной фитомассы сообщества приходилась на долю бузины кистистой. Жизненный цикл у основной части бузины завершился здесь на 8-й год их развития, а к 14-му году сохранились лишь единичные субсенильные и сенильные особи. Короткие и простые жизненные циклы характерны также для других инициальных кустарников (аралия высокая, рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), малина Комарова). После периода жизненной кульминации, отмечавшейся у аралии высокой на 5–6-й годы, у рябинника рябинолистного на 6–7-й, у шиповника иглистого (*Rosa acicularis*) и малины Комарова на 8–10-й годы, резко снизилась численность их растений и сократились общие запасы фитомассы.

После завершения большого жизненного цикла у инициальных видов кустарников общая фитомасса подлеска снизилась до $400\text{--}600 \text{ кг га}^{-1}$. В ходе последующего восстановления лианово-разнокустарниковых кедровников общая фитомасса кустарникового яруса обычно возрастает за счет накопления органической массы у климаксовых видов кустарников. При этом основную массу составляют надземные оси клена бородачтонервного (до $2500\text{--}2750 \text{ кг га}^{-1}$) и лещины маньчжурской (до 600 кг га^{-1}).

Заключение. В процессе лесовосстановительных сукцессий после пожаров можно выделить ряд крупных этапов и более дробных стадий. Крупные этапы можно охарактеризовать сменой господствующих групп инициальных, серийных и климаксовых видов. Дробные стадии выделяются по смене доминирования отдельных ведущих и массовых ценопопуляций. Скорость преобразования сообществ в значительной степени зависит от длительности жизни растений этих ценопопуляций.

На первом этапе послепожарных сукцессий рассматриваемого типа леса основными доминантами являются инициальные виды (чистотел азиатский, полынь красноножковая, бузина кистистая, аралия высокая и малина Комарова), играющие господствующую роль в травяном покрове и кустарниковом ярусе только до 3–5 лет после пожара. На втором этапе основными доминантами, определяющими структуру сообществ, являются серийные древесные виды (осина, березы ребристая и плосколистная), преобладающие в составе древостоев от 7 до 80–100 лет. На завершающем этапе восстановительных сукцессий ведущая роль принадлежит климаксовым древесным видам (сосне корейской, липе Таке, ели аянской и пихте почкочешуйной).

Среди древесных видов наиболее высокой скоростью роста отличаются молодые растения серийных видов, при этом большая часть их растений характеризуется замедленным ростом, что определяет высокий их отпад в процессе самоизреживания и особенно в первые годы их развития. В отличие от серийных видов, характеризующихся значительным снижением численности на первых этапах сукцессий, постепенное нарастание численности ценопопуляций отмечается у климаксовых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Злобин Ю.А. Семенное размножение хвойных древесных пород как биоценотический процесс // Уч. зап. Ульяновского гос. пед. ин-та, 1968. Т. 23. Вып. 3. С. 193–205.
2. Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 10. С. 34–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46.
3. Ивашкевич Б.А. Дальневосточные леса и их промышленное будущее. Хабаровск: ДВ ОГИЗ, 1933. 168 с.
4. Игнатьева Л.А. Продуктивность травостоя лесных ценозов Приобья // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 196–209.
5. Колесников Б.П. Корейский кедр на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1954. Вып. 4. С. 23–67.
6. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Т. 2(4). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 262 с.
7. Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 222 с.
8. Комарова Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 223 с.
9. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 63–125.
10. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13–75.
11. Мишков Ф.Ф. Пример восстановительной смены в разнокустарниковом кедровнике после пожара // Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1970. Вып. 10. С. 174–179.
12. Соловьев К.П., Солодухин Е.Д. Классификация гарей на Дальнем Востоке // Лесное хоз-во. 1953. № 2. С. 45–48.
13. Солодухин Е.Д. Лесовозобновление на гарях в некоторых типах леса Приморского края // Сообщ. Дальневосточного фил. АН СССР. Владивосток, 1952. Вып. 5. С. 43–53.
14. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; СПб.: Наука, 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.
15. Сочава В.Б., Липатова В.В., Горшкова А.А. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова // Ботан. журн. 1962. Т. 47. № 4. С. 473–484.
16. Стародумов А.М. К вопросу о лесных пожарах в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока // Бюл. научн.-техн. информ. ДальНИИЛХ. Вып. 2. Хабаровск, 1957. С. 3–8.
17. Шеметова Н.С. Кедрово-широколиственные леса и их гари на восточных склонах среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1970. 104 с.
18. Clements F.E. Plant succession and indicators. N.Y.: Wilson, 1928. 452 p.
19. Egler F.E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development // Vegetatio. 1954. V. 4. P. 412–417.
20. Horn H.S. The ecology of secondary succession // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1974. V. 5. P. 25–37.
21. Keever C. Causes of succession in old fields of the Piedmont. North Caroline // Ecol. Monogr. 1950. № 20. P. 231–250.

Demutation Successions after Fires in Liana-Shrub Broad-Leaved Forests of the Sikhote-Alin

T. A. Komarova, L. A. Sibirina, D. K. Lee, H. S. Kang

The results of 30-year studies on 70 permanent and 12 temporary sample plots (50 × 50 m) arranged on areas subjected to fires of different intensity in liana-shrub broad-leaved forests of the Sikhote-Alin are discussed. Plant populations (cenopopulations) are considered as elementary units of succession changes in plant communities. The development and dynamics of cenopopulations of initial, serial, and climax species in the course of postfire plant succession on areas subjected to fires of different intensity are shown. The growth and self-thinning of young forests on these areas are characterized.