

## ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯРНОГО ПИРОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА СТРУКТУРУ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В ЭКОТОНЕ ТЕМНОХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ

Рассмотрен процесс влияния регулярных низовых пожаров на горизонтальную и вертикальную структуру темнохвойно-широколиственного экотона Среднего Приамурья в зависимости от характеристик пожаров и давности их воздействия на фитоценозы. Все структурные единицы биоценоза делятся две функциональные категории: эндоценогенетические и экзоценогенетические острова. Под воздействием пожаров различной периодичности и силы первоначально увеличиваются степень горизонтальной и вертикальной структурированности фитоценозов. Дальнейшее действие пирогенного фактора приводит к уменьшению, а потом и устранению эндогенетических островов и увеличению количества экзогенетических.

**Ключевые слова:** структура биоценоза; экотон; квазибореальные леса; биоценогенетический остров; пирогенное сообщество.

Структура фитоценоза – это разделение видов, его формирующих, на чётко выделяемые в пространстве горизонтальные и вертикальные единицы [1. С. 174–175; 2. С. 503]. На разных сукцессионных стадиях могут образовываться структуры из растений одной или разных экобиоморф, ориентированных на сходные ресурсы и условия, и находящихся в конкурентных взаимоотношениях. Вертикальная структура сформирована преимущественно в результате конкуренции за солнечный свет и, в меньшей степени, – за влагу. Горизонтальная структура определяется микроусловиями абиотического и биотического генезисов [3. С. 75, 76, 80]. В климаксовых сообществах, где давление одного или нескольких видов-эдификаторов достигает максимума (на стадии монополизма), количество структур и видов, их формирующих, сведено к минимуму.

Фитоценозы экотона отличаются особым биоразнообразием, точнее сверхразнообразием, создающим запас прочности при появлении и усилении внешних разрушительных факторов [4. С. 36]. Этот запас обеспечивается высокой степенью заполнения ниш видами, имеющими различные адаптивные реакции, которые обеспечивают сложную динамику при деградации или восстановлении фитоценоза.

В условиях темнохвойно-широколиственного экотона Среднего Приамурья, т.е. в квазибореальных лесах, слабо структурированные фитоценозы встречаются крайне редко и на небольших территориях. Самым ярким примером таких сообществ являются ельники-зеленомошники, формирующиеся на крутых склонах на высоте от 700 м над ур. м. и выше. На пологих среднегорьях взаимопроникновение темнохвойных и широколиственных видов является постоянным естественным состоянием, которое определяется циклами самоомоложения в процессе циклического самоомоложения экосистем, поэтому они отличаются наиболее сложной структурой [5. С. 16].

Все структурные единицы фитоценоза, так же как и всего биоценоза в целом, с некоторой долей условности нами делятся на две категории: эндоценогенетические и экзоценогенетические [6. С. 200]. Первая категория включает в себя структуры, чаще всего горизонтальные, сформированные видами, типичными для данного фитоценоза. Вторая – структуры из видов, чуждых для данного фитоценоза. Например, в типичном темнохвойно-широколиственном лесу, находящемся в климаксовой стадии, окно, заполненное аралией высокой (*Aralia elata* (Mig.) Seem.), элеутерококом колючим

(*Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maim.) Maxim.), древовидными лианами, представляет собой эндоценогенетическую структуру. Однако в тех же условиях парцелла берёзы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) и тополя дрожащего (*Populus tremula* L.) является уже экзоценогенетической структурой. Подобный ценогенетический подход возможен и при оценке вертикальных структур. Например, в омоложенном смешанном темнохвойно-широколиственном лесу с участием берёзы плосколистной разреженный ярус высоких кустарников (чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. Et Maxim.), таволга средняя (*Spiraea media* Franz Schmidt.), элеутерококк колючий) можно отнести к категории эндоценогенетических структур, а нижний ярус из полыни Максимовича (*Artemisia maximowicziana* Krasch. Ex Poljak.) и чины Комарова (*Lathyrus komrovii* Ohwi) – к категории экзоценогенетических.

С точки зрения функционального участия в динамике фитоценоза и поддержании его устойчивости любую его структуру можно считать биоценогенетическим островом. Под этим термином мы понимаем относительно самостоятельное сообщество, имеющее свои пищевые цепи и, возможно, пирамиды, свою видовую специфику, формирующее свой малый круговорот элементов, но находящееся внутри другого, более крупного биоценоза, который окружает остров со всех сторон, т.е. вмещает его, являясь для него средой и источником ресурсов. Один из основных признаков острова – ослабленность или отсутствие биоценогенетических связей с другими подобными сообществами.

Понятие острова отражает отношение данного сообщества к другим таким же и к большему, вмещающему данный остров сообществу. Острова, как и внутриценогенетические структуры, мы делим на те же ценогенетические категории.

Эндоценогенетические острова являются продуктом функционирования более крупного биоценоза. Они существуют постоянно, но изолированы друг от друга условиями микросреды, которые создаются средовым для них биоценозом. Их существование сходно с жизненной стратегией эксплерентов, перетекающих в освободившиеся ниши.

Экзоценогенетические острова представляют собой сообщества, сформированные из видов – представителей других биоценозов, связь которых с вмещающим биоценозом ослаблена. Эти виды образуют свои ценогенетические связи и влияют на формирование внутрице-

нозной среды. Характер взаимодействия островов с вмещающим биоценозом может быть антагонистическим или комплементарным. Антагонистический характер острова обусловлен внедрением нового сообщества во вмещающий биоценоз с помощью видов, обладающих большей конкурентоспособностью по сравнению с видами-аборигенами. Комплементарный характер обусловлен тем, что виды, формирующие остров, дополняют видовой состав биоценоза за счёт освоения экологических ниш, не востребованных видами вмещающего биоценоза.

Биоценотические острова могут быть структурой биоценоза любого ранга и размера, но структурные части биоценоза далеко не всегда являются островом. Понятие острова обозначает функционально-эволюционное взаимодействие сообществ, одно из которых является вмещающим, а другое вмещаемым.

Пни и упавшие стволы являются эндоценогенетическими островами в любом лесном биоценозе, так как их видовой состав формируется в иной среде (разлагающаяся древесина как среда), чем вмещающий биоценоз. Но биота ствола находится под давлением вмещающего биоценоза и очень быстро начинает осваиваться его видами. Например, в темнохвойно-широколиственном лесу упавшие стволы, находящиеся на завершающейся стадии разложения, ускоряют формирование темнохвойного фитоценоза, поскольку на них в первую очередь прорастают ели, пихты и берёзы жёлтые (*Betula costata* Trautv.) [7. С. 186–187; 8. С. 195]. Стволы и пни, покрытые слоем мхов и лишайников, удерживают влагу, в перегнивших стволах много гумуса, их элементный состав оптимален для развития нового растения, а главное – здесь отсутствует или сведена к минимуму корневая конкуренция, что важно для развития проростков. Таким образом, упавший ствол большого дерева – это биоценотический остров, порождённый данным биоценозом, повышающий его устойчивость. Ствол оказывает влияние на структуру фитоценоза даже тогда, когда визуально уже не обнаруживается, поскольку создаёт особую эдафическую среду.

Примером экзогенетических островов можно считать сообщества вершин и предвершиний или, наоборот, – сообщества понижений, имеющих иной видовой состав или иные видовые пропорции, чем вмещающий биоценоз. Например, сообщества предвершинья с крутизной склонов в 40° посреди темнохвойно-широколиственного леса имеют явно отличный от окружающих фитоценозов облик, хотя состоят из видов, встречающихся в зональном типе растительности. Чаще всего на предвершиньях и многих вершинах без выраженной вертикальной зональности формируются чистые неморальные сообщества, состоящие преимущественно из бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.), трескуна амурского (*Ligustrina amurensis* Rupr.), элеутерококка колючего, таволги средней, аралии высокой. Эти же сообщества формируются у скальных выступов. Отнести их к категории экзогенетического острова позволяет специфика видового состава фитоценоза, который в обычных условиях темнохвойно-широколиственного и чисто широколистного сообщества не наблюдается.

Взаимодействие островов и вмещающих биоценозов можно свести к следующим вариантам: стабилизи-

рующая и/или дополняющая роль острова, убывающая динамика соотношения и обилия видов острова под давлением вмещающего биоценоза, возрастающая видовая динамика острова по отношению к вмещающему биоценозу, длительное равновесное сосуществование.

Каждый тип островов играет свою роль в стабилизации или трансформации вмещающего биоценоза при аутогенном развитии или воздействии внешнего фактора.

Пирогенный фактор в различных своих проявлениях по-разному влияет на структуру фитоценоза. Самая большая проблема в оценке этого воздействия состоит в том, чтобы определить величину самого фактора.

В понятие величины пирогенного фактора входят следующие параметры: частота огневого воздействия, сила огневого воздействия, степень поражающего воздействия. Под силой огневого воздействия понимается совокупность характеристик горения, в которую входят: высота пламени и/или глубина его проникновения в подстилку или почву, длительность и температура огневого воздействия на объект. Степень поражающего воздействия пирогенного фактора – это трансформация биоценоза, измеряемая в смене видового состава или в соотношении обилия видов [9. С. 79].

Влияние пирогенного фактора на структуру фитоценозов может осуществляться в самых разных вариантах. Оно зависит от допирогенного состояния фитоценоза, сочетания различных природных факторов и величины пирогенного воздействия. Поскольку целью данной работы является выявление связи между величиной пирогенного фактора и изменением структуры фитоценоза, единицей классификации логично будет избрать величину пирогенного фактора, воздействующего на фитоценозы единого темнохвойно-широколиственного генезиса. Здесь мы рассматриваем развитие фитоценозов только под воздействием низовых пожаров. Воздействие верховых пожаров носит радикальный характер, и говорить об изменении структуры фитоценоза не имеет смысла по причине полного уничтожения коренного фитоценоза.

Для низовых пожаров мы выделяем следующую периодичность: ежегодные – 1–2 раза в год, очень частые – раз в 2–5 лет, частые – раз в 6–10 лет, редкие – раз в 11–20 лет, очень редкие – раз в 21–30 лет, нерегулярные – раз в 31–100 лет, эпизодические – один раз во временном интервале свыше 100 лет. Это деление на периоды основано на способности экосистемы восстановиться до первоначального состояния.

Нами выявлены следующие варианты изменений структуры фитоценозов в условиях низовых пожаров разной периодичности.

1. Эпизодические и нерегулярные беглые пожары с низкой интенсивностью горения. При условии отсутствия повторных пожаров в ближайшие 10–20 лет существенного воздействия на структуру фитоценоза они не оказывают. Поскольку в таком огне гибнут проростки и подрост ранних стадий онтогенеза, в вертикальной структуре могут произойти временные изменения. Такие пожары могут способствовать тому, что в формировании структуры снижается роль эндоценогенетических и усиливается роль экзобиоценогенетических островов.

2. Эпизодические и нерегулярные низовые устойчивые и беглые с высокой интенсивностью горения. Та-

кие пожары возможны только в засуху и при ветреной погоде. Поскольку в ненарушенных фитоценозах сомкнутость полога велика, развитие пожара с высоким пламенем маловероятно, но если это всё-таки происходит, пожар часто переходит в верховой. Пожары подобной периодичности могут создать условия для подавления возобновления эдификаторов и развития асектаторов, а также для проникновения видов-эксплерентов. Происходит это за счет изменений в нижних ярусах, образования окон и устранения или существенного ослабления эндогенетических островов. Все эти изменения могут повлечь за собой формирование экзогенетических островов как в вертикальной, так и в горизонтальной структуре. Главная особенность горизонтальной структуры кратковременного омоложения состоит в том, что широколиственные виды или листовенные соэдификаторы темнохвойных фитоценозов (берёза жёлтая) образуют моновидовые парцеллы. Чаще всего их формируют клён зеленокорый (*Acer tegmentosum* Maxim.), берёза жёлтая, черёмуха Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.), дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. Ex Ledeb.). Темнохвойные парцеллы в этом случае тоже представляют собой эндобиоценотические острова, куда пожар не проник. Весь фитоценоз в этом случае делится на преимущественно темнохвойные, темнохвойно-широколиственные и широколиственные структуры, которые возникли потому, что сила огневого воздействия никогда не бывает равномерной, тем более что смешанный лес представляет разнообразие условий для горения. Там, где сила пламени особенно велика, могут образоваться острова эксплерентов, но при разовом пожаре они быстро элиминируются под конкурентным давлением эдификаторов.

3. Редкие и очень редкие беглые и устойчивые низовые пожары. В условиях бореальных и квазибореальных лесов эти пожары происходят с интервалами, не позволяющими восстановиться фитоценозу до первоначального климаксового состояния, поэтому при пирогежном воздействии с данной периодичностью на протяжении многих лет возможно формирование параклимаксовых сообществ с утерей способности к восстановлению до первоначального состояния.

Эта периодичность пожаров позволяет фитоценозу экотона сохранять сложную структуру, но с иным видовым составом и иными межвидовыми пропорциями. Большие интервалы между пожарами позволяют темнохвойным видам удерживать свою позицию эдификатора, но постоянное омолаживающее воздействие пожаров даёт возможность широколиственным видам создавать свои группировки и периодически выходить в верхний ярус. Это чередование биоценологических ролей формирует фитоценозы с максимально возможным разнообразием структур эндогенетического характера. С этим разнообразием соперничают только леса, подвергшиеся лет 30–40 назад выборочным рубкам и слабому пирогежному воздействию сразу после рубок. Если фитоценоз не подвергается видовому давлению соседних листовенничников или пойменных сообществ из берёзы даурской (*Betula davurica* Pall.), то в целом темнохвойно-широколиственный лес сохраняет свой видовой состав, но его горизонтальная структура поля-

ризуется по трём категориям: смешанные полиэдификаторные хвойно-широколиственные сообщества, широколиственные сообщества со слабым проникновением эксплерентов и моновидовые темнохвойные сообщества, избежавшие пирогежного воздействия на протяжении лет 50, которые в данном случае в силу слишком сильного отличия от омоложенных сообществ могут приобретать свойства биоценотического острова. Хвойно-широколиственные структуры могут образовывать до семи-восьми ярусов, а у широколиственных структур ярусы часто не удаётся выявить из-за активизации древовидных лиан [10. С. 213].

Такое разнообразие структур формируется по причине того, что пожары способствуют выпадению темнохвойных видов и распространению широколиственных ценоэлементов, которые всегда образуют разнообразную мозаику парцелл и ярусов [11. С. 162]. Дополняется разнообразие структур сохранившимися темнохвойными островами.

4. Частые низовые пожары. С увеличением частоты пожаров поражающее воздействие пирогежного фактора особенно сильно зависит от длительности действия этого пожарного режима. Здесь и ниже мы условно делим пирогежное воздействие на две части: начальное воздействие в данном режиме и длящееся. Начальное воздействие включает в себя не более двух-трёх интервальных периодов, длящееся охватывает больший временной период.

Сокращение межпожарного интервала до 6–10 лет сильно ослабляет темнохвойные элементы фитоценозов. Их присутствие возможно только в виде биоценологических островов, когда небольшие массивы ельников или пихтарников изолированы друг от друга и испытывают сильное видовое давление со стороны соседних сообществ, в составе которых начинают преобладать истинные эксплеренты – берёза плосколистная, тополь дрожащий, лиственница (*Larix sp.*).

Сложная горизонтальная структура фитоценозов, сформированных под воздействием частых пожаров, в большей степени определяется величиной пирогежного фактора в конкретных условиях рельефа. Как правило, подобная регулярность не только носит антропогенный характер, но и происходит по причине близкого расположения участков, на которых трава ежегодно преднамеренно выжигается. От этих участков пожары в засушливые годы заходят далеко в лес. Лучше всего такие пожары распространяются по южным склонам снизу вверх. Северные склоны и узкие ущелья при этом могут стать фитоценологическими островами с сохранившимися темнохвойными элементами и кедром корейским. Вершины и предвершины приобретают облик пирогежно трансформированных сообществ южных склонов, соответствующие фитоценологические острова исчезают. Со временем усиливается поляризация склонов, в нижние ярусы фитоценозов южных склонов проникают луговые травы и злаки, увеличивая их горимость, и пожары здесь становятся более частыми, что переводит фитоценоз в другую категорию пирогежной трансформации.

Если величина пирогежного фактора не возрастает, фитоценозы северного и южного склонов отличаются только степенью преобладания хвойных элементов, что

на северных склонах увеличивает горизонтальную, а на южных – вертикальную структурированность. Горизонтальная структура северных склонов определяется чётким разделением фитогенных полей широколиственных и хвойных видов. Наиболее контрастные парцеллы формируются взрослыми высокоствольными особями ели аянской (*Picea ajanenses* (Lindl. et Gord.) Fisch. Ex Carr.) и пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv) Maxim.), с одной стороны, и берёзы жёлтой, кленов зеленокорого и желтого (*Acer ukurunduense* Trautv. Et Mey.) – с другой. Участие лиан в формировании этих парцелл незначительно. Ярус подроста не выражен, а ярусы кустарниковый и травяной также дифференцированы по парцеллам. В широколиственных парцеллах выражены ярусы папоротников и высоких кустарников (бересклет малоцветковый (*Euonymus pauciflora* Maxim.), рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum* L.), чубушник тонколиственный).

На южных склонах фитогенное поле взрослых хвойных деревьев верхнего яруса практически отсутствует. Ели, пихты и кедры в таких фитоценозах присутствуют во взрослом состоянии единично или парцеллами в состоянии подроста. Эти парцеллы успевают сформироваться за счет видового давления северных склонов, но большая, чем на северном склоне, величина пирогенного фактора способствует полной или частичной гибели хвойного подроста.

Восстановление темнохвойного элемента может происходить только в условиях биоценотического острова, ускоряющего восстановление темнохвойных видов в фитогенном поле широколиственных видов. К такой категории островов относятся прежде всего большие стволы. Рыхлый, пропитанный влагой разлагающийся ствол является не только средой, снижающей конкурентное давление корневищных трав на проростки ели и пихты, но и препятствием для прохождения огня при слабом низовом пожаре с низким пламенем. Молодые особи темнохвойных видов, растущие на возвышениях пней или стволов, защищены от такого огня. Таким образом, для них межпожарный интервал может увеличиваться в два раза, т.е. до 15–20 лет. Это позволяет группе особей темнохвойных видов сформировать своё фитогенное поле и уменьшает, таким образом, как конкурентное давление лиственных видов деревьев, так и величину пирогенного фактора за счёт уменьшения высоты и обилия травяного покрова и повышения влажности среды. Подобные островные условия, благоприятно влияющие на восстановление темнохвойных элементов, формируются и в понижениях рельефа, т.е. в более увлажнённых местах. Для темнохвойных элементов особенно важны верховья ручьёв. Отсутствие ярко выраженной поймы позволяет хвойным элементам экотонного фитоценоза образовывать свое фитогенное поле, конкурируя с другими видами. При низовом беглом пожаре с низким пламенем огонь подобные сообщества может обойти, что усиливает островной характер данного фитоценоза.

Таким образом, горизонтальная структура северного склона сформирована конкуренцией видов под давлением фитогенных полей хвойных и широколиственных элементов на уровне парцелл. Горизонтальная структура южных склонов, где есть условия для боль-

шого развития пожаров с той же периодичностью, более контрастна и носит характер широколиственных фитоценозов с хвойными фитоэндогенными островами.

5. Очень частые низовые пожары. Чаще всего такие пожары происходят рядом с участками преднамеренного выжигания и соединяются с ними проводниками огня – кочковыми болотами, вейниковыми лугами, осветлёнными трансформированными лесами. Хвойные деревья в таких фитоценозах отсутствуют, а широколиственные элементы активно выдавливаются лиственной, а также лиственными эксплантами – берёзой плосколистной, берёзой даурской, тополем дрожащим и т.п. Тёмнохвойно-широколиственное происхождение таких фитоценозов можно определить только по отдельным индикаторным видам, типичным условиям среды и расположенным рядом фитоценозам, не пертерпевшим радикальную пирогенную трансформацию.

Среди фитоценозов, длительное время подвергающихся частым низовым пожарам, можно выделить дубово-леспедецево-лещинные, лиственнично-белоберёзовые разнотравные, белоберёзовые (из берёзы плосколистной), злаково-лабазниковые и т.п.

Наиболее пирогенно-трансформированными являются дубняки [11. С. 168; 12. С. 26, 34; 13. С. 25; 14. С. 40]. При описании фитоценозов, состоящих из разновозрастных порослевых дубов со средним диаметром ствола около 15 см, нами обнаружено, что все деревья имеют пиротравмы стволов разной степени выраженности. Часть дубов, кленов мелколистных (*Acer mono* Maxim) и лип (*Tilia sp*) перешла в кустарниковую форму. При этом горизонтальная структура практически отсутствует, а вертикальная чётко выражена и состоит из двух-трёх ярусов. Верхний – дубы с редким участием березы плосколистной, лиственницей, берёзой даурской, клёном мелколиственным. Второй ярус чётко выражен, с проективным покрытием около 80%, состоит из редкого подроста или кустарниковой формы перечисленных выше видов, а также леспедецы двуцветной (*Lespedeza bicolor* Turcz.) и лещины разнолистной (*Corylus heterophylla* Fisch. Ex Trautv.). Нижний ярус сформирован проростками дуба монгольского, клёна мелколистного березы даурской и луговыми травами с примесью лесных – мерингии бокоцветковой (*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl.), майника двулистного (*Vaianthenum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.). Поскольку разрушающее воздействие пиротравм дубов с каждым пожаром увеличивается, в перспективе может произойти инверсия ярусов, а затем и полная элиминация верхнего древесного яруса. Верхним станет ярус, состоящий из лещины и леспедецы, которые отрастают от корня после каждого пожара.

Подобная инверсия нами обнаружена в типичных квазибореальных лесах, где по причине сильных морозов, проникающих из Якутии, и короткого прохладного влажного лета полностью отсутствуют дуб монгольский, орех маньчжурский (*Juglans mandshurica* Maxim.), аралия высокая. На пологом склоне, обращённом на запад, под воздействием ежегодных палов, производимых на рядом расположенном небольшом сенокосе, сформировалась разнообразная мозаика фитоценозов от темнохвойных, состоящих главным образом из ели аянской, до зарослей папоротника с полным

отсутствием деревьев. В этой мозаике посреди хвойно-широколиственного леса с крайне редкими и давними пиротравмами стволов нами обнаружен пирогенный фитоэкзогенный остров, представляющий собой заросли лещины разнолистной около 2 м высотой с проективным покрытием около 90%. Монополизм лещины был настолько очевиден, что можно говорить об одноярусном сообществе с редкими экземплярами осоки и мерингии внизу и столь же редкими тонкоствольными экземплярами клёна мелколистного выше яруса лещины.

6. Ежегодные низовые пожары. Такие пожары возможны только в том случае, если данный участок преднамеренно выжигается с определенной целью. Поскольку огонь с таких участков распространяется бесконтрольно, они быстро увеличиваются в своих размерах, формируя зоны преднамеренной пирогенной регуляции [15. С. 165]. Характер трансформации структуры фитоценозов зависит от длительности воздействия пирогенного фактора в данном режиме. Здесь также можно выделить два варианта.

Кратковременное воздействие – воздействие в данном режиме в течение первых 5–7 лет. Такое возможно только в том случае, если пирогенно не нарушенные или слабо нарушенные фитоценозы обладают слабой горимостью, но во время засухи первоначально подверглись сильному огневому воздействию в виде, как правило, устойчивого низового пожара с большой глубиной прогорания подстилки или даже почвы, или, при сильном ветре, беглого низового пожара с высоким пламенем. Оба этих варианта способствуют осветлению леса за счет выпадения из вертикальной структуры кустарников и подростка, особенно тонкоствольного. Осветление и устранение опада и подстилки стимулируют рост травянистых растений, в том числе злаков и осок, что увеличивает горимость леса. Подобный первоначальный пожар резко снижает естественную структурированность фитоценоза за счёт выпадения нижних древесных ярусов и устранения эндобиоценологических островов, сформировавшихся на пнях и выворотнях.

Длительное воздействие – действие данного пожарного режима в течение более чем 10 лет. Столь интенсивное пирогенное воздействие в принципе несовместимо с лесными фитоценозами, поэтому древесные растения в таком фитоценозе могут присутствовать только в виде кустарниковой формы, проростков и корневой поросли. Однако если пожарный режим не меняется, древесные растения полностью элиминируются. Для такого фитоценоза характерна почти исключительно горизонтальная структурированность, которая при дальнейшем действии данного пирогенного фактора в том режиме стремится к нулю. Самым ярким примером отсутствия выраженной структуры являются вейниковые и осоковые сообщества, являющиеся конечным звеном пирогенной деградации.

Нами описаны фитоценозы, находящиеся под давлением ежегодных пожаров разной степени длительности. Местным населением п. Кульдур в ЕАО ежегодно и длительное время выжигается маленький сенокосный участок, находящийся в заболоченной низине у дороги, растительный покров которого к моменту наблюдения состоял преимущественно из осок и злаков. Поскольку

палы не контролируются, огонь распространяется в разных направлениях в зависимости от погоды и направления ветра. Нами изучены три варианта трансформации горизонтальной структуры фитоценозов, находящихся под воздействием пожаров, спровоцированных данными палами. Эти варианты представлены участками, находящимися в непосредственном контакте друг с другом и подвергающимися пирогенному воздействию в различных режимах, но от одного ежегодно выжигаемого участка.

Лиственничник зеленомошный с многолетней мерзлотой был фактически уничтожен торфяным пожаром, вызванным палом. Образовавшаяся на его месте мозаика растительных сообществ представляет собой совокупность эндо- и экзоценогенетических островов, пространство между которыми заполнено камнями и водой (рис. 1). Несмотря на небольшой участок трансформированного фитоценоза (около 20 000 м<sup>2</sup>), эти острова сильно изолированы за счёт того, что между ними отсутствуют участки почвы, которая здесь была уничтожена и смыта. К экзоценогенетическим островам в этом случае относятся сообщества, сформированные преимущественно луговыми травами и осоковыми кочками. Все остальные «пятна», заполненные растениями, представляют собой уцелевшие фрагменты климаксового фитоценоза и относятся к эндоценогенетическим островам. Полное отсутствие органики на камнях и вокруг них говорит о том, что здесь торфяные пожары выходили на поверхность, устраняя всё накопившееся органическое вещество. Долгое горение изменило кислотность болотной воды. На отдельных участках наблюдалась выраженная щелочная реакция, доходившая до pH 9. Это затормозило восстановление растительности и сформировало участки почвы, на которых ничего не растёт (см. рис. 1).

Пожары, регулярно возникающие из-за выжигания сенокоса (рис. 1), в течение 15–20 лет ежегодно уходили по склону сопки и гасли на перевале. За этот период взрослые деревья темнохвойных и широколиственных видов погибли от пиротравм, подрост ежегодно сгорал. Отсутствие давления древесного яруса способствовало усилению межвидовой конкуренции в травяном ярусе и активному внедрению луговых трав, что привело к формированию мозаики моновидовых «пятен» лесных и нелесных трав с явным преобладанием нелесных, причём захват территории нелесными видами происходит от подножья склона, где сформировались злаковые сообщества, и от вершины, где отмечается преобладание полныи Максимовича (рис. 2).

Гребень сопки много лет служил препятствием к проникновению огня на другой склон, но несколько засушливых сезонов с ветром изменили ситуацию и северный склон сопки тоже оказался в зоне действия ежегодных пожаров, что послужило причиной усложнения горизонтальной структуры. Она представлена парцеллами берёзы плосколистной, лещины разнолистной, клёна мелколистного с хорошо развитым травяным покровом лесных трав, а также там, где проективное покрытие верхнего древесного яруса достигло 30–20%, – травяными парцеллами лесных и луговых трав. Эти травы, несмотря на присутствие древесного яруса, приобретают черты горизонтальной мозаики ранее

описанного участка с отсутствием деревьев, что объясняется снижением фитогенного поля деревьев и кус-

тарников и является индикатором процесса обезлесивания (рис. 3).

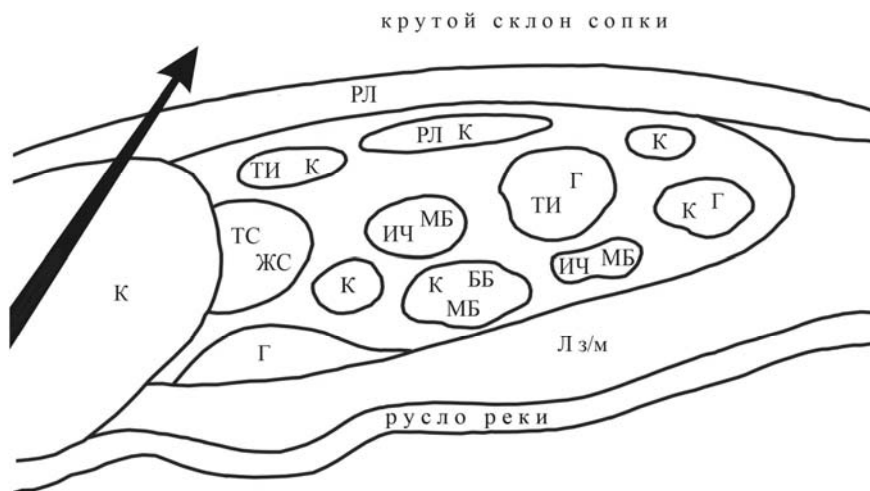


Рис. 1. Мозаика верхового болота, сформировавшегося на месте лиственничника зеленомошного после торфяного пожара: К – осоковые кочки; ТС – таволга средняя; ЖС – жимолость съедобная (*Lonicera edulis* Turcz. Ex Freyn); РЛ – разнотравье луговое; Г – голубика (*Vaccinium uliginosum* L.); РЛ К – лиственничное редколесье; ТИ – таволга иволистная (*Spiraea salicifolia* K.); МБ – мирт болотный (*Camaedaphne calyculata* (L.) Moench.); ИЧ – ива черничная (*Salix mirtiloides* L.); ББ – багульник болотный (*Ledum palustre* L.); Л з/м – лиственничник зеленомошный. Стрелкой обозначено направление распространения огня

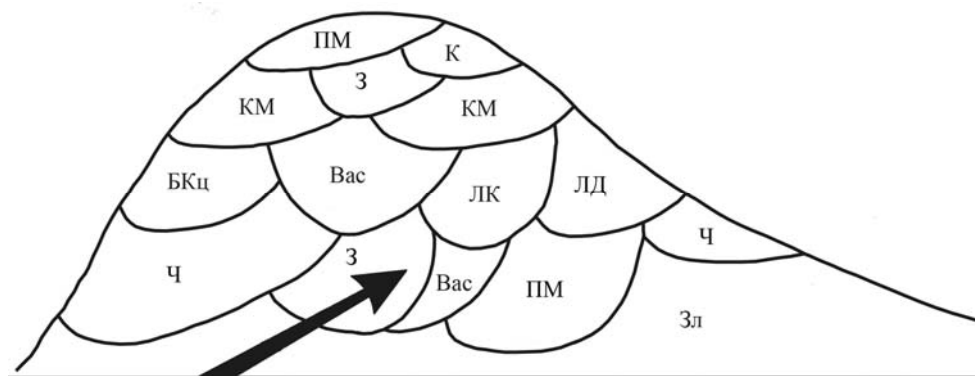


Рис. 2. Горизонтальная мозаика приретенных травяных сообществ, сформировавшихся на месте темнохвойно-широколиственного леса с участием лиственницы (южный склон): Ч – чина (*Lathirus* sp.); З – земляника (*Fragaria* sp.); Вас – василистник (*Thalictrum* sp.); ПМ – полын Макسیمовича; Зл – злаки; ЛД – лабазник дланевидный (*Filipendula palmata* (Pall.) Maxim.); КМ – красnodнев Миддегдрофа (*Hemerocallis middendorffii* Trautv. et Mey.); БКц – башмачок крупноцветковый (*Cypripedium macranthom* Sw.); ЛК – ландыш Кейске (*Coryallaria keiskei* Mig.); К – клевер (*Trifolium* sp.). Стрелкой показано направление распространения огня

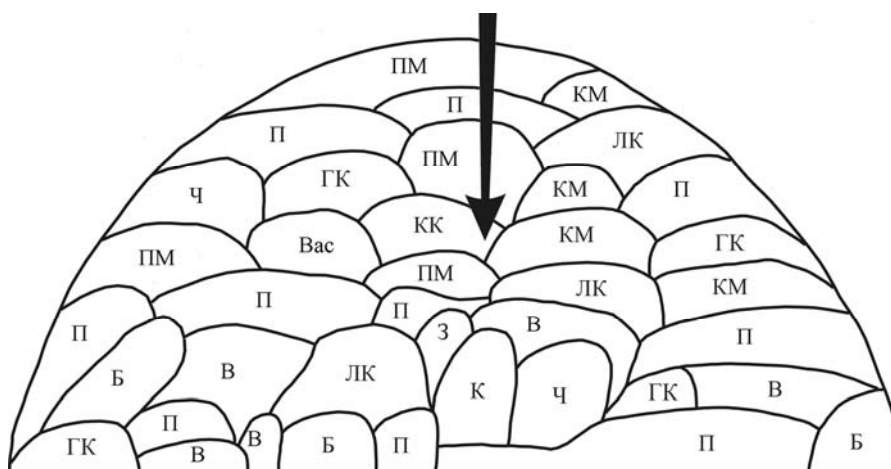


Рис. 3. Пирогенная мозаика травяного яруса в сильно омоложенном темнохвойно-широколиственном фитоценозе (северный склон): ПМ – полын Максимовича; П – папоротник; КМ – красnodнев Миддегдрофа; Ч – чина; ГК – глушанка копытнелистная (*Pirola asarifolia* Michx.); ЛК – ландыш Кейске; КК – какалия копьевидная (*Cacalia hastata* L.); К – клевер; В – волжанка (*Aruncus* sp.); Б – брусника (*Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror.); Вас – василистник; БКц – башмачок крупноцветковый

Парцеллы, сформированные травянистыми видами на участках, подвергающихся пожарам в разных режимах (рис. 2, 3), можно разделить на эндоценогенетические острова, образованные лесными травами, и экзоценогенетические острова, образованные типично луговыми травами.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы. Низовые пожары, происходящие в квазибореальных лесах Среднего Приамурья с регулярностью, исключают сукцессионное восстановление, первоначально увеличивают степень горизонтальной и вертикальной структурированности фитоценозов за счёт увеличения активности неморальных видов. Дальнейшее действие пирогенного фактора приводит к уменьшению, а потом и устранению эндогенетических островов и увеличению количества экзогенетических. При очень частых пожарах мо-

жет формироваться лесной параклимакс в виде, прежде всего, дубово-леспедецевых или дубово-лещиновых сообществ с чёткой вертикальной структурой и почти полным отсутствием горизонтальной. При ежегодных пожарах в климаксовом смешанном лесу происходит стремительное обезлесивание за счёт выпадения деревьев из-за пиротравм и формирование высокой степени горизонтальной мозаичности, формируемой захватом ниш травами с корневищным возобновлением. Нарастание частоты пожаров и длительности действия пирогенного фактора ослабляет и, в конце концов, устраняет эндоценогенетические острова. Количество экзоценогенетических островов сначала возрастает, потом резко снижается, стремясь к нулю. Происходит это по причине последовательного пирогенного снижения общего биоразнообразия фитоценоза и унификации условий их онтогенеза.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Миркин Б.М., Розенберг Л.Г., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
2. Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
3. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы М.: Прогресс, 1980. 327 с.
4. Галанин А.В., Беликович А.В. Зона тихоокеанского муссона: ботанико-географическое районирование, миграции растений и особенности видообразования // Растения в муссонном климате: Материалы V науч. конф. «Растения в муссонном климате» (Владивосток, 20–23 октября 2009 г.) / Ред. А.В. Беликович. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 33–43.
5. Белая Г.А., Морозов В.Л. Конспект флоры сосудистых растений Еврейской автономной области. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 1995. 205 с.
6. Сухомлинова В.В. Биоценологические острова и их роль в пирогенной динамике биоценозов // Ритмы и катастрофы в растительном покрове II. Опустынивание в Даурии. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2009. С. 200–208.
7. Сочава В.Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии Наук СССР. Ч. 1: Буреинский отряд. Ленинград: Изд-во АН СССР, 1934. С. 109–243.
8. Комарова Т.А. Лесовосстановительные сукцессии после пожаров в лесах южного Сихотэ-Алиня // Растения в муссонном климате: Материалы V науч. конф. «Растения в муссонном климате» (Владивосток, 20–23 октября 2009 г.) / Ред. А.В. Беликович. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 193–197.
9. Сухомлинов Н.Р., Сухомлинова В.В., Анпилов М.М. Методы изучения пирогенного фактора // Естественно-географическое образование на Дальнем Востоке: Сб. материалов II регион. науч.-практ. конф. (Благовещенск, 29–30 марта 2010 г.) / Под ред. Н.Г. Павлюк. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2010. С. 79–82.
10. Сухомлинова В.В. Роль древовидных лиан в пирогенной динамике темнохвойно-широколиственного леса Среднего Приамурья // Растения в муссонном климате: Материалы V науч. конф. «Растения в муссонном климате» (Владивосток, 20–23 октября 2009 г.) / Ред. А.В. Беликович. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 212–215.
11. Урусов В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
12. Добрынин А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока: биология, география, происхождение. Владивосток: Дальнаука, 2000. 260 с.
13. Куренцова Г.Э. Остепненные дубовые и сосново-дубовые леса бассейна реки Синтухи // Сообщения Дальневосточного филиала имени В.Л. Комарова Академии наук СССР. В. 1. Владивосток, 1950. С. 24–28.
14. Куренцова Г.Э. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток: Дальневосточ. книж. изд-во, 1967. 61 с.
15. Sukhomlinov N.R. The Experience of Territory Zoning in Connecting With Fire Impact. Land Cover and Land Use Changes in North East Asia: Problems of Sustainable Nature Management. Proceedings of the International Scientific Conference, September 6–12, 2009, Vladivostok, Russia. Vladivostok: Dalnauka, 2009. P. 165–167.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 7 апреля 2011 г.