

*Н.А. Иванова*  
*О.С. Голубцова*

**ФАКТОРЫ СРЕДЫ  
И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ  
У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ  
ПРИ ПИРОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ ЛЕСА**

*Монография*



Издательство  
Нижевартовского  
государственного  
университета  
2014

**ББК 43.425**  
**И 21**

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета  
Нижевартовского государственного университета

Рецензенты:

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник  
Научного центра экологии природных комплексов  
НИИ экологии Севера СурГУ *Р.Х.Бордей*;  
доктор биологических наук, профессор  
ОмГАУ им. П.А.Столыпина *А.В.Синдирева*

**Иванова Н.А., Голубцова О.С.**

**И 21**     **Факторы среды и функциональные процессы у травяни-**  
**стых растений при пирогенной сукцессии леса:** Монография. —  
Нижевартовск: Изд-во Нижеварт. гос. ун-та, 2014. — 152 с.

**ISBN 978–5–00047–231–6**

Монография посвящена комплексному изучению динамики экологических факторов среды и функциональных процессов у травянистых растений при пирогенной сукцессии леса в Среднем Приобье. Проведен подробный корреляционный анализ с выявлением ведущих абиотических и биотических факторов среды на различных этапах послепожарного восстановления леса. Особое внимание уделено взаимосвязи формирования сообществ с численностью микроорганизмов и грибов, а также корреляционной зависимости функциональных процессов у травянистых растений в процессе пирогенной сукцессии с изменениями факторов среды, в том числе с микробиологической активностью почв.

Работа предназначена для преподавателей и студентов высших учебных заведений, специалистов по биологии, экологии, физиологии растений, учителей и школьников.

**ББК 43.425**

**ISBN 978–5–00047–231–6**

© Иванова Н.А., Голубцова О.С., 2014  
© Издательство НВГУ, 2014

## ВВЕДЕНИЕ

В конце XX и начале XXI в. изучение проблемы лесных пожаров стало крайне актуальным в связи с расширением хозяйственной деятельности на лесных территориях: незаконными вырубками, строительством промышленных сооружений, дорог, захламлением, изменением климата в сторону потепления и локальными загрязнениями территории (Mutch, 1970; Калининченко и др., 1991; Чижов, 1998; Брюханов, 2002).

Изучением процессов восстановления лесных сообществ после пожаров занимались многие исследователи: Морозов (1912); Седых, Смолоногов (1975); Фуряев (1996); Малиновских (2003); Ишутин (2004); Комарова (2009, 2011); Иванова, Голубцова (2011).

Пожар в лесу может иметь естественное и антропогенное происхождение. Он оказывает значительное влияние на дальнейший тип растительности и динамику растительных сообществ. На его возникновение влияют климатические, биотические и физико-географические факторы, которые определяют пожароопасность территории (Mutch, 1970; Белов, 1973; Седых, 1997; Валендик, Иванова, 1989; Горев, 2004).

На территории Западной Сибири, Нижневартовского района, возобновление лесных сообществ после пожара изучено недостаточно. Актуальность изучения данной проблемы связана с развитием нефтегазового комплекса, расширением антропогенной деятельности и, как следствие, повышением риска возникновения пожаров (*Приложение 1*) (Седых, 1997; Чижов, 1998; Леса и лесное хозяйство..., 2007).

Причины восстановительных смен (демутаций) различны. В научной литературе выделяют внутренние причины, которые находятся в природе самих ценозов, и внешние, которые определяются действием на фитоценозы внешних факторов (Побединский, 1966; Поликарпов, 1978; Разумовский, 1981).

К числу ведущих факторов среды, определяющих разнообразие состава, строения и продуктивность сообществ, в том числе и в процессе послепожарного возобновления, относятся факторы почвенной среды (Качинский, 1975; Карпачевский, 1996; Карпачевский, 2005; Gertini, 2005; Добровольский, Никитин, 2006).

Одна из важнейших внутренних причин восстановительной сукцессии состоит в том, что любой фитоценоз, влияя на почвенную и воздушную среду местообитания, меняет ее, а те в свою очередь оказывают влияние на сообщество (Русанов, 2011; Хази-ев, 2011). Знание механизмов восстановления растительности на горях и совокупности факторов, которые определяют пирогенную сукцессию, их взаимосвязи имеет большое практическое значение, позволяет грамотно, на научной основе, регулировать восстановительные процессы леса.

В представленной работе проведено изучение особенностей динамики абиотических и биотических факторов, функциональных процессов у доминирующих видов травянистых растений в сообществах, находящихся на разных этапах послепожарного возобновления в подзоне средней тайги на территории Нижневартовского района, Ханты-Мансийского автономного округа — Югры.

Выявленные закономерности изменения факторов среды и эколого-физиологических механизмов адаптации травянистых растений при восстановлении леса после пожаров могут быть использованы при создании технологий естественного и искусственного восстановления лесов, для разработки методов биоиндикации и оценки экологического состояния сообществ.

# **1. Динамика факторов среды и механизмы адаптации растений леса как фактор смены сообществ на разных стадиях пирогенной сукцессии**

## **1.1. Основные этапы экологической сукцессии**

Впервые понятие экологической сукцессии было сформулировано Ф.Е.Клементсом (F.E.Clements). Согласно ему сукцессионные ряды начинаются с формирования примитивных ценозов, которые, проходя через ряд сообществ, завершаются устойчивыми в данном климате «климаксовыми сообществами» (Clements, 1916; 1928).

Большинство исследователей рассматривают сукцессию как последовательную необратимую с закономерным развитием систему, при которой на определенном участке среды происходит смена одного биоценоза другим в направлении повышения устойчивости экосистемы (Сукачев, 1953; Работнов, 1992; и др.).

В России одна из наиболее полных схем типов сукцессий растительных сообществ была предложена В.Н.Сукачевым в 1942 г. Динамика растительного покрова подразделялась им на сингенетические, эндоэкогенетические, экзоэкодинамические сукцессии (Сукачев, 1953).

К настоящему времени разработано много классификаций сукцессии (Миркин и др., 2002). Согласно современным представлениям, сукцессии имеют разный масштаб как по площади, которую они охватывают, так и по продолжительности. На основе протекающих процессов выделяют две основные группы сукцессий: эндогенные, происходящие в результате функционирования сообществ, и экзогенные, возникающие в результате внешнего воздействия.

В.С.Ипатов и А.А.Кирикова (1999) считают, что движущей силой сукцессии являются эндогенные и экзогенные процессы. В случаях, когда основная причина изменения растительности заключается во внутренних процессах, сукцессия называется автогенной, если изменения определяются преимущественно внешними причинами — это аллогенная сукцессия. В чистом виде автогенная и аллогенная сукцессии не протекают, в силу того что внутренние и внешние причины всегда сопутствуют друг другу.

По общему характеру сукцессии делят на первичные и вторичные. Первичные сукцессии — процесс развития и смены биоценозов на незаселенных ранее участках, начинающихся с их колонизации. Вторичная сукцессия возникает на месте сформированного ранее биоценоза в результате его нарушения по какой-либо причине, например, пожара, вырубки и т.д. Сукцессию, находящуюся в состоянии гомеостаза, называют климаксовой (Денисов и др., 2006).

Изменение экосистемы в результате пожара Т.А.Комарова (1980), С.И.Миронова (1999), С.И.Розанов (1999), А.А.Малиновских (2003), А.В.Трефилкин (2006), Н.А.Березина, Н.Б.Афанасьева (2009), Т.А.Комарова (2009) относят к вторичной сукцессии. Указанные авторы особое внимание уделяют процессам повторного заселения территории с ранее уничтоженной растительностью, и сменам растительности в сообществах от однолетних трав к многолетним, кустарникам и деревьям. В процессе пирогенной сукцессии возрастает интенсивность конкуренции между растениями за потоки света, элементы минерального питания и др.

Изучению процессов, происходящих в растительных сообществах на разных стадиях пирогенной сукцессии, уделяли большое внимание многие зарубежные и отечественные ученые. Особенности протекания пирогенных сукцессий отражены в работах Г.Ф.Морозова (1912), J.R.Curry (1940), А.А.Корчагина (1954), С.В.Белова (1973), В.Н.Седых (1983), J.K.Agee (1993), Т.А.Комаровой (1991, 1999, 2011), А.П.Исаева (2000), С.Ю.Попова (2000), С.И.Мироновой, Л.П.Лыткиной (2003), А.А.Малиновских (2003), Я.Н.Ишутина (2004) Л.П.Лыткиной (2005), М.А.Шешукова, С.А.Громыко (2008), О.С.Голубцовой (2007, 2012).

Данная проблема в научной литературе освещена достаточно полно (Евдокименко, 1996; Малиновских, 2003; Горшков и др., 2005; Тарасов и др., 2008; Богородская, Иванова, 2011). Однако имеющиеся научные данные лишь фрагментарно освещают особенности комплексного воздействия абиотических и биотических факторов на процессы восстановления леса после пожаров. На территории Нижневартовского района Ханты-Мансийского автономного округа — Югры таких данных не выявлено.

Пожар в большинстве случаев определяет дальнейший тип растительности и динамику растительных сообществ (Родин,

1981; Шешуков, Громыко, 2008; Москальченко, 2009; Фурьев, Самсоненко, 2011).

В.В.Денисов с соавторами (2006) отмечают, что условия среды в результате пожара претерпевают изменения, при которых почва интенсивнее прогревается днем, но сильнее охлаждается ночью, больше пересыхает и легче подвергается ветровой и дождевой эрозии, увеличивается доступ к ней света, ускоряется минерализация гумуса, меняется кислотность почвы.

После пожара создаются благоприятные условия для произрастания семян, приживания и дальнейшего развития возникающих из них всходов в результате улучшения условий освещения и обеспечения элементами минерального питания, резкого снижения конкуренции со взрослыми растениями (Работнов, 1992).

В результате лесных пожаров отмирают растения, гибнут животные, ликвидируются многие патогенные факторы (Софронов, Вакуров, 1981; Абаимов и др., 1998; Состояние..., 2008).

Пожары оказывают значительное воздействие на почву. Изменяется ее химический состав, исчезает лесная подстилка, что благоприятно сказывается на лесовозобновлении (Davis, 1959; Тарабукина, Савинов, 1990; Работнов, 1992; Евдокименко, 1996; Wickware, Mason, 1998).

Различные типы пожаров — верховые, низовые и почвенные (подземные) — неодинаково воздействуют на сообщество и почву (Курбатский, 1970; Щетинский, 2011).

Показано, что низовые пожары являются наиболее распространенными и способствуют развитию у организмов устойчивости к огню. В результате небольших низовых пожаров ускоряются процессы разложения органики отмерших растений и их частей бактериями (Амосов, 1964).

Верховые пожары уничтожают, в основном, всю растительность и большинство других живых организмов. Они часто являются продолжением низовых пожаров. После таких пожаров биоценозу приходится восстанавливаться заново (Щетинский, 2010).

Беспламенное горение верхнего торфянистого слоя почвы называют почвенным пожаром (Мелехов, 1982).

Многие исследователи считают, что лесные пожары являются важным лесоводственным и экологическим фактором, воздействие которого на растительные сообщества связано с особенностями

лесорастительных условий (Седых, 1979). Эти условия определяют возможность возникновения и масштабы распространения лесного пожара, изменение растительности и почвенно-климатических условий в биогеоценозе. Лесные пожары оказывают воздействие на экологические режимы, происходящие в биогеоценозах. На основе знаний экологического режима, места нахождения пирогенной территории составляются прогнозы послепожарной динамики растительности (Фуряев, 1996; Иванова, 2006).

В результате низовых пожаров уничтожаются растения почти всех ярусов, за исключением видов с глубоким расположением почек возобновления, таких как орляк, хвощи лесной и луговой, лабазник вязолистный и некоторые другие. Для древесных растений особенно значимо повреждение корневой системы, ствола и кроны. Повреждение кроны с полным отмиранием хвои, листьев, почек может привести к полной гибели дерева (Косов, 2004, 2006).

Полное уничтожение растительности происходит при верховых и почвенных пожарах (Davis, 1959; Амосов, 1964; Валендик, Гевель, 1975; Волокитина, 1978; Диченков, 1992; Горев, 2004).

В первые годы после пожара на многих горях пышно разрастаются травы, главным образом иван-чай, вейник наземный, хвощ лесной, а в более влажных местах — лабазник вязолистный, луговик дернистый. Особенно часто на горях преобладает иван-чай, он успешно размножается семенами, приносимыми извне. Некоторые его особи, растущие в лесу в угнетенном состоянии, сохраняются живыми после пожара, цветут и обильно плодоносят (Иванова, Перевозникова, 1996; Луганский, Залесов, Щавровский, 1996; Лыткина, 2005). Иван-чай является типичным нитрофилом, произрастающим лишь при достаточном обеспечении доступным азотом (Landolt, 1977; Цыганов, 1983).

Заращение гарей растениями при наличии источников поступления их семян происходит быстрее и успешнее, чем заращение вырубков, так как на горях создаются более благоприятные условия для их прорастания и приживания, что связано с уничтожением опада, подстилки и лесных растений. Одним из первых появляется иван-чай. Данный вид из-за слабого задернения почвы, небольшого перехвата света, быстрого разложения опада не препятствует внедрению в почву семян трав, кустарников и деревьев: березы, сосны, лиственницы и осины (Протопопов,



1959; Вальтер, 1968; Малиновских, 2003; Лыткина, 2005; Трефилкин, 2006).

Преобладание видов растений на гарях зависит от возможности поступления их семян (Рысин, 1965). Сосна успешно заселяет гари с песчаными и супесчаными почвами, береза (повислая, пушистая) поселяется в широких пределах экологических условий, за исключением очень сухих и очень бедных почв, осина — на более богатых, но не заболоченных почвах. Ель на гарях во многих регионах приживается плохо из-за поздних весенних заморозков. После пожара быстро образуется сомкнутый древостой из мелколиственных деревьев (березы, осины, ивы), сосны или лиственницы. Восстановление мхов и лишайников в растительных сообществах идет значительно медленнее (Корчагин, 1954; Лыткина, 2005; Ключников, Парамонов, 2010).

В дальнейшем под пологом мелколиственных деревьев, в нижнем ярусе появляются ель, другие темнохвойные, а также теневыносливые и медленно растущие виды растений. Они постепенно переходят в первый ярус и формируют верхний полог сообщества. В процессе лесовосстановления хвойные породы деревьев заменяют березу и осину, так образуются еловые, пихтовые, кедровые и другие леса со свойственными им фитосредой и организацией. Наступает период доминирования сосны сибирской в верхнем пологе растительного сообщества (Седых, 1979; Исаев, 2000; Лыткина, 2005; Косов, 2006; Предеина, 2006; Бех, Кривец, Бисирова, 2009).

На протяжении всего лесовосстановления увеличивается интенсивность появления всходов и подроста темнохвойных пород деревьев. В дальнейшем кедр вытесняет из древостоев темнохвойные породы вторых возрастных поколений. Иногда разрастаются мхи (кукушкин лен, сфагновые), и происходит заболачивание. Оно прекращается, как только сформируется сомкнутый древесный покров. Время смыкания молодого подроста хвойных пород деревьев зависит от площади гари, наличия и урожайности семян (Седых, 1983; Работнов, 1992; Кузьменко, Смолоногов, 2000; Сергеев, Трефилкин, 2004).

В процессе послепожарного восстановления меняется роль абиотических и биотических факторов. По данным Л.Г. Раменского (1971), соотношение внутренних и внешних факторов не может быть одинаковым в процессе всего сукцессионного ряда. На первых стадиях пирогенной сукцессии формирование ценозов

осуществляется под контролем абиотической среды или экотопа. После заселения растениями всего послепожарного пространства регуляция распространения и численности популяций осуществляется взаимными отношениями между ними.

## **1.2. Абиотические факторы, их роль в смене растительных сообществ**

На каждом этапе послепожарного возобновления в сообществах формируется своя совокупность абиотических факторов среды (Сукачев, 1953; Работнов, 1992; Лукина и др., 2008). На начальном этапе основным условием их формирования является пожар, на последующих — тип сообщества (Бигон и др., 1989; Миркин и др., 2002; Лукина и др., 2008).

Пожары оказывают значительное влияние на состояние экосистем, их видовое разнообразие, структуру, строение. Они нарушают и уничтожают лесную подстилку, гумус, изменяют физические и химические свойства почв, меняют особенности круговорота питательных веществ и воды в экосистемах, физические, химические свойства, вызывают потери азота в почве, повышение ее температуры (Бех, 1992; Кузьменко, Смолоногов, 2000; Лыткина, 2005; Лукина и др., 2008).

В результате лесных пожаров на горячих увеличивается доступ солнечной энергии и атмосферных осадков к поверхности почвы, вследствие этого изменяются микроклиматические и почвенные условия (Иванова, Перевозникова, 1996; Фуряев, 1996).

Свет имеет огромное значение в жизни растений. Освещенность зависит от географической широты и времени года. Температурный режим почвы является прямым следствием изменения интенсивности освещения. Освещенность территории обеспечивает фотосинтез и продуктивность растительного покрова (Березина, Афанасьева, 2009). Недостаток света влияет на процессы лесовосстановления только в подпологовом пространстве, на открытых участках гарей освещенность не лимитирует развитие растений (Шенников, 1950; Протопопов, 1965; Прокопьев, 2001; Предеина, 2006).

В ходе сукцессий увеличиваются сомкнутость и высота растительного покрова, возрастает затенение почвенного покрова, изменяются тепловой и световой режимы, влажность воздуха

и почвы и др. (Седых, 1979; Уткин, 1991; Работнов, 1992; Голубцова, 2007; Иванова, Голубцова, 2010).

В несомкнутых фитоценозах обмен солнечной энергией происходит в сравнительно небольшом объеме напочвенной среды, солнечная радиация достигает почвы в неизменившемся или слабоизмененном состоянии. В сомкнутых сообществах обмен солнечной энергией происходит в пределах большого объема среды, особенно в верхних древесных ярусах, насыщенных листовой поверхностью. В смешанных лесах наблюдается ослабление солнечной радиации в связи с поглощением ее листьями верхних ярусов растений, что отражено в ряде работ (Поликарпова, 1978; Исаев, 2000; Прокопьев, 2001; Малиновских, 2003; Лыткина, 2005; Предеина, 2006; Голубцова, 2007).

А.П.Шенников (1950) и В.Лархер (1978) отмечают, что кроны деревьев поглощают до 90% активных солнечных лучей. Накопление фитомассы растениями при нехватке света снижается, у светолюбивых растений в большей степени, чем у теневых.

Молодые древесные растения более теневыносливы, чем взрослые, т.е. теневыносливость у растений уменьшается по мере роста дерева и повышается при улучшении почвенного питания (Шенников, 1950; Серебряков, 1962; Уткин, 1991).

Высокая теневыносливость у подростка ели сохраняется до девяти лет, у кедра сибирского потребность в свете возрастает каждые пять лет, и его возобновление идет тем успешнее, чем благоприятнее световой режим (Поликарпов, 1978; Малиновских, 2003; Суворова, 2004; Бех и др., 2009).

И.Н.Пономарева (1978), рассматривая влияние растений на световой режим в фитоценозе, отмечает, что ярусы, расположенные выше, оказывают влияние на световой режим растений нижнего яруса.

Прорастание семян раннесукцессионных растений — надземное, их семядоли быстрее прорастают, зеленеют и фотосинтезируют по сравнению с семенами растений, находящихся на последних этапах пирогенной сукцессии. Крупные семена лесных растений поздних стадий сукцессии прорастают подземно. Всходы раннесукцессионных видов растений способны к фотосинтезу в широких пределах температуры. Световое насыщение у растений на ранних стадиях пирогенной сукцессии происходит при более

высокой интенсивности света, а у растений поздних стадий — при наименьшем освещении (Седых, 1979; Ишутин, Фокин, 1999; Исаев, 2000; Суворова, 2009).

Как известно, тепло является одним из важнейших условий для существования растений (Лархер, 1978; Прокопьев, 2001). Изменения температуры воздуха и почвы в процессе пирогенной сукцессии отражены в работах В.Г.Тарабукиной, Г.М.Савинова (1990), Л.П.Лыткиной (2005), П.А.Тарасова и др., (2008). Авторы отмечают повышение температуры почвы и воздуха на начальных стадиях пирогенных сукцессий и снижение данных параметров на последних, что связано с высоким поглощением солнечных лучей темной поверхностью гари и снижением ее отражательной способности, т.е. альбедо.

Растения также влияют на температурный режим среды, в которой они произрастают. В процессе пирогенной сукцессии в сообщество увеличивается затенение почвы кронами деревьев, это приводит к уменьшению проникновения солнечных лучей и постепенному снижению температуры почвы и воздуха (Шенников, 1950).

Под пологом леса температура снижается. Под пологом растения в меньшей степени испытывают влияние отрицательных температур в отличие от растений на открытых пространствах, что показано рядом исследователей: Н.К.Таланцевым (1971), И.Н.Пономаревой (1978), В.Н.Седых (1979), А.П.Исаевым (2000), В.В.Кузнецовым, Г.А.Дмитриевой (2005).

Тепловой режим любого растения зависит от его формы, высоты, густоты растительного покрова, от места, которое оно в нем занимает (Шенников, 1950).

От температурного режима почвы и воздуха зависит протекание многих жизненно важных процессов в растительных сообществах (Пономарева, 1978). Например, А.П.Шенников (1950) показал, что в летний период при небольшом снижении температуры воздуха дыхание растений ослабевает сильнее, чем фотосинтез. Накопление органического вещества также зависит от хода температур (Пономарева, 1978).

Пожары оказывают на почву разностороннее влияние (Малиновских, 2003; Безкоровайная и др., 2005).

В процессе послепожарного восстановления меняется влажность почвы и воздуха, кислотность почвы, что показано многими

исследователями: Н.П.Ремезовым, П.С.Погребняк (1965), К.А.Уфимцевой (1974), Б.А.Смоленцевым, (2002), А.В.Брюхановым (2002), Н.В.Лукиной и др. (2008).

Для Западной Сибири (район г. Томска) характерно увеличение влажности почвы на первых стадиях пирогенной сукцессии по сравнению с последними (Дюкарев, 2005). В.Г.Тарабукина, Г.М.Савинов (1990), Л.П.Лыткина (2005) связывают это с хорошим доступом атмосферных осадков к поверхности почвы на ранних стадиях пирогенной сукцессии. Высокая влажность почв характерна для ранних стадий сукцессии и сохраняется в среднем до 20 лет. Для последних стадий пирогенной сукцессии характерна стабилизация влажности почвы.

Дефицит влаги в воздухе имеет большое экологическое значение, нехватка влаги для полного насыщения растений ведет к сильному ее испарению и высокой транспирации (Шенников, 1950).

В процессе лесовосстановления увеличивается влажность воздуха, особенно интенсивно это происходит в подпологовом пространстве за счет увеличения сомкнутости крон деревьев (Малиновских, 2003).

А.П.Шенников (1950), И.Н.Пономарева (1978), Е.П.Прокопьев (2001) отмечают, что растительные сообщества сами способны изменять относительную влажность воздуха. Например, влажность воздуха может увеличиваться вследствие затенения, снижения температуры воздуха и почвы, транспирации.

Кислотность почв на первых этапах пирогенной сукцессии повышается, на последних — снижается. На плодородных почвах показатель рН приближается к нейтральному вследствие высокой продуктивности насаждений (Работнов, 1992; Луганский и др., 1996).

Н.В.Лукина и др. (2008) показали, что в органогенных и иллювиальных горизонтах почв кислотность снижается, в подзолистых — увеличивается. Они связывают это с тем, что в первом случае происходит снижение кислотности за счет обменного водорода, во втором за счет увеличения содержания слабых кислот, которые образуются в почве при разложении растительности.

Под влиянием пожара увеличивается плотность верхнего слоя почвы, снижается влагоемкость и водопроницаемость.

В процессе пирогенной сукцессии может изменяться обеспеченность растений доступными формами азота: нитратами и

аммонием. На ранних стадиях сукцессии значимым является нитратное питание, на поздних — аммонийное. Доминирование на горячих нитрофилов, таких как иван-чай и малина, является индикатором обогащения почв азотом (Липс, 1997; Смоленцев, 2002).

По мнению Б.М.Миркина и др. (2002), смена нитратного питания на аммонийное в процессе сукцессии полезна для растений, при этом исключаются потери азота в результате вымывания нитратов.

Прямое влияние пожаров определяется горением органических веществ, что ведет к образованию газообразных форм углерода, азота, серы; образуется также зола, содержащая легкорастворимые зольные элементы, подверженные вымыванию (Bolin, 1986; Работнов, 1992; Gertini, 2005; Безкоровайная и др., 2005). На крупных горячих в сухую погоду возможно выдувание части золы ветром (Горшков и др., 2005; Иванова, 2006).

В работе В.В.Горшкова и др. (2005) показано, что лесная подстилка максимально приближена к минеральной части почвы, она является хорошим горючим материалом при пожарах.

Почва является плохим проводником тепла, ее теплопроводность уменьшается по мере увеличения содержания органики и пористости, при этом снижается кислотность почвы, повышается ее прогреваемость, возрастает микробиологическая активность. На богатых почвах активно идут процессы аммонификации и нитрификации (Диченков, 1992; Горев, 2004; Иванова, 2006).

В органогенных горизонтах почв при минимальном снижении концентрации органического вещества после пожара происходит увеличение доступных соединений элементов питания, кроме магния. Значительное снижение концентрации органического вещества после интенсивного пожара приводит к уменьшению доступных соединений кальция, магния, калия, марганца, цинка, фосфора. Минеральные горизонты почв обогащаются органическим веществом, азотом и соединениями элементов питания, мигрирующими из органогенных горизонтов (Богатырев и др., 1999; Лукина и др., 2008).

На начальных этапах пирогенной сукцессии под воздействием высоких температур, атмосферных осадков почвенные агрегаты могут разрушаться, что приводит к нарушению структуры почв. В результате снижается их инфильтрационная способность. Иногда

наблюдается спекание глинистых минералов (Добровольский и др., 1998).

Любой тип пожара изменяет толщину и объем лесной подстилки. Это приводит к тому, что гаревый субстрат обладает разными химическими свойствами. На ранних этапах лесовосстановления с разрастанием трав, кустарников и действием атмосферных осадков происходит уплотнение лесной подстилки. В результате уничтожения огнем верхней рыхлой и неразложившейся части лесной подстилки происходит изменение ее термического режима, при этом остаются плотные нижние слои почвы с минеральным горизонтом (Мелехов, 1957; Ремезов, Погребняк, 1965; Уфимцева, 1974; Смоленцев, 2002; Богатырев и др. 2004).

Пожары, при которых выгорают нижние ярусы растительности и более половины слоя лесной подстилки, приводят к увеличению в верхнем слое почвы содержания соединений Са, К, Mg и P (Предеина, 2006; Краснощеков, 2011).

После пожара улучшаются условия освещения, обеспечение элементами минерального питания. На поздних стадиях лесных сукцессий, при разложении опада, могут образовываться вещества, подкисляющие почву и ускоряющие вымывание кальция и других элементов (Седых, 1979; Горев, 2004; Сеннов, 2005; Трефилкин, 2006).

### **1.3. Биотические факторы в формировании условий среды**

В природной среде на каждый живой организм действуют не только абиотические факторы, но и другие живые организмы, которые являются частью самой среды обитания: населяют ее, взаимодействуют друг с другом и оказывают влияние на саму среду обитания — их относят к биотическим факторам (Раменский, 1971; Никонов и др., 2004; Денисов и др., 2006).

На разных этапах пирогенной сукцессии жизнедеятельность одних видов растений влияет на среду обитания, изменяя ее для других организмов. Неравномерность распределения древесного полога в лесу сильно влияет на нижележащие ярусы, почву, ее микробиологический состав, лесную подстилку и микроклимат (Блэк, 1973; Седых, 1979; Бигон и др., 1989).

На первых этапах пирогенной сукцессии развивается травянистая растительность, которая воздействует на лесовозобновительные

процессы: происходит затенение всходов древесных пород, а также задержание почвы. При наступлении заморозков травяной покров создает объемный опад, препятствующий проникновению семян в почву. Он может повреждать проростки хвойных пород деревьев (Седых, 1979; Комарова, 1980; Разумовский, 1981; Бех и др., 2009).

На этапе смешанного леса ель по сравнению с лиственными породами деревьев сильнее притеняет поверхность почвы, задерживает больше атмосферных осадков. Хвоя ели разлагается медленнее и способствует оподзоливанию почвы (Крылов, 1961; Серебряков, 1962; Бех и др., 2009).

При верховых пожарах происходит разреживание верхнего древесного яруса, что способствует усилению роста и развития растений нижних ярусов — кустарников и трав — из-за повышения содержания минеральных веществ в почве, тепла, влаги и улучшения светового режима. На поздних стадиях пирогенной сукцессии, когда происходит смыкание крон древостоя, может происходить подавление роста теневыносливых трав и мхов (Валендик, Иванова, 1989; Горев, 2004; Иванова, 2006; Трефилкин, 2006).

В процессе послепожарного лесовосстановления при заселении территории растительностью возрастает корневая конкуренция за питательные вещества. В.Н.Сукачевым (1941, 1953) было показано разноразное распределение как надземной части растений, так и корневой системы в почве. Эта конкуренция обусловлена тем, что корневая система трав, кустарников, взрослых деревьев и подроста располагается в верхнем слое почвы, где сосредоточены жизненно важные минеральные вещества: фосфор, азот, кальций. В результате этого может возникнуть угнетенное состояние подроста (Ремезов, Погребняк, 1965; Работнов, 1992; Лыткина, 2005; Трефилкин, 2006).

Органическое вещество под влиянием грибов, бактерий, актиномицетов, водорослей и других организмов разлагается с выделением  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$  и других минеральных соединений. Наибольший вклад в деструкцию органического вещества на первых этапах сукцессии вносят микроорганизмы, на последующих стадиях — грибы и актиномицеты (Добровольский и др., 2003; Нетрусов и др., 2004; Никонов и др., 2004; Чигинева, 2009).

В почвенной биоте лесных почв преобладают грибы. Их роль велика, особенно в разложении органического вещества опада,



подстилки и почв, имеющих кислую среду, где бактерии представлены слабее. Многие виды грибов могут вступать в тесные взаимоотношения с древесными растениями, образуя с их корнями микоризу. При наличии микоризы древесные растения более быстро и эффективно усваивают из почвы азот и зольные элементы, активизируют рост, увеличивают ассимиляционный аппарат, приобретают устойчивость, приживаемость. Некоторые виды древесных растений не могут расти без микоризы (Нетрусов и др., 2004; Звягинцев и др., 2005; Лукина и др. 2008; Голубцова, 2012).

Важную роль в обогащении почвы азотом выполняют свободно живущие азотфиксаторы, фиксирующие азот из атмосферы и отдающие его почве при отмирании. Например, азотобактер активно развивается на почвах, богатых фосфором, хорошо аэрируемых, имеющих реакцию, близкую к нейтральной. Такую же роль выполняют анаэробные бактерии клостридий, которые менее требовательны к наличию кислорода в почве и реакции среды. В хорошо аэрируемых почвах со средой, близкой к нейтральной, распространены клубеньковые бактерии, которые живут в корнях бобовых растений (Богородская и др., 2005).

Актиномицеты способны разрушать трудно разлагающиеся клетчатку растений и лигнин, они участвуют в образовании гумуса; экологическая ниша этих сапротрофов — хорошо аэрируемые слои почвы. Численность актиномицетов в почве увеличивается тогда, когда биомасса грибов снижается. Ученые полагают, что актиномицеты используют отмерший мицелий грибов. На первых этапах пирогенной сукцессии отмечается снижение разнообразия актиномицетов, в дальнейшем их разнообразие увеличивается (Добровольский и др., 2003; Лукина и др., 2008).

#### **1.4. Микробиологические процессы в почве на разных этапах пирогенной сукцессии**

Микрофлора почвы включает все известные группы микроорганизмов: споровые и споронеобразующие бактерии, актиномицеты, грибы, спирохеты, археобактерии, простейшие, сине-зеленые водоросли, микоплазмы и вирусы (Ремезов, Погребняк, 1965; Звягинцев и др., 2005).

На качественный и количественный состав микрофлоры почвы влияют тип почвы, ее плодородие, влажность, аэрация и физико-химические свойства (Добровольский, 2002; Звягинцев и др., 2005; Чигинева, 2009).

Очаговость распространения микроорганизмов — главная особенность их экологии в почве. Она позволяет сохранить виды почвенных микроорганизмов и специфичность группировок по горизонтам почвы. В верхних слоях обитают преимущественно актиномицеты и аэробы, в нижних — грибы и анаэробы (Нетрусов и др., 2004).

Общая численность микроорганизмов уменьшается с глубиной почвенного профиля (Богородская, 2006).

В крупных почвенных агрегатах находится больше микроорганизмов, чем в мелких. Д.Г.Звягинцев (2005) объясняет это не только величиной агрегатов, но и значительным содержанием в них органических веществ, что способствует размножению микроорганизмов и увеличению их численности.

Существенное влияние на развитие микроорганизмов в почве оказывает активная кислотность почвенного раствора. Оптимум для развития большинства бактерий и актиномицетов  $\text{pH} = 6\text{--}8$ , для грибов —  $\text{pH} = 3\text{--}5$  (Ремезов, Погребняк, 1965; Муравьев, 2000; Артамонова, 2002).

Большинство бактерий успешно развивается в условиях повышенной обводненности при нейтральной или слабощелочной среде, требовательны к температурным условиям.

Почвы Западной Сибири, имеющие кислую реакцию среды, наиболее богаты грибами. В разлагающейся растительной массе верхних слоев почвы их биомасса больше бактериальной (Добровольский и др., 2003; Артамонова, 2002; Федорец, 2006).

Грибы могут расти даже при низких температурах в условиях Арктики. Однако они очень чувствительны к избыточному увлажнению, и с наступлением неблагоприятных условий временно прекращают свою деятельность (Нетрусов и др., 2004; Звягинцев и др., 2005).

Состав и обилие макромицетов резко меняется в зависимости от лесообразующих пород деревьев. Суммарная биомасса грибного мицелия составляет 3,5—10% сухой массы подстилки и значительно превышает бактериальную. Грибы контролируют обширное

поле экосистемных функций. Дереворазрушающие грибы являются теми организмами, которые обеспечивают возврат питательных элементов в окружающую среду. Мицелий паразитического гриба не отмирает с гибелью дерева, а продолжает активно разрушать древесину. В этом состоит полезность паразитических дереворазрушающих грибов, особенно в северных лесах региона (Звягинцев и др., 2005; Федорец, 2006).

Пирогенное воздействие способствует улучшению воздушного режима и привнесу в почву минеральной пищи для микробиоты. Это обеспечивает быстрое восстановление микробного пула на высоком уровне (Нетрусов и др., 2004; Богородская и др., 2005).

Показано, что при пожаре происходит изменение популяции бактерий, актиномицетов и грибов в слое почвы глубиной 2—5 см, так как воздействию огня подвергается верхний гумусовый горизонт почвы. На поверхности почвы температура огня доходит до 350 °С, но при продвижении вглубь на 2—5 см она поднимается лишь до 40—50 °С (Ремезов, Погребняк, 1965; Брюханов, 2002; Малиновских, 2003; Косов, 2006).

После сильного пожара количество микроорганизмов, грибов и актиномицетов значительно снижается. Однако спустя некоторое время (обычно через два-три месяца после пожара), как правило, наблюдается сильное, часто многократное, увеличение численности микроорганизмов, что связано с нейтрализацией почвенных растворов и поступлением большого количества питательных веществ. Может возрасти содержание в почве азота, несмотря на значительные его потери во время пожара. Основная роль в этом принадлежит нитрифицирующим бактериям, повышенная активность которых отмечается на горячих в течение нескольких лет после пожара (Звягинцев и др., 2005; Чигинева, 2009).

С определенного момента экологической сукцессии леса микробиологическая активность почв определяется грибами. Наблюдается разрушение подстилки, накопление кислых продуктов, образующихся при несбалансированном росте сапротрофных грибов и их массовом отмирании (Богородская и др., 2005).

В дерново-глеевой почве вследствие пожара нарушаются основные микробные механизмы глубокой деструкции органического вещества: в 10,5 раз сокращается численность бацилл, в 2,8 раза — актиномицетов, в 2,2 — грибов. Минерализация почвы

ограничивается начальной стадией с участием неспоровых бактерий, возрастают процессы азотфиксации в 4,5 раза. Интенсивность «дыхания» и запасы биомассы микробного комплекса сокращаются в 2 раза. Протекание микробной сукцессии в процессе послепожарного возобновления определяется внешними и внутренними факторами — обогащением почвы минеральными веществами, ее температурным режимом, увлажнением и т.д. (Федорец, 2006; Зимоглядова и др., 2007).

Таким образом, в процессе послепожарного лесовозобновления при переходе от одной стадии к другой меняется микробиологический состав почвы, что является совокупным результатом воздействия абиотических и биотических факторов и обеспечивает переработку растительного опада микроорганизмами, грибами, почвенной микро- и мезофауной (Артамонова, 2002; Никонов и др., 2004; Чигинева, 2009).

### **1.5. Эколого-физиологические особенности растений**

Развитие растений связано с приспособлением не к одному экологическому фактору, а к определенному их сочетанию, что отмечено в работах Шенникова (1950), Серебрякова (1962), Усманова и др. (2001).

На разных этапах пирогенной сукцессии постоянно меняются условия обитания растений в биогеоценозе. Растения, приуроченные к разным условиям обитания, различаются по структуре фитомассы и скорости ее прироста. Эти различия неразрывно связаны с механизмами адаптации растительного организма, которые определяются в первую очередь нормой реакции (пластичностью) элементов, формирующих эту реакцию (Усманов и др., 2001).

В настоящее время предложен «принцип множественности адаптаций», в соответствии с которым выживаемость растений тем выше, чем больше параллельных адаптивных механизмов включено в условиях неблагоприятной среды (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1973).

Показано, что у растений, адаптированных к постоянно действующему стрессу, включается максимальное число первичных адаптивных реакций (ПАР). Наблюдается различная дифференцированность оптимумов морфофизиологических изменений для

растений эвритопов и стенотопов, в том числе функций: рост, фотосинтез, дыхание и т.д. (Усманов и др., 1995).

Эколого-физиологические особенности растений, находящихся в процессе восстановления после лесных пожаров на территории Западной Сибири, ХМАО—Югры изучены недостаточно.

Экологические группы растений впервые выделил Л.Г.Раменский (1965). На данный момент наиболее распространенными являются экологические шкалы Е.Ландольта (Landolt E., 1977) и Д.Н.Цыганова (1983). Они группируют виды растений в соответствии с их экологической принадлежностью к факторам среды. По отношению к свету растения делятся на световые, полутеневые, теневые и ультратеневые, так, например, иван-чай относится к световой экологической группе.

Листовые пластинки у светолюбивых растений, в отличие от теневыносливых, толстые, с хорошо развитой палисадной паренхимой, имеют много устьиц. Интенсивность фотосинтеза у теневыносливых растений может составлять треть от интенсивности фотосинтеза светолюбивых растений (Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Световое насыщение у растений на ранних стадиях сукцессии происходит при высокой интенсивности света, на поздних стадиях — при слабом освещении (Серебряков, 1962; Лархер, 1978; Кузнецов, Дмитриева, 2005).

На начальном этапе послепожарного возобновления формируется временное одноярусное сообщество из светолюбивых трав. Первыми здесь развиваются виды с легко распространяемыми анемохорными семенами: вейник, иван-чай и др. Позднее прорастают светолюбивые листовенные породы — осина, береза и др. Подростшие листовенные деревья вытесняют кустарники и наиболее светолюбивые виды трав, первые сменяются хвойными породами деревьев (Бигон и др., 1989; Работнов, 1992).

По мнению Н.Г.Серебрякова (1962), Л.Г.Раменского (1971), В.В.Фуряева (1996), подрост хвойных пород деревьев обладает высокой теневыносливостью, например, ель. Об этом свидетельствует расположение хвоинок внутри кроны, сильное затенение неблагоприятно сказывается на ее развитии и репродуктивной способности. Кедр накапливается в подпологовом пространстве и занимает доминирующее положение при отмирании листовенных пород деревьев. Сильно охвоенные ветви и низкоопущенная крона

характеризуют также и пихту как достаточно теневыносливое дерево (Косов, 2006; Бех и др., 2009).

Прорастание семян раннесукцессионных растений надземное, семядоли быстро зеленеют и фотосинтезируют, фотосинтезирующая поверхность быстро возрастает. Ель предъявляет высокие требования к влажности почвы, поэтому она появляется на поздних этапах пирогенной сукцессии. Крупные семена лесных растений поздних стадий сукцессии прорастают подземно (Трефилкин, 2006; Бех и др., 2009).

Травянистые и древесные виды растений первых этапов пирогенной сукцессии отличаются большей скоростью фотосинтеза, интенсивностью дыхания и транспирации, у позднесукцессионных видов данные процессы идут медленно (Bazzaz, 1979).

На последних этапах пирогенной сукцессии, при увеличении сомкнутости деревьев, почвенный покров в подпологовом пространстве плохо прогревается, происходит замедление ростовых процессов у растений и, как следствие, смена светолюбивой растительности на теневыносливую (Голубцова, 2008).

Известно, что раннесукцессионные растения имеют короткий жизненный цикл. Они не способны конкурировать с появляющимися позднее растениями, в результате чего вынуждены быстро расти, используя доступные ресурсы, истощая их запасы (Bazzaz, 1979; Бигон и др., 1989).

Т.А.Комарова (2009) указывает, что в результате многократно повторяющихся лесных пожаров многие растения, благодаря своим морфологическим, физиологическим и фенотипическим свойствам, способны адаптироваться. У растений формируется целый ряд защитно-приспособительных реакций.

Травы, кустарники и деревья, произрастая совместно на территориях с различной давностью пожара, конкурируют между собой за влагу, минеральные вещества, свет и др. Успешное выживание растения зависит от его биоэкологических особенностей и способности приспосабливаться к условиям окружающей среды. Рост и развитие растений является показателем физиологических процессов, который зависит от многих абиотических факторов (Бобкова, 1987; Прокопьев, 2001; Усманов и др., 2001; Иванова, Юмагулова, 2010).

В процессе пирогенной сукцессии меняется дыхание растений в сторону понижения (Чиркова, 2002), низкая интенсивность

дыхания отражает пониженную интенсивность обменных процессов и экономное потребление кислорода, что позволяет растению стабилизировать процесс дыхания, сохраняя его почти без изменений в условиях кислородного дефицита.

Интенсивность процесса дыхания тесно взаимосвязана с уровнем толерантности вида к стрессовому воздействию и представляет одно из средств оценки пластичности метаболизма и адаптационной способности растений (Головко, 1999; Семихатова, Чиркова, 2001; Рахманкулова, 2002).

Стрессовые условия, подавляя общую метаболическую активность и рост, могут усилить дыхание репарации для синтеза специфических метаболитов, выполняющих защитные функции (Головко, 1999). Происходит перераспределение дыхательных затрат и изменение составляющих дыхания — снижение дыхания роста и возрастание дыхания поддержания и его адаптационной составляющей (Рахманкулова, 2002).

В процессе сукцессии темновое дыхание у растений снижается в меньшей степени, чем фотосинтез, что ведет к уменьшению соотношения фотосинтеза к дыханию. Компенсационная точка ниже у теневыносливых растений поздних стадий по сравнению с растениями ранних стадий (Семихатова, Чиркова, 2001).

Интенсивность транспирации растений на поздних этапах пиогенной сукцессии снижается (Работнов, 1992; Голубцова, 2012).

Интенсивность транспирации у разных видов растений зависит от анатомо-морфологических и физиологических особенностей растений (внутреннего состояния растений, парциального давления углекислого газа в межклетниках, состояния гидратации, ионного баланса содержания определенных фитогормонов), вида и возраста растения, условий окружающей среды (Лархер, 1978; Прокопьев, 2001).

При высоком содержании влаги в почве интенсивность транспирации повышается вслед за изменениями метеорологических факторов, при низком ее содержании интенсивность транспирации понижается. Интенсивность транспирации повышается с увеличением освещения и температуры воздуха при большой сухости воздуха (Слейчер, 1970; Лархер, 1978; Телюк, 2004).

Ухудшение водного баланса приводит к потере тургора, повышая сосущую силу. Колебания сосущей силы видоспецифичны,

различаются у разных групп растений, и в большинстве случаев проявляются более резко по сравнению с колебаниями осмотического давления (Прокопьев, 2001).

Разные виды растений отличаются по величине сосущей силы клеток корня: при сухой погоде она возрастает, при влажной — уменьшается. Чем шире амплитуда колебания величины сосущей силы, тем лучше растения переносят резкие колебания влажности (Чиркова, 2002).

Уменьшение площади листьев видов и экоформ растений северных районов осуществляется за счет ксероморфности клеток их тканей. Ксероморфная структура находится в прямой связи с дефицитом воды, при котором основным механизмом, обеспечивающим стабилизацию водного режима растений, является снижение транспирационной поверхности листьев. Низкий водный дефицит отмечен у растений с мощной корневой системой и низкой интенсивностью транспирации (Лархер, 1978).

Значительное влияние на эффективность использования воды оказывают условия произрастания растений: чем лучше условия минерального питания и влагообеспечения растений, тем выше биопродуктивность и меньше расход воды на его создание (Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Исследование поведения различных видов растений в градиентах экологических факторов показало, что в разных условиях основную адаптивную нагрузку выполняют разные функциональные группы морфофизиологических механизмов (Миркин и др., 2002; Усманов и др., 2001).

Важной ростовой адаптацией растений является перераспределение биомассы между надземной и подземной частями растений. Перераспределение биомассы в пользу корней обеспечивает адаптацию к недостатку элементов минерального питания и воды.



## 2. Почвенно-климатические условия района исследования

Экспериментальные площадки расположены в Нижневартовском районе на территории Ханты-Мансийского автономного округа — Югры, между 59° и 63° с.ш., 75° и 86° в.д., занимая наибольшую площадь в округе — 118,5 тыс. км<sup>2</sup> (Состояние..., 2008).

Район исследований представлен равнинами, предгорьями и горами. В Нижневартовском районе выделяются низменные равнины высотой 100—150 м и низины — менее 100 м. В пойме реки Обь абсолютные высоты достигают 10—50 м. На процессы почвообразования округа оказывает влияние совокупность абиотических факторов — большое количество осадков, низкие температуры, значительная высота и устойчивость снежного покрова, затрудненный сток поверхностных и грунтовых вод, обусловленный равнинным рельефом. Это приводит к сильной обводненности и заболоченности территории (Бакулин, Козин, 1996; Бабушкин и др., 2007; Гребенюк, 2008).

### 2.1. Климат

Климат территории исследования резко континентальный. На формирование климата Ханты-Мансийского автономного округа — Югры большое влияние оказывают такие факторы, как защищенность территории с запада Уральскими горами, открытость территории с севера, которая способствует проникновению арктических воздушных масс, а также равнинный характер местности с большим количеством болот, рек и озер (Бакулин, Козин, 1996; Чижов, 1998).

Годовое количество осадков в Нижневартовском районе составляет 500—550 мм. Выпадение осадков в виде снега можно наблюдать в начале октября. В отдельные годы снег может выпадать уже в сентябре. Высота снежного покрова обычно составляет 50—80 см. Число дней в году с устойчивым снежным покровом — 201 (Иванова, Титов, 2002; Состояние..., 2008).

По данным А.Г.Дюкарева (2005) и А.И.Шепелева (2007), максимальная глубина промерзания почвы на территории округа наблюдается в марте — начале апреля. На открытых местах суходолов

при оголенной от снега поверхности происходит промерзание до 290 см, под снежным покровом — 110 см, на болотах — до 70 см. Наибольшее в году количество осадков в виде дождя отмечается в июле и составляет около 15% от годового количества, наименьшее количество осадков выпадает в январе — феврале.

Период с температурой воздуха ниже 0 °С продолжается примерно семь месяцев — с октября по апрель. Средняя температура января на территории Нижневартовского района колеблется от –18 °С до –24 °С. Самый теплый и благоприятный для вегетации месяц — июль, средняя температура составляет +16 °С ... +19 °С. Иногда, в летний период, температура повышается до +30 °С ... +35 °С. Суммарная солнечная радиация составляет в среднем 350 кДж/см<sup>2</sup> в год. Продолжительность солнечного сияния 1 700—1 800 час в год. С ноября по январь поступление солнечной энергии на земную поверхность территории исследования составляет 0,5—1 ккал/см<sup>2</sup>. С марта по октябрь радиационный баланс отрицательный в связи с превышением отражения солнечной энергии над поступлением. С апреля по сентябрь поступление солнечной энергии на земную поверхность в округе превышает отражение и излучение поверхностью в атмосферу (Крылов, 1961; Добровольский, 2001; Гребенюк, 2008; Дюкарев, 2005).

Продолжительность вегетационного периода в среднем составляет 98 дней. Неблагоприятным фактором для роста и развития растений является вероятность заморозков во все летние месяцы. Приведенные выше данные позволяют характеризовать биоклиматические ресурсы территории исследования как недостаточно обеспеченные теплом, с суровой зимой и холодным летом (Крылов, 1961; Седых, 1979; Чижов, 1998; Иванова, Титов, 2002).

## 2.2. Почвы

По данным почвенного районирования СССР, вся тайга относится к бореальному почвенно-биоклиматическому поясу, для которого характерен подзолистый тип почвообразования (Афанасьева, 1979).

Почвенный покров района исследования характеризуется большой пестротой, сложностью и широким распространением полуболотных, болотных и подзолистых почв (Шепелев, 2007).

На процессы почвообразования оказывают влияние географическое расположение территории исследования, равнинный рельеф и климатические факторы: большое количество осадков, низкие температуры, высота и устойчивость снежного покрова. Все это приводит к сильной обводненности и заболоченности района (Афанасьева, 1979; Добровольский, 2001; Дюкарев, 2005; Шепелев, 2007).

Как известно, на почвообразовательные процессы влияют экзогенные и эндогенные факторы. Слабая дренирующая роль речной сети способствует застою почвенно-грунтовых вод на междуречьях и обуславливает повышенный гидроморфизм почвенного покрова. Этому же способствует слоистость почвообразующих пород. Грунтовые воды залегают очень близко, характеризуются малой минерализацией и значительным содержанием водорастворимых органических веществ (Ремезов, Погребняк, 1965; Добровольский, 2001; Хренов, 2002; Бабушкин и др., 2007).

В условиях дренированного рельефа на породах тяжелого механического состава формируются глееземы и глееподзолистые почвы, на песчаных и супесчаных материнских породах — иллювиально-железистые, торфянисто-глеевые иллювиально-гумусовые, иллювиально-железисто-гумусовые и иллювиально-гумусовые подзолы. Подзолистые песчаные почвы развиваются под светлохвойной тайгой на дренируемых приречных участках и междуречьях (Афанасьева, 1979; Добровольский, 2001; Дюкарев, 2005; Кулижский, Рудой, 2005; Шепелев, 2007; Состояние..., 2008).

Почвы района исследования бедны питательными веществами, для них характерен ярко выраженный горизонт вымывания, повышенная кислотность, маломощный гумусовый горизонт. Особенностью почвенного покрова является оторфовывание верхней части почвенного покрова (Афанасьева, 1979; Добровольский и др., 1998; Хренов, 2002; Абдурахманов и др., 2003; Шепелев, 2007).

### **2.3. Растительность**

Территория Нижневартовского района расположена в северной и средней подзоне таежных лесов. Она характеризуется развитием лесных и болотных ландшафтов. Леса преимущественно

развиты на повышениях, увалах, гривах, хорошо выровненных дренированных участках с глеево-подзолистыми почвами (Крылов, 1961; Седых, 1979; Гребенюк, 2008).

Основными лесообразующими породами являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), ель сибирская (*Picea obovata*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), сосна сибирская (*Pinus sibirica*), береза пушистая (*Betula pubescens*), береза повислая (*Betula pendula*), тополь дрожащий — осина (*Populus tremula*) (Крылов, 1961; Бех, 1974; Седых, 1979; Иванова, Титов, 2002).

В подзоне северной тайги редкостойные леса состоят в основном из лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*), хотя встречаются сосна сибирская (*Pinus sibirica*) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Здесь широко распространены кустарнички: багульник болотный (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), береза карликовая (*Betula nana*). Среди ландшафтов этой подзоны преобладают сфагновые (верховые) болота, часто с сосной (рямы) (Крылов, 1961; Седых, 1979; Чижов, 1998).

В подзоне средней тайги преобладают темнохвойные породы деревьев — ель сибирская (*Picea obovata*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), кедр сибирский (*Pinus sibirica*) (урманские леса). В данной подзоне распространены подзолистые и болотные почвы, на которых обильно растут брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*) и другие виды кустарничков. Долина реки Обь характеризуется развитием луговой растительности (Крылов, 1961; Седых, 1979; Состояние..., 2008).

В целом лесная растительность по Нижневартовскому району представлена насаждениями всех лесообразующих пород. Наибольшую площадь занимают сосновые леса — 54,1%, представленные в основном сосной кедровой сибирской, т.е. кедром (*Pinus sibirica*). Он является не требовательным к почвенно-климатическим условиям, поселяется на умеренно богатых суглинистых почвах подзолистого ряда (Крылов, 1961; Серебряков, 1962; Поликарпов, 1978; Гребенюк, 2008; Предеина, 2006; Иванова, Юмагулова, 2010).

На ель сибирскую (*Picea obovata*) и пихту сибирскую (*Abies sibirica*) приходится 16,6% лесов. Ель сибирская (*Picea obovata*) хорошо переносит низкие температуры почвы. Пихта сибирская

(*Abies sibirica*) присоединяется к ели сибирской (*Picea obovata*) только на автономных экологических ступенях, так как обладает узкой экологической амплитудой, а в примеси с сосной сибирской (*Pinus sibirica*) она широко распространена в лесной зоне. В то же время самостоятельные насаждения пихта формирует редко (Крылов, 1961; Разумовский, 1981; Чижов, 1998; Гребенюк, 2008; Предеина, 2006; Состояние..., 2008).

Лиственные породы деревьев распространены на 9,5% лесной площади, из которых преобладают береза пушистая (*Betula pubescens*), береза повислая (*Betula pendula*) и осина (*Populus tremula*). В основном это производные послепожарные или послерубочные леса ранних стадий восстановления хвойных лесов. Береза пушистая и береза повислая играют важную роль в смене хвойных пород деревьев в растительных сообществах. Береза пушистая произрастает на увлажненных почвах лучше, чем береза повислая, последняя на сухих почвах обычно сменяет березу пушистую. Береза одной из первых древесных представителей заселяет гари и вырубки. Часто образует чистые насаждения, а также произрастает со многими другими лиственными и хвойными породами деревьев (Крылов, 1961; Вальтер, 1968; Чижов, 1998; Гребенюк, 2008; Предеина, 2006, Состояние..., 2008).

### 3. Объекты и методы исследования

Исследования проводили в полевых и лабораторных условиях, с 2006 по 2010 гг., в период активной вегетации лесных растений (конец июня, июль, начало августа) на территории Нижневартовского района, Ханты-Мансийского автономного округа — Югры.

Для исследований были отобраны семь участков, находящихся на разных стадиях пирогенной сукцессии леса вблизи города Нижневартовска, на территории Нижневартовского района Ханты-Мансийского автономного округа — Югры (*Приложение 2*).

Горельник — территория с полностью выжженным растительным покровом и кипрейно-разнотравное сообщество расположены на расстоянии 20 км от города Нижневартовска. В кипрейно-разнотравном сообществе доминировали четыре вида трав: иван-чай (*Chamerion angustifolium*), клевер ползучий (*Trifolium repens*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и вейник тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata*). Иван-чай (*Chamerion angustifolium*) и клевер ползучий (*Trifolium repens*) весь период исследований занимали в сообществе доминирующее положение. Вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и вейник тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata*) появились на второй и третий годы изучения кипрейно-разнотравного сообщества (*Приложение 3*).

Третья площадка представлена травяно-кустарничковым сообществом, которое находится в 87 км на северо-восток от города. В сообществе доминировали четыре вида травянистых растений: иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), вейник тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata*) и багульник болотный (*Ledum palustre*).

Осиново-березовое разнотравное сообщество расположено в 30 км от города. В древесном ярусе доминировали осина (*Populus tremula*) и береза пушистая (*Betula pubescens*) в состоянии подроста. В травяно-кустарничковом ярусе доминировали вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), седмичник европейский (*Tridentalis europaea*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), черника (*Vaccinium myrtillus*) и багульник болотный (*Ledum palustre*) (*Приложение 3*).

Сосново-березовое брусничное сообщество расположено в 9 км от пос.Северная роща. В сообществе доминируют сосна

обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и береза пушистая (*Betula pubescens*), присутствие осины (*Populus tremula*) незначительно. Сосна сибирская (*Pinus sibirica*) присутствовала в количестве единичных деревьев. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют: брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*) (Приложение 3).

Сосново-кедровое брусничное сообщество расположено в 1,5 км от города Излучинска, на территории Нижневартовского района. В древесном ярусе фитоценоза доминирующее положение занимают сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и сосна сибирская (*Pinus sibirica*). Береза пушистая (*Betula pubescens*) и осина (*Populus tremula*) представлены на участке в единичных экземплярах. В травяно-кустарничковом ярусе присутствует небольшое количество видов, господствуют брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), осока шаровидная (*Carex globularis*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*) (Приложение 3).

Седьмой участок представлен кедровником хвощово-осоковым, находится в районе пос. Северная роща, в окрестностях города Нижневартовска. Кедровник хвощово-осоковый характеризуется преобладанием в древесном ярусе сосны сибирской (*Pinus sibirica*), в травяно-кустарничковом ярусе доминируют хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) и осока шаровидная (*Carex globularis*) (Приложение 3).

Описание сообществ проводили по методике геоботанического описания Ю.Н.Нешатаева (1987) (Приложение 4).

Исследования вели в дневное время в солнечную погоду. Для геоботанического описания древесного яруса на каждом участке закладывали 10 пробных площадей 10x10 м. При описании травяно-кустарничкового яруса на каждой пробной площади по диагонали закладывали по 5 площадок, размером 1x1 м. Определяли обилие каждого вида по шкале Друде, проективное покрытие выражали в процентах. Для исследования использовали доминантные виды описанных сообществ (Нешатаев, 1987; Андреева и др., 2002). В определении растений использовали определитель сосудистых растений России и сопредельных государств С.К.Черепанова (1995).

### 3.1. Объекты исследования

Для изучения механизмов адаптации травянистых растений к изменению факторов среды в растительных сообществах в процессе пирогенной сукцессии в качестве объектов исследования использовали 8 видов травянистых растений — доминантов исследуемых сообществ (табл. 1).

Таблица 1

#### Особенности распределения доминантных видов травянистых растений в изучаемых сообществах, находящихся на разных этапах пирогенной сукцессии

Тип сообщества, возраст	Название вида		Семейство
	русское	латинское	
Кипрейно-разнотравное сообщество (2—3 года)	Иван-чай узколистный	<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	Кипрейные ( <i>Onagraceae</i> )
	Клевер ползучий	<i>Trifolium repens</i> L.	Бобовые ( <i>Fabaceae</i> )
	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Злаки ( <i>Poaceae</i> )
	Вейник тупоколосковый	<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin.	Злаки ( <i>Poaceae</i> )
Травяно-кустарничковое сообщество (3—5 лет)	Иван-чай узколистный	<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	Кипрейные ( <i>Onagraceae</i> )
	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Злаки ( <i>Poaceae</i> )
	Вейник тупоколосковый	<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin.	Злаки ( <i>Poaceae</i> )
Осиново-березовое разнотравное сообщество (6—10 лет)	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Злаки ( <i>Poaceae</i> )
	Седмичник европейский	<i>Trientalis europaea</i> L.	Первоцветные ( <i>Primulaceae</i> )
	Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	Лилейные ( <i>Liliaceae</i> )
Сосново-березовое брусничное сообщество (10—12 лет)	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Злаки ( <i>Poaceae</i> )
	Седмичник европейский	<i>Trientalis europaea</i> L.	Первоцветные ( <i>Primulaceae</i> )
	Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	Лилейные ( <i>Liliaceae</i> )
Сосново-кедровое брусничное сообщество (15—20 лет)	Хвоц лесной	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	Хвоцевые ( <i>Equisetaceae</i> )
	Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	Лилейные ( <i>Liliaceae</i> )



	Осока шаровидная	<i>Carex globularis</i> L.	Осоковые ( <i>Cyperaceae</i> )
Кедровник хвощово-осоковый (50—55 лет)	Хвощ лесной	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	Хвощевые ( <i>Equisetaceae</i> )
	Осока шаровидная	<i>Carex globularis</i> L.	Осоковые ( <i>Cyperaceae</i> )

## 3.2. Методы исследования

### 3.2.1. Абиотические факторы

Интенсивность освещения участков измеряли с помощью люксметра (X1000), в единицах лк, на уровне почвы, на высоте 1,3 и 2,5 м (Баринов, 1992).

Температурный режим почвы измеряли на глубине от 0 см до 25 см, почвенным термометром (Тазабеков, Гнездилова, 1972).

Температуру воздуха замеряли с помощью метеорологического термометра на открытом пространстве, под пологом и на уровне травяно-кустарничкового яруса, в течение 10—15 мин. Влажность воздуха определяли в приземном слое и на высоте 2-х метров, в течение 30 мин, с помощью гигрометра (Андреева и др., 2002).

Влажность почвы определяли весовым методом. Для этого пробы почвы по 3—4 г взвешивали в стеклянных бюксах на аналитических весах с точностью до 1 мг. Бюксы помещали в термостат, и высушивали почву при 100—105 °С до постоянной массы в течение 5—6 ч. Затем бюксы с почвой охлаждали в эксикаторе и взвешивали. Влажность выражали в процентах к массе сухой почвы по формуле:  $(A/B) * 100$ , где А — потеря массы при высушивании; В — масса сухой почвы (Чернавина, 1978).

Определение плотности почвы вели по сухому весу ее единицы объема. Для этого выкапывали на каждом экспериментальном участке по 5 проб почвы размером 1 дм<sup>3</sup> и помещали в сушильный шкаф, высушивали до воздушно-сухого состояния при температуре 95 °С. После высушивания образцы взвешивали на аналитических весах, затем находили среднее значение и определяли сухой вес 1 дм<sup>3</sup> (Тазабеков, Гнездилова, 1972).

Кислотность почвенного раствора измеряли с помощью прибора рН Scan WP2 (пылевлагозащищенный, карманный) на уровне

корней и на поверхности почвы, предварительно удаляя с нее дернину.

Содержание кислорода в почве изучали по методике Н.Грина и др. (1990). Окислительно-восстановительный потенциал почв определяли методом автографии на фотобумаге (Денисова, 1999). Метод основан на восстановлении бромистого серебра, находящегося в эмульсии засвеченной фотобумаги, восстановленными веществами изучаемого субстрата.

Отбор почвенных образцов, подстилки и опада проводили методом конверта (Андреева и др., 2002), химический анализ почвы — методами, рекомендованными Е.В.Аринушкиной (1962).

Содержание зольных элементов и органического вещества в почве, подстилке и опаде определяли после сжигания образцов в муфельной печи. Пробы высушивали в сушильном шкафу при температуре 105 °С. Высушенные образцы по 5 г помещали в предварительно прокаленные и высушенные фарфоровые тигли, озоляли в муфельной печи при температуре 550 °С в течение 3 ч. После озоления тигли переносили в эксикатор, охлаждали и взвешивали на электронных весах. Содержание зольных элементов и органических веществ в образцах выражали в процентах по отношению к их сухому весу (Андреева и др., 2002).

Определение гумуса проводили в соответствии с ГОСТ 26213-91. Метод определения гумуса по Тюрину в модификации ЦИНАО основан на окислении гумуса почвы раствором двуххромовокислого калия в серной кислоте с последующим определением трехвалентного хрома, эквивалентного содержанию гумуса, на фотоэлектроколориметре. По результатам фотометрирования растворов строили градуировочный график, пользуясь которым, по результатам анализа определяли массу гумуса в анализируемых пробах. Массовую долю гумуса ( $X$ ) в процентах вычисляли по формуле:

$$X = \frac{m \cdot K}{m_1} \cdot 100,$$

где  $m$  — масса гумуса в анализируемой пробе, найденная по графику, мг;  $K$  — коэффициент поправки концентрации восстановителя;  $m_1$  — масса пробы почвы, мг; 100 — коэффициент пересчета в проценты.

Определение интенсивности освещения, температурного режима почв и воздуха, влажности почв и воздуха, плотности почвы, кислотности почвенного раствора, содержания кислорода в почве, окислительно-восстановительного потенциала вели в 10 повторностях на каждом участке. Химический анализ почв, определение содержания зольных элементов, органического вещества в опаде, подстилке и почве, гумуса проводили в 5 повторностях.

### **3.2.2. Численность и функциональная активность микроорганизмов и грибов в почве**

Количество микроорганизмов в почве определяли методом стекол обрастания по Н.Г.Холодному и методом посева почвенных суспензий с различной степенью разведения (от 1:10 до 1:1 000 000) на твердую питательную среду (МПА) (Черемисинов и др., 1967; Аникиев, Лукомская, 1983), грибов на твердую питательную среду Чапека (Егоров, 1976).

Интенсивность дыхания почвы изучали по учету количества выделенного  $\text{CO}_2$  (Денисова, 1999) титрометрическим методом, *ex situ* — в лабораторных условиях, в образцах почвы, из которых удалялись корни. На поверхность почв ставили фарфоровые чашки с 10 мл 0,2 н раствора  $\text{NaOH}$ . Чашки накрывали сосудом-изолятором, края которых заглубляли в почву на 1,5—2 см. Время экспозиции составляло 5 ч. Исходный раствор щелочи оттитровали 0,05 н раствором соляной кислоты в присутствии фенолфталина. Раствор из чашки оттитровывали тем же раствором  $\text{HCl}$ .

Скорость выделения углекислого газа из почвы определяли по формуле:

$$V = 1,1 (a - b) / 100 St,$$

где  $V$  — количество углекислого газа, выделившееся из почвы, кг/га в 1 ч; 1,1 — масса углекислого газа, эквивалентная массе  $\text{HCl}$ , содержащейся в 1 мл 0,05 н раствора  $\text{HCl}$ , мг/мл;  $a$  — количество 0,05 н  $\text{HCl}$ , использованное для титрования исходного раствора щелочи, мл;  $b$  — количество 0,05 н  $\text{HCl}$ , использованное для титрования щелочи из чашки после экспонирования на почве, мл;  $S$  — площадь почвы под сосудом-изолятором,  $\text{м}^2$ ;  $t$  — экспозиция, ч.

Площадь почвы под сосудом-изолятором рассчитывали по формуле:

$$S = \pi * R^2,$$

где  $R$  — радиус сосуда-изолятора.

Целлюлозоразлагающую активность микроорганизмов в почве изучали по скорости разложения картона и хлопчатобумажной ткани (Егоров, 1976). Для этого на исследуемых участках закладывали картон и хлопчатобумажную ткань размером 10x10 см методом конверта на глубине 0—25 см, на летний период (3 месяца) и на 1 год. Перед закладкой картона и ткани их взвешивали на электронных весах, по окончании экспонирования картон и ткань выкапывали, высушивали и повторно взвешивали. По потере в весе картона и ткани рассчитывали процент их разложения.

Протеазную активность почвы изучали методом аппликации на рентгеновской пленке (Денисова, 1999). Данный метод основан на скорости разложения желатины (при наличии активных ферментов, способных разлагать белки). Рентгеновскую пленку нарезали на полоски размером 6x4 см. Затем полоски полностью погружали в почву узкой стороной вниз в каждый вариант почвы. Через 72 ч пленку вынимали, прополаскивали в чашках с холодной водой и высушивали. Протеазную активность определяли по потере веса образцов рентгеновской пленки в процентах по отношению к контрольным образцам (полностью разложившейся желатины).

Определение интенсивности дыхания почв вели в 7 повторностях для каждого участка. При определении целлюлозоразлагающей и протеазной активности в почвы каждого сообщества закладывали по 15 образцов картона, хлопчатобумажной ткани и рентгеновской пленки. Данные определения вели в течение 3 лет, результаты усредняли.

### ***3.2.3. Методы изучения биомассы, фотосинтеза, содержания пигментов, дыхания, водообмена растений***

Для изучения общей биомассы травянистых растений, структуры биомассы отдельных органов использовали по 10 экземпляров каждого вида. При изучении структуры биомассы растения

очищали от почвы и расчленяли на отдельные органы (Пьянков, Иванов, 2000), определяли сырую биомассу надземных и подземных органов, площадь листовой поверхности ( $S$ ,  $\text{см}^2$ ). При изучении сухой биомассы органы растений высушивали в термостате при  $90^\circ\text{C}$  в течение суток (Гунар, 1972).

Фотосинтез определяли газометрическим методом (Гавриленко, Жигалова, 2003) с помощью инфракрасного газоанализатора Infracit III (Германия) со шкалой  $0\text{—}0,1\%$ , замеряя скорость  $\text{CO}_2$  — газообмена листьев растений. В камере, где находились листья растений, автоматически поддерживалась концентрация  $\text{CO}_2$  в пределах от  $0,045$  до  $0,055\%$ . В результате на ленте самописца получали кривую, по которой автоматически определялось  $\Delta t$  — время убыли концентрации  $\text{CO}_2$  ( $0,055\text{—}0,045$ ) в процессе фотосинтеза. Поскольку объем камеры и плотность  $\text{CO}_2$  постоянны, то единственной переменной при определении фотосинтеза является время  $\Delta t$ .

Скорость газообмена рассчитывали по формуле, результаты усредняли:

$$P = 220/\Delta t, \text{ мгСО}_2\text{ч}^{-1}\text{м}^{-2}\text{посева}.$$

Содержание пигментов изучали спектрофотометрическим методом на приборе SPECORD 30 (Analytik Jena — Германия) (Гавриленко, Жигалова, 2003). Для извлечения фотосинтетических пигментов брали по  $0,15$  г материала усредненной пробы из измельченных листовых пластинок с удаленными крупными листовыми жилками и экстрагировали  $10\text{—}ю$  мл  $85\%$ -го ацетона, затем фильтрат доводили в мерной колбе до отметки  $25$  мл. Оптическую плотность раствора экстракта определяли при  $\lambda = 663$  нм (хлорофилл  $a$ ),  $\lambda = 644$  нм (хлорофилл  $b$ ),  $\lambda = 452,5$  нм (сумма каротиноидов). Концентрацию хлорофиллов ( $c_a$  и  $c_b$ ) и каротиноидов ( $c_{кар}$ ) рассчитывали по формуле Лихтенталера (Lichtenthaler, 1982) (Гавриленко, Жигалова, 2003):

$$c_a = 11,24 * A_{661,6} - 2,04 * A_{644,8};$$

$$c_b = 20,13 * A_{644,8} - 4,19 * A_{661,6};$$

$$c_{кар} = 1\,000 * A_{470} - 1,90 * c_a - 63,14 * c_b/1\,000.$$

Для определения скорости суммарного дыхания ( $\Sigma R$ ) (фотодыхание в величину не входит) отключали автоматическую подачу  $\text{CO}_2$  в камеру, и после того как концентрация в камере уменьшалась до 0,02—0,03%, выключали свет. Кинетику дыхания измеряли в течение 1,5 ч после выключения света (Мурей, Величков, 1981). Выявленные  $\Sigma R_{\text{max}}$  листьев растений на свету (или сразу после выключения света) складывали с  $P$  и в сумме получали значения  $P'$  — истинного фотосинтеза за минусом фотодыхания.

Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания по Л.А.Иванову (Медведев и др., 1996), содержание воды в органах изучали по разнице между их сырым и сухим весом. Определение скорости функциональных процессов и содержание пигментов вели на листьях среднего яруса в 5 повторностях 2 раза за период вегетации.

### **3.3. Математические методы обработки данных**

Статистическая обработка результатов проведена с использованием методов биометрии (Лакин, 1990; Андреева и др., 2002), пакета прикладных программ Statistica 11.5; Excel 2007 из пакета Microsoft Office XP.

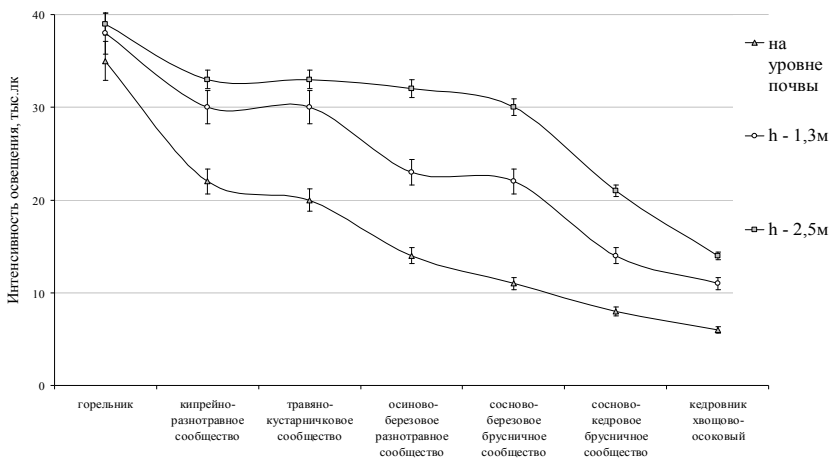
Для оценки корреляционной взаимозависимости использовали коэффициент корреляции Пирсона (Андреева и др., 2002). Оформление картографического материала проводили с помощью ГИС-технологий MapInfo 11.

## 4. Особенности изменения абиотических и биотических факторов в сообществах на разных этапах послепожарного восстановления леса

### 4.1. Изменение физических факторов среды

Интенсивность освещения является одним из основных экологических факторов в жизни растительных сообществ. Свет играет важную роль в лесовосстановлении, он влияет на рост, фотосинтетическую деятельность, дыхание растений, образование хлорофилла, формирование и прорастание семян, и другие процессы. Низкая освещенность под пологом леса замедляет процесс пирогенной сукцессии (Протопопов, 1965; Луганский и др., 1996; Машиновских, 2003; Миронова, Лыткина, 2003; Денисов и др., 2006).

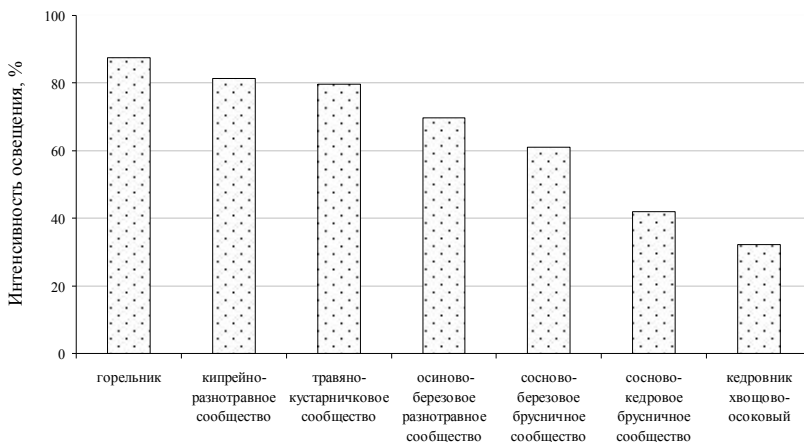
В процессе лесовосстановления увеличивается высота растений и сомкнутость древостоя (*Приложение 4*), это приводит к снижению интенсивности освещения (рис. 1).



**Рис. 1. Изменение интенсивности освещения в сообществах, находящихся на разных стадиях послепожарного возобновления**

Наиболее высокие показатели интенсивности освещения на всех измеряемых уровнях были в горельнике —  $39 \pm 3,2$  тыс. лк, что связано с открытостью участка вследствие полного отсутствия

растительности. В кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах интенсивность освещения снижается, составляя  $20 \pm 2,6$ — $33 \pm 2,9$  тыс. лк. В осиново-березовом разнотравном сообществе на высоте 2,5 м освещенность составляла  $32 \pm 3,1$  тыс. лк, на уровне почвы —  $14 \pm 4,2$  тыс. лк. В сосново-березовом брусничном и сосново-кедровом брусничном сообществах максимальные значения освещенности —  $30 \pm 1,2$ — $21 \pm 0,9$  тыс. лк — были на высоте 2,5 м. На уровне почвы интенсивность освещения изменялась от  $11 \pm 0,9$  до  $8 \pm 0,7$  тыс. лк (Приложение 5). Снижение интенсивности освещения в данных сообществах связано с появлением сосны обыкновенной и сибирской. В кедровнике хвощово-осоковом освещенность минимальная: на уровне почвы  $6 \pm 0,41$  тыс. лк, на высоте от 1,3 м до 2,5 м —  $11 \pm 1,1$ — $14 \pm 0,7$  тыс. лк.



**Рис. 2. Изменение интенсивности освещения в сообществах на разных этапах пирогенной сукцессии, %**

В процессе пирогенной сукцессии наблюдается снижение интенсивности освещения на 12,5% в горельнике, на 30,3% в осиново-березовом разнотравном сообществе, на 67,8% в кедровнике хвощово-осоковом (рис. 2).

В.В.Протопопов (1965), описывая условия освещенности в кедровых древостоях Западного Саяна, отмечает, что хвойные породы деревьев, по сравнению с лиственными, обладают



наибольшей трансформирующей способностью по отношению к освещенности.

Увеличение сомкнутости и высоты растительного покрова приводит к значительному изменению светового режима, особенно на заключительных этапах послепожарного возобновления. На открытых пространствах обмен солнечной энергией происходит интенсивнее, чем в сомкнутых сообществах на поздних стадиях сукцессии (Седых, 1979; Работнов, 1992; Бех и др., 2009). Снижение освещенности в процессе лесовосстановления ведет к преобразованию других экологических факторов: температуры, влажности почвы, ее структуры, микробиологической деятельности и др. (Поликарпов, 1978; Бобкова, 1987; Исаев, 2000; Малиновских, 2003; Лыткина, 2005).

Исследования показали, что в процессе восстановления леса после пожара возрастает сомкнутость растительного покрова и, как следствие, происходит уменьшение интенсивности освещения почвы (*Приложение 4*). Таким образом, свет является одним из ведущих факторов смены растительных сообществ в процессе пирогенной сукцессии леса.

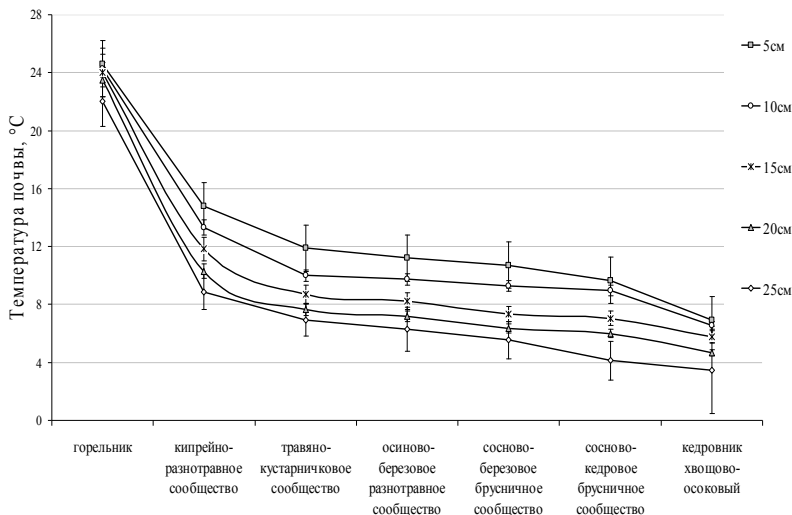
В процессе пирогенной сукцессии меняется температурный режим почвы и воздуха вследствие увеличения затенения поверхности почвы растениями. Слабое проникновение солнечных лучей на последних стадиях лесовозобновительного процесса приводит к постепенному снижению температуры воздуха и почвы (Тарабукина, Савинов, 1990; Исаев, 2000; Лыткина, 2005; Трефилкин, 2006; Предеина, 2006).

В наших исследованиях максимальные показатели температуры почвы были в горельнике и на начальных стадиях пирогенной сукцессии в кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах (рис. 3).

Во всех изучаемых сообществах наиболее высокой температура почвы была на глубине 0—5 см, она снижалась в более глубоких слоях почвы.

На глубине 0—5 см в процессе лесовозобновления температура почвы снижалась от  $24,4 \pm 1,7$  °С (горельник) до  $6,93 \pm 3,03$  °С (кедровник хвощово-осоковый). Температура почвы в кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах составляла

14,8±3,7 °С и 11,9±5,4 °С соответственно (Приложение б). В осиново-березовом разнотравном, сосново-березовом брусничном и сосново-кедровом брусничном сообществах значения температуры почвы имели средние показатели. В целом температура почвы на глубине 0—5 см в кедровнике хвощово-осоковом была ниже на 72% , чем в горельнике, на 46,6%, чем в кипрейно-разнотравном сообществе, и на 7% ниже, чем в сосново-кедровом брусничном сообществе.



**Рис. 3. Изменение температурного режима почвы в процессе пирогенной сукцессии**

На глубине 25 см самая низкая температура почвы также зафиксирована в кедровнике хвощово-осоковом — 3,48±1,33 °С, в горельнике она была максимальной — 21,95±2,3 °С. В кипрейно-разнотравном сообществе на такой же глубине она достигала 8,86±1,7 °С. Снижение температуры почвы на глубине 25 см в процессе пирогенной сукцессии произошло на 84%.

На всех изучаемых площадках, находящихся в процессе лесовосстановления, отмечена единая динамика — верхние слои почвы прогреваются интенсивнее, особенно на первых этапах. Нижние слои имели более низкую температуру почвы на всех участках, что обусловлено увеличением сомкнутости растительности

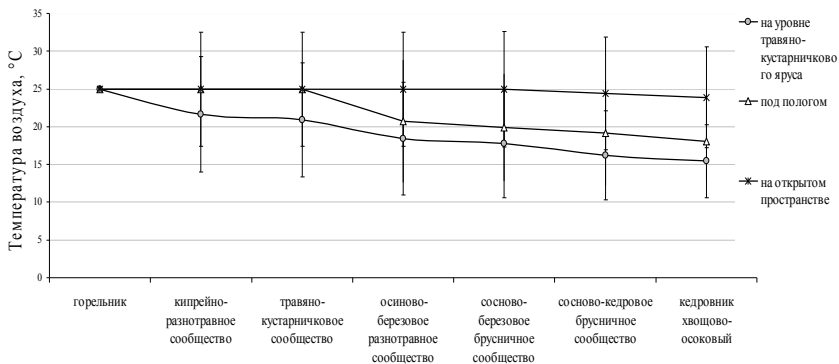
в сообществах, затененностью почвенного покрова на последних этапах пирогенной сукцессии, формированием подстилки, опада, изменением водного режима почвы (Лукина и др., 2008; Ефремова и др. 2010).

Таким образом, показано, что в процессе развития пирогенной сукцессии леса происходит снижение температуры почвы.

В процессе послепожарного возобновления леса температурный режим воздуха также изменяется. Максимальные показатели температуры воздуха были зафиксированы на открытом пространстве и в горельнике, на последующих этапах она снижалась.

На открытом пространстве температура воздуха варьировала от  $+23,9 \pm 6,7$  °С до  $+25 \pm 7,55$  °С. В горельнике ее показатели были идентичны температуре на открытом пространстве. В кедровнике хвощово-осоковом температура воздуха незначительно снижалась до  $+23,9 \pm 6,7$  °С.

На уровне травяно-кустарничкового яруса максимальные значения температуры воздуха были зафиксированы в кипрейно-разнотравном сообществе —  $+21,7 \pm 7,63$  °С и травяно-кустарничковом —  $+20,9 \pm 7,57$  °С (рис. 4).



**Рис. 4. Динамика изменения температурного режима воздуха в сообществах, находящихся на различных этапах послепожарного восстановления леса**

Минимальное значение температуры воздуха, составившее  $+15,4 \pm 4,8$  °С, было в кедровнике хвощово-осоковом, снижение температуры воздуха в процессе пирогенной сукцессии произошло на 38,4%.

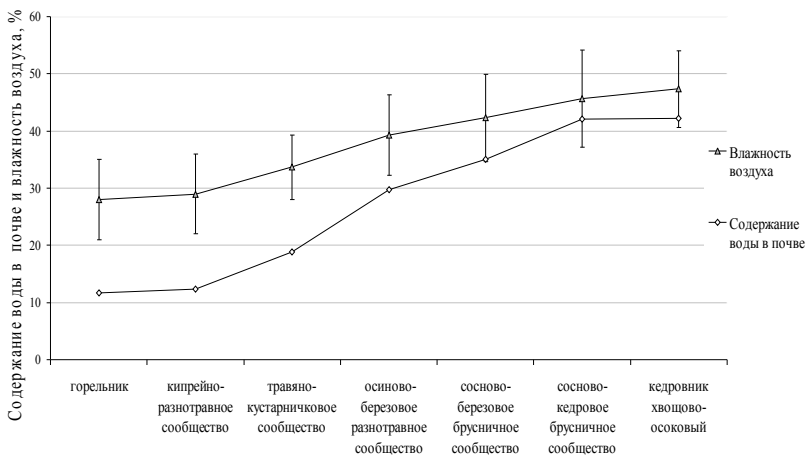
Из-за отсутствия древесного полога в подпологовом пространстве на первом, втором и третьем участках показания температуры совпадали с температурой, измеряемой на открытом пространстве,  $+25,7,55$  °С. Под пологом температурный максимум отмечен в осиново-березовом разнотравном сообществе  $+20,7\pm 8,1$  °С, минимум в кедровнике хвощово-осоковом —  $+18,07\pm 5,2$  °С (Приложение 7). Снижение температуры в сообществах к концу лесовозобновительного процесса произошло на 27,7%.

А.А.Малиновских (2003) в своей работе отмечает, что на начальных стадиях пирогенной сукцессии в ленточных борах Алтайского края температура почвы и воздуха изменялась. Почва и воздух в горельнике по сравнению с другими участками быстро прогрелись днем и быстро остывали ночью. В лесном сообществе днем почва прогревалась медленно, ночью температура почвы снижалась постепенно и оставалась выше, чем в горельнике. Таким образом, растительность регулирует температурный режим в сообществах.

Показано снижение температуры воздуха и почвы в сообществах от первых этапов сукцессии леса к последующим. На уровне травяно-кустарничкового яруса снижение температуры идет интенсивнее, чем в подпологовом пространстве, что связано с влиянием растительности на данные параметры среды.

Вода является важным экологическим фактором, влияющим на рост и развитие растений, фотосинтез, транспирацию и другие функциональные процессы (Шенников, 1964; Алехина и др., 2005).

При лесовосстановлении после пожаров влажность почвы и воздуха в фитоценозах увеличивается. Максимально высокие показатели содержания воды в почве выявлены в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $42,11\pm 0,0\%$  и в кедровнике хвощово-осоковом —  $42,24\pm 0,08$  %. В горельнике и кипрейно-разнотравном сообществе содержание воды в почве было минимальным и составляло  $11,63\pm 0,01$ — $12,35\pm 0,06\%$  соответственно (Приложение 8). Это связано с хорошим продуванием и прогреваемостью почвы при отсутствии древесного яруса, что способствуют интенсивному испарению влаги с открытой поверхности почвы. В травяно-кустарничковом сообществе влажность почвы составляла  $18,8\pm 0,012\%$ , в осиново-березовом разнотравном —  $29,7\pm 0,3\%$ , в сосново-березовом брусничном —  $35,09\pm 0,012\%$  и сосново-кедровом брусничном —  $42,11\pm 0,01\%$  (рис. 5).



**Рис. 5. Динамика содержания воды в почве и влажности воздуха в лесных сообществах на разных этапах пирогенной сукцессии**

На последних этапах пирогенной сукцессии увеличение влажности почвы составляло 30,6% относительно горельника.

В.Н.Седых (1979), В.И.Русанов (2011) показали, что при наличии влаги ослабляется конкурентная борьба между видами растений, ускоряются процессы роста, развития, цветения и плодоношения растений, что способствует всхожести семян и возобновлению леса. Прорастание семян сосны обыкновенной требует влажности почвы не менее 45% и не более 80%.

А.А.Малиновских (2003) при изучении начальных этапов пирогенной сукцессии в ленточных борах Алтайского края отмечает, что под пологом деревьев верхний слой почвы содержит большее количество влаги, чем почвы горельника, но глубжележащие слои являются менее увлажненными за счет процессов поглощения воды корнями и транспирации растений.

Выявленная динамика содержания воды в почве обусловлена наличием мощной слаборазложившейся лесной подстилки, которая задерживает влагу в почве и препятствует ее испарению, более низкой температурой воздуха и почвы в сообществах, находящихся на поздних этапах послепожарного лесовосстановления (Лыткина, 2005; Лукина и др., 2008).

Изменение влажности воздуха имело такую же тенденцию, что и содержание воды в почве (рис. 5). В кедровнике хвощово-осоковом она была максимальной —  $47,3 \pm 6,7\%$ , минимальный показатель отмечен в горельнике —  $28 \pm 7\%$  и в кипрейно-разнотравном сообществе —  $29 \pm 7\%$ . На остальных участках показатели влажности воздуха имели средние значения (*Приложение 8*).

На динамику влажности воздуха в сообществах, так же как и почвы, огромное влияние оказывают тип, структура и видовое разнообразие сообщества (Никонов и др., 2004).

Кроны деревьев задерживают влагу, испаряющуюся с напочвенного покрова и почвы. Особенно сильно задерживают осадки хвойные породы деревьев (Раменский, 1971; Тарабукина, Савинов, 1990; Луганский и др., 1996; Смоленцев, 2002; Малиновских, 2003).

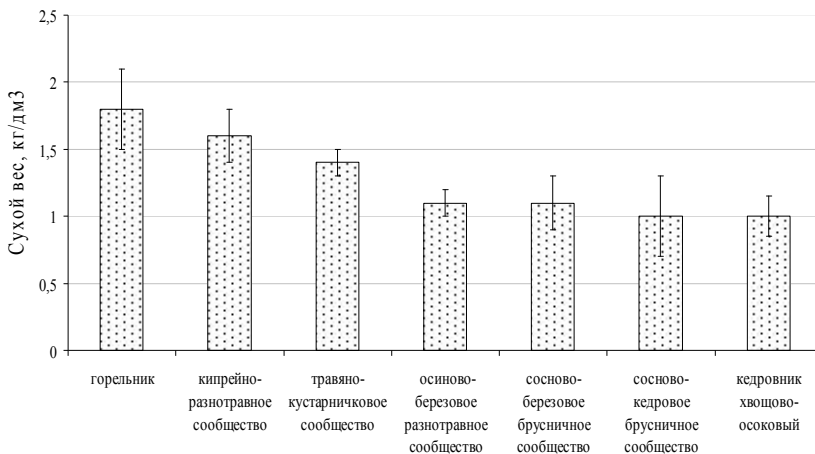
Повышенная влажность в корнеобитаемом и приземном слое характеризует наличие своеобразного микроклимата в каждом изучаемом сообществе. Микроклимат формируется в результате обменных процессов между воздушной средой и почвой, куда входит испарение воды с поверхности земли и транспирационные процессы растений, что определяет состояние воздуха (Лархер, 1978; Денисов и др., 2006).

Изменение плотности почвы в процессе восстановления леса после пожара является одним из факторов, определяющих аэрацию, влагоемкость почвы, наличие растительности и ее тип, микробиологические процессы (Карпачевский, 1981). В научной литературе данные об изменении плотности почвы в процессе пирогенной сукцессии на территории Среднего Приобья представлены мало (Луганский и др., 1996).

Плотность почвы в процессе пирогенной сукцессии снижалась и была самой высокой на первых этапах послепожарного возобновления (рис. 6).

В горельнике плотность почвы составляла  $1,8 \pm 0,3$  кг/дм<sup>3</sup>, в кипрейно-разнотравном сообществе —  $1,6 \pm 0,2$  кг/дм<sup>3</sup>, в травяно-кустарничковом сообществе —  $1,4 \pm 0,1$  кг/дм<sup>3</sup> (*Приложение 9*).

Возможно, это связано с уменьшением содержания воды и спеканием глинистых минералов на начальных этапах сукцессии, вызванных действием прямых солнечных лучей и высоких температур воздуха (Lou, Zhou, 2006).



**Рис. 6. Динамика изменения плотности почвы в сообществах на разных стадиях послепожарного восстановления, дм<sup>3</sup>**

Л.О.Карпачевский (1981), Н.П.Калиниченко с соавторами (1991) отмечают, что увеличение плотности почвы приводит к снижению плодородия и сокращению подроста леса. С увеличением плотности почвы влага для растений становится слабо доступной, плотность почвы 1,6—1,8 г/см<sup>3</sup> является критической для роста растений.

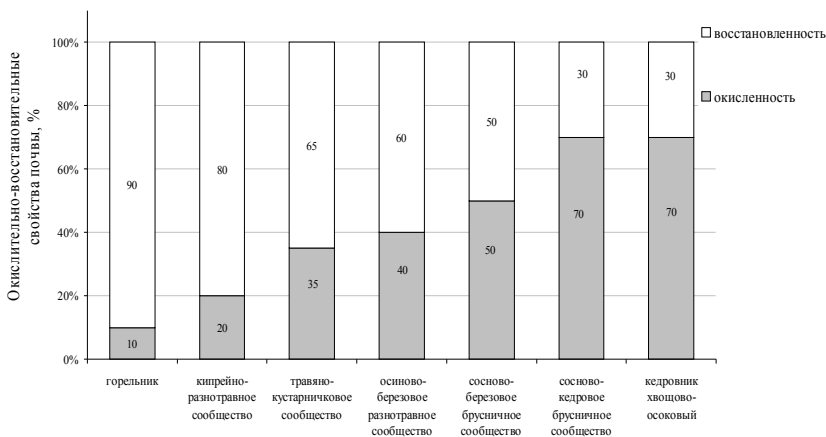
В наших исследованиях высокая плотность почвы была в горельнике и кипрейно-разнотравном сообществе, на последующих этапах она уменьшалась. Минимальные показатели почвы наблюдались в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $1 \pm 0,3$  кг/дм<sup>3</sup> и в кедровнике хвощово-осоковом —  $1 \pm 0,15$  кг/дм<sup>3</sup>. Мы связываем это со снижением температуры почвы, более высоким содержанием воды в ней, значительным разрастанием корневых систем в лесных сообществах, повышением деятельности микроорганизмов и животных (Поликарпов, 1978; Луганский и др., 1996; Лукина и др., 2008).

Таким образом, полученные результаты показывают, что в процессе послепожарного восстановления в сообществах, находящихся на разных этапах такого восстановления, плотность почвы уменьшается.

## 4.2. Динамика химических факторов среды

Интенсивность и направленность окислительно-восстановительных процессов почв определяется состоянием их увлажнения, аэрации, плотности, содержанием органических веществ, деятельностью микрофлоры, типом растительности в процессе пирогенной сукцессии и др. (Луганский и др., 1996; Никонов и др., 2004).

Выявлено, что в почвах горельника, кипрейно-разнотравного сообщества преобладает восстановленная среда. Данная закономерность подтверждается результатами, полученными при изучении содержания кислорода в почве. Его количество увеличивается в процессе лесовосстановления после пожара. В сосново-березовом брусничном сообществе окислительно-восстановительный потенциал был равен 50%, т.е. в процессе пирогенной сукцессии наблюдалось увеличение окислительного потенциала (рис. 7).



**Рис. 7. Динамика изменения окислительно-восстановительных свойств почвы в лесных сообществах, находящихся на разных этапах пирогенной сукцессии**

Наименьшая степень восстановленности почвы была в сосново-кедровом брусничном сообществе и горельнике хвощово-осоковом — 30%.

Окислительно-восстановительные свойства почв зависят от многих факторов среды: физико-химической структуры почвы,

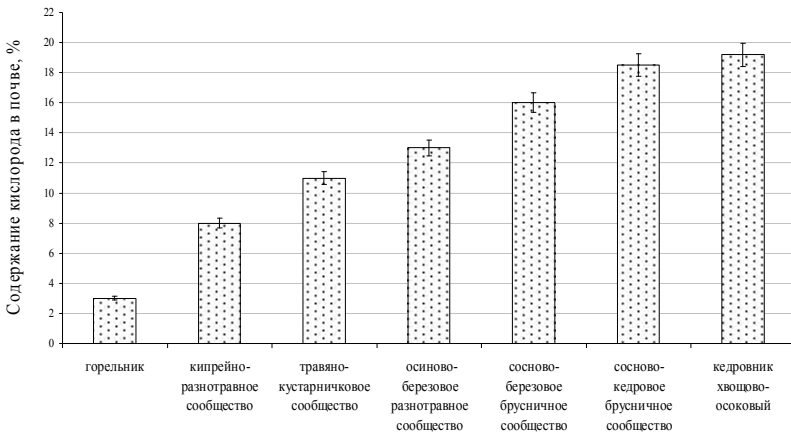


ее увлажнения, развития корневой системы, типа растительности, что показано в ряде исследований (Parra et al., 1996; Driscoll et al., 1999; Лукина и др., 2008).

Таким образом, выявлено увеличение степени окисленности и снижение восстановленности свойств почвы в процессе восстановления леса после пожара.

Кислород является субстратом аэробного дыхания живых организмов и обеспечивает окисление органических остатков в почве (Звягинцев и др., 2005). Его концентрация и скорость обмена зависят от структуры, плотности, увлажнения почвы, наличия биоты (Луганский и др., 1996; Русанов, 2011; Алехина и др., 2007).

Выявлено увеличение содержания кислорода в почве от первых этапов пирогенной сукцессии к последующим, которое колебалось в пределах от 3% до 19,2% (рис. 8).



**Рис. 8. Содержание кислорода в почве лесных сообществ, находящихся на разных стадиях пирогенной сукцессии леса**

Низкое содержание кислорода отмечено в почве горельника —  $3 \pm 0,09\%$ , в кедровнике хвощово-осоковом оно было максимальным и составляло  $19,2 \pm 0,97\%$ .

Согласно исследованиям других авторов, оптимальная концентрация кислорода в почве колеблется от десятых долей процента до 21% (Луганский и др., 1996), что зависит от многих факторов. Например, увеличение плотности почвы и переувлажнение ведет

к снижению газообмена, недостатку кислорода в корнеобитаемом слое. Дефицит кислорода в почве приводит к снижению продуктивности растений (Семихатова, Чиркова, 2001; Чиркова, 2002).

Таким образом, в процессе пирогенной сукцессии увеличивается содержание кислорода в почве, что является важным фактором смены растительных сообществ.

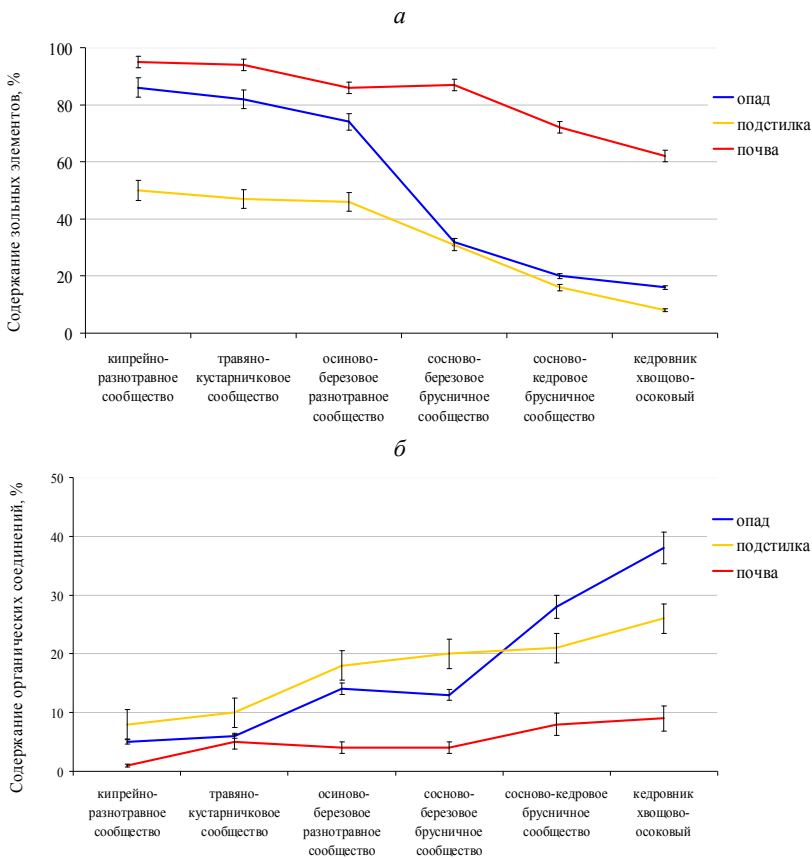
Плодородие почвы определяется совокупностью факторов, среди которых важнейшее значение имеет содержание минеральных элементов (Дюкарев, 2005; Лукина и др., 2008). Растения извлекают минеральные элементы из почвы и включают их в состав органических соединений. После отмирания растений или их частей органическое вещество поступает в почву, где под воздействием микроорганизмов подвергается преобразованию (Вальтер, 1968; Луганский и др., 1996; Евдокименко, 1996; Добровольский, 2001; Дюкарев, 2005). Содержание минеральных элементов в опаде, подстилке и почвенных горизонтах зависит от материнской породы, типа растительности (Карпачевский, 2005; Лукина и др., 2008).

Показано, что содержание зольных элементов в опаде, подстилке и верхнем горизонте почвы в процессе пирогенной сукцессии сокращается, содержание органических соединений увеличивается.

В кипрейно-разнотравном сообществе опад имел зольность  $86 \pm 4,7\%$ , в осиново-березовом разнотравном сообществе —  $75 \pm 4,1\%$ , в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $20 \pm 0,9\%$ , в кедровнике хвощово-осоковом —  $16 \pm 0,5\%$ . Содержание зольных элементов в подстилке колебалось от  $8 \pm 0,4\%$  до  $50 \pm 5,2\%$ . Максимальное их количество выявлено в кипрейно-разнотравном сообществе, минимальное — в кедровнике хвощово-осоковом.

В процессе восстановления леса после пожара содержание минеральных элементов в почвах сокращается от  $95 \pm 3,4\%$  до  $62 \pm 2,6\%$  (рис. 9).

Известно, что на разных этапах пирогенной сукцессии растения проявляют неодинаковую потребность в минеральных элементах, в молодом возрасте она наиболее высокая. Лиственные деревья извлекают из почвы больше минеральных веществ, чем хвойные. Древесные породы потребляют их в меньшем количестве, чем травянистая растительность, поэтому лес может произрастать на малопродуктивных почвах (Добровольский, 2001; Никонов и др., 2004; Дюкарев, 2005; Хазиев, 2011).



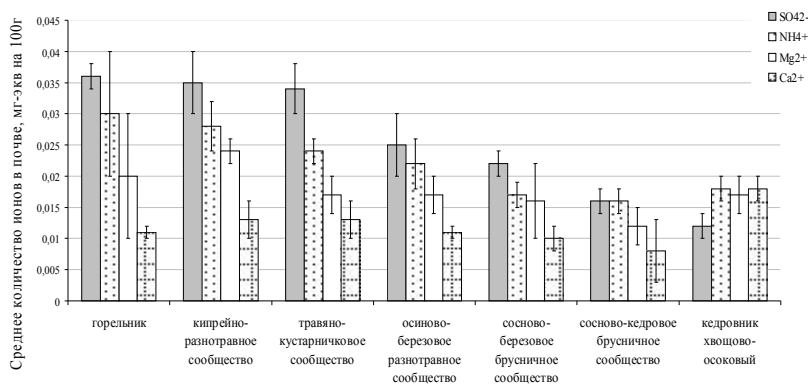
**Рис. 9. Содержание зольных элементов и органических соединений в опаде, подстилке и в верхнем слое почвы на разных стадиях пирогенной сукцессии: а — зольные элементы, б — органические соединения**

Нами выявлено, что в процессе восстановления леса после пожара содержание органики в опаде увеличивается от  $5 \pm 0,8\%$  до  $38 \pm 1,9\%$ , что связано со слабой минерализацией опада на поздних стадиях пирогенной сукцессии. В подстилке количество органики варьировало от  $8 \pm 2\%$  в кипрейно-разнотравном сообществе до  $26 \pm 3,4\%$  в кедровнике хвощово-осоковом. Минимальное содержание органики в почве  $1 \pm 0,4\%$  было в кипрейно-разнотравном сообществе, которое увеличивалось в процессе пирогенной сукцессии и составляло  $9 \pm 1,7\%$  в кедровнике хвощово-осоковом.

Показано, что на поздних этапах восстановления леса после пожара сокращается количество химических элементов в опаде, подстилке и почве, но повышается количество органики.

Минеральные элементы являются необходимым фактором жизнедеятельности растений лесных сообществ. Количественное и качественное содержание минеральных элементов в почве в процессе пирогенной сукцессии изменяется (Васенев, 2003; Машиновских, 2003; Предеина, 2006; Хазиев, 2011).

Максимальное содержание отдельных химических элементов в почве было в горельнике, кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах. Наименьшие показатели выявлены в сосново-кедровом брусничном сообществе и кедровнике хвощово-осоковом (рис. 10).



**Рис. 10. Динамика содержания химических элементов в почве в процессе пирогенной сукцессии**

На исследуемых участках, находящихся на разных стадиях пирогенной сукцессии, не выявлено наличие Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>. Это подтверждает анализ pH водной вытяжки.

На первых стадиях послепожарного возобновления преобладают сульфат-ионы (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) и азот в виде катионов (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>). Содержание (Ca<sup>2+</sup>) и (Mg<sup>2+</sup>) в почве значительно ниже, на поздних этапах сукцессии их содержание увеличивается. Сульфат-ионов (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) и аммиачного азота (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) становится меньше (Приложение 10).

После пожара происходит обогащение почвы химическими элементами, которые на первых этапах сукцессии способствуют

бурному росту пионерных видов растений и обуславливают кислую реакцию почвы (Лукина и др., 2008).

На поздних этапах пирогенной сукцессии количество минеральных элементов, за исключением кальция, снижалось.

Различные виды растений отличаются по потребности в минеральных элементах. Известно, что лиственные породы деревьев потребляют больше азота, чем хвойные (Полевой, 1978).

Увеличение содержания кальция и магния в почве на последних этапах пирогенной сукцессии благотворно сказывается на лесовозобновительных процессах, так как кальций участвует в синтезе хлорофилла, особенно он важен для березы. Магний необходим для построения хлорофилла, синтеза нуклеиновых кислот, его недостаток приводит к хлорозу листьев и хвои (Кузнецов, Дмитриева, 2005).

В результате пожаров почвы интенсивно обогащаются минеральными веществами на первых этапах пирогенной сукцессии. В процессе послепожарного возобновления содержание элементов минерального питания снижается. Это связано с тем, что большая часть элементов минерального питания локализуется на заключительных этапах послепожарного возобновления в живом напочвенном покрове, скорость разложения подстилки и опада низкая (Корчагин, 1954; Карпачевский, 2005).

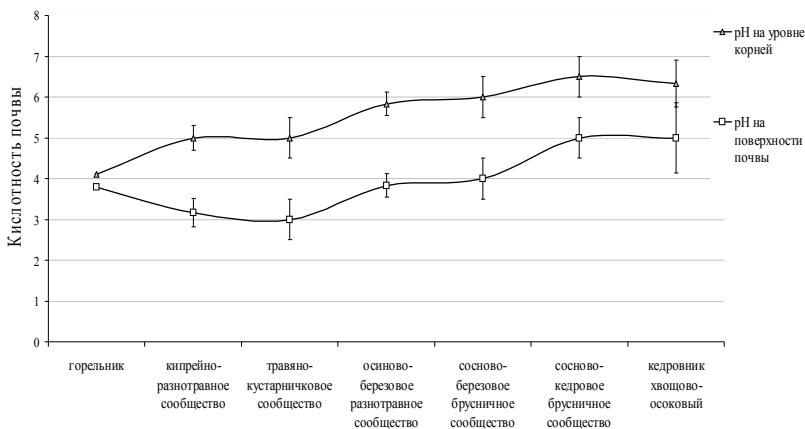
Кислотность почвенного раствора является важным экологическим фактором, определяющим рост и развитие растений и микроорганизмов в почве, особенности разложения органических соединений (Прокопьев, 2001; Добровольский, Никитин, 2006; Лукина и др., 2008).

Показано, что кислотность лесных почв колеблется в пределах от 3 до 8 (Шенников, 1964; Луганский и др., 1996; Малиновских, 2003).

Выявлено, что кислотность почвенного раствора изменяется от кислой до слабокислой среды в процессе лесовосстановления. На поверхности наиболее кислыми были почвы в горельнике —  $3,8 \pm 0,023$ , кипрейно-разнотравном сообществе —  $3,16 \pm 0,35$  и травяно-кустарничковом сообществе —  $3 \pm 0,5$  (рис. 11).

В кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах кислотность почвенного раствора на поверхности была самой высокой по сравнению с другими экспериментальными площадками. В осиново-березовом разнотравном и сосново-березовом

брусничном сообществе кислотность почвенного раствора снижается, на поверхности почвы она составляла  $3,8 \pm 0,3$ — $4 \pm 0,5$  соответственно. В сосново-кедровом брусничном сообществе и кедровнике хвощово-осоковом кислотность почвенного раствора была равна  $5 \pm 0,5$  и  $5 \pm 0,86$  соответственно (Приложение II).



**Рис. II. Изменение кислотности почвы в процессе послепожарного возобновления леса**

Полученная нами динамика изменения кислотности на поверхности почвы показывает, что на первых стадиях пирогенной сукцессии преобладают сильнокислые почвы, на последних этапах — кислые.

Известно, что на первых этапах пирогенной сукцессии поселяются растения и почвенные организмы, приспособленные к повышенным значениям pH. Повышенная кислотность почвы на первых стадиях угнетает рост азотфиксирующих бактерий. В процессе лесовозобновления происходит смена и увеличение количества видов растений и микроорганизмов, приспособленных к слабокислой почвенной среде, наблюдается снижение кислотности почв от первых стадий к последующим (Работнов, 1992; Луганский и др., 1996; Прокопьев, 2001; Малиновских, 2003).

Изменение кислотности почвенного раствора на уровне корней растений во всех изученных лесных сообществах имело такую же тенденцию, что и на поверхности почвы. Максимальные показатели кислотности почвы отмечены в горельнике —  $4,1 \pm 0,02$ .

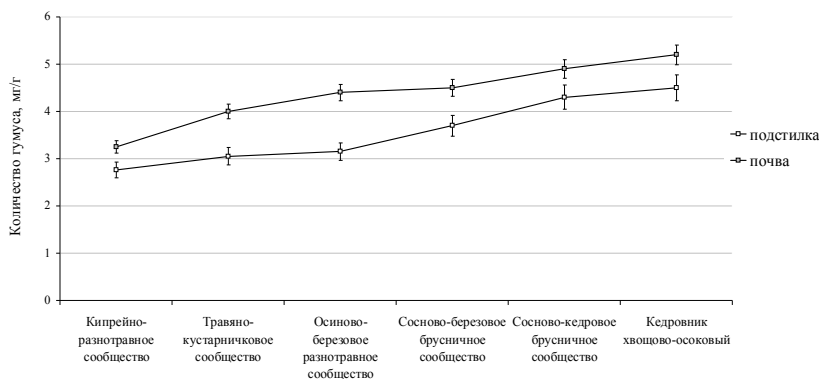
В кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах почвы кислые —  $5 \pm 0,3$  и  $5 \pm 0,5$  соответственно. На последующих участках пирогенной сукцессии наблюдается снижение кислотности до  $6,33 \pm 0,6$ — $6,5 \pm 0,5$ , почвы становятся слабокислыми (*Приложение 11*).

Показано, что при разложении опада на поздних стадиях пирогенной сукцессии образуется много кислот, в частности, фульвокислоты (Работнов, 1992; Никонов и др., 2004).

При разложении гуминовых кислот образуются ценные для живых организмов продукты, их органоминеральные комплексы представляют собой легко усваиваемую форму (Лукина и др., 2008).

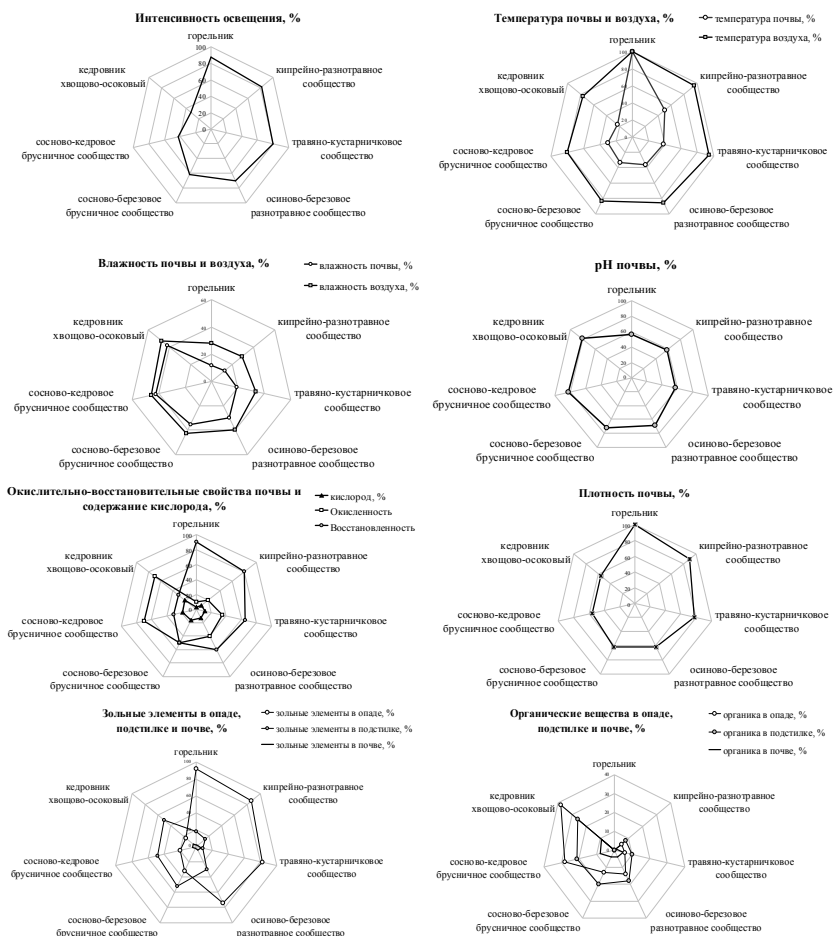
Оптимальным для развития живых организмов считается  $pH = 6,5$  — слабокислая реакция почвы. Такое значение  $pH$  благоприятно для развития почвенных микроорганизмов, обогащения почвы азотом. Темнохвойные породы деревьев тяготеют к кислым и слабокислым почвам, светлохвойные и лиственные породы деревьев предпочитают слабокислые и нейтральные почвы (Поликарпов, 1978; Мишустин, Емцев, 1978; Тарабукина, Савинов, 1990; Звягинцев и др., 2005; Предеина, 2006).

Полученные результаты позволяют сделать заключение о том, что в условиях Среднего Приобья в процессе пирогенной сукцессии леса на первых этапах преобладают сильнокислые почвы, на последующих стадиях кислотность почв снижается до кислой и слабокислой.



**Рис. 12.** Изменение количества гумуса в верхнем слое почвы и подстилке в процессе пирогенной сукцессии леса

В процессе лесовосстановления содержание гумуса в верхнем слое почвы и подстилке увеличивается. В почве его содержание было выше и изменялось от  $3,25 \pm 0,1$  мг/г до  $5,2 \pm 0,18$  мг/г от первых этапов сукцессии к последующим. В подстилке кипрейно-разнотравного сообщества количество гумуса составляло  $2,76 \pm 0,096$  мг/г, в сосново-кедровом брусничном —  $4,3 \pm 0,2$  мг/г, в кедровнике хвощово-осоковом —  $4,52 \pm 0,21$  мг/г (рис. 12).



**Рис. 13. Изменение абиотических факторов в сообществах в процессе пирогенной сукцессии**



Известно, что в подзолистых почвах при разложении листьев, хвои, древесных стволов и другого образуется кислый слабо окрашенный и растворимый в воде перегной, содержащий в большом количестве гемицеллюлозы и фульвокислоты. Гуминовых кислот здесь образуется мало. Кислый, бесцветный, растворимый в воде перегной вымывается в нижние слои почвы (Качинский, 1975).

Возможно, низкое содержание гумуса в исследуемых почвах и подстилке связано с их вымыванием в нижние слои почвы и низкой скоростью разложения опада и подстилки. Динамика накопления гумуса в верхних слоях почв и подстилке связана с комплексом экологических факторов, которые определяют ферментный состав и видовое разнообразие организмов, участвующих в разрушении труднодоступных растительных полимеров, прежде всего — целлюлозы (Никонов и др., 2004).

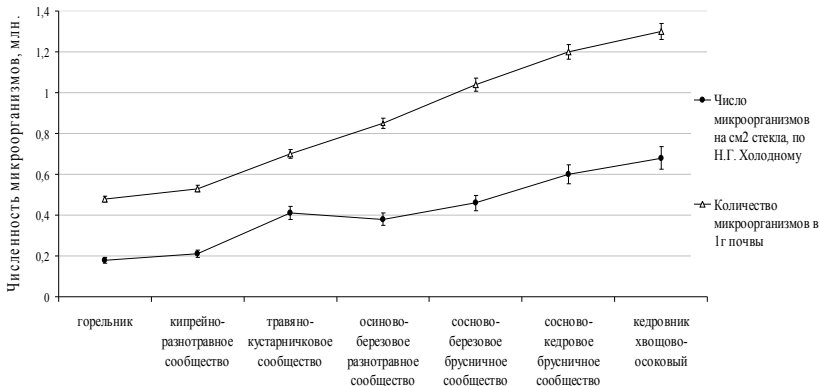
Обобщающая схема по динамике абиотических факторов в процессе лесовосстановления после пожара представлена на рисунке 13.

#### **4.3. Численность и функциональная активность микроорганизмов и грибов в почве**

Развитие микроорганизмов в почве зависит от множества экологических факторов, наиболее значимыми являются кислотность почвы, степень аэрации, температура и влажность почвы. Разные микроорганизмы неодинаково реагируют на изменения абиотических факторов среды (Ryan, Low, 2005; Лукина и др., 2008).

Исследования по изучению численности микроорганизмов методом обрастания стекол по Н.Г.Холодному выявили особенности плотности и распределения микроорганизмов в их природной ассоциации.

В почве горельника кипрейно-разнотравного сообщества количество микроорганизмов было ниже, чем на последующих этапах. В горельнике оно составляло  $0,18 \pm 0,01$  млн/см<sup>2</sup>, в кипрейно-разнотравном сообществе —  $0,21 \pm 0,04$  млн/см<sup>2</sup> (Приложение 12). В травяно-кустарничковом сообществе наблюдалось резкое увеличение численности до  $0,41 \pm 0,05$  млн/см<sup>2</sup>, в осиново-березовом разнотравном сообществе плотность микроорганизмов снижалась и составляла  $0,38 \pm 0,02$  млн/см<sup>2</sup> (рис. 14).



**Рис. 14. Изменение численности микроорганизмов в почвах (метод обрастания стекол по Н.Г.Холодному и посев на твердую питательную среду МПА)**

Осиново-березовое брусничное, сосново-кедровое брусничное сообщества и кедровник хвощово-осоковый имели наибольшую численность микроорганизмов по сравнению с начальными этапами послепожарного возобновления.

Такая динамика микроорганизмов в почве в процессе пирогенной сукцессии, вероятно, связана с частичной нейтрализацией почвенных растворов, поступлением в почву различных видов органического вещества, которое служит субстратом для деятельности микроорганизмов, повышением содержания кислорода и воды.

Изучение численности микроорганизмов методом посева почвенной суспензии на твердую питательную среду (МПА) выявило идентичную закономерность (рис. 14).

В горельнике отмечено самое низкое количество микроорганизмов —  $0,48 \pm 0,08$  млн/г почвы. Максимальная численность микроорганизмов была в почвах кедровника хвощово-осокового  $1,3 \pm 0,3$  млн/г почвы. Второе место по численности микроорганизмов имели почвы сосново-кедрового брусничного сообщества —  $1,2 \pm 0,2$  млн/г почвы (Приложение 12). Можно предположить, что процессы минерализации органики на данных участках с участием микроорганизмов идут значительно быстрее, чем на других.

Известно, что микроорганизмы очень чувствительны к подкислению почвенного раствора. Значения кислотности почвенного

раствора меняются в процессе лесовозобновления (Нетрусов и др., 2004; Голубцова, 2007).

А.И.Нетрусовым и др. (2004) показано, что многие микроорганизмы способны расти и развиваться при рН близкой к 7, а некоторые предпочитают слабокислую среду.

Снижение кислотности почвенного раствора к концу пирогенной сукцессии на изученных участках приводит к увеличению количества микроорганизмов, что подтверждают литературные данные.

Значительное влияние на количество микроорганизмов в почве и их видовое разнообразие оказывает аэрация, температура, наличие воды в почвенном субстрате (Нетрусов и др., 2004).

Мы считаем, что увеличение численности микроорганизмов в процессе пирогенной сукцессии связано с улучшением комплекса факторов среды и обогащением почвы органикой.

Численность грибов в почве исследуемых участков была максимальна на последних стадиях пирогенной сукцессии.

Наибольшее число колоний грибов выявлено в сосново-кедровом брусничном сообществе на глубине от 10—15 см и составляло  $96 \pm 3,8\%$ .

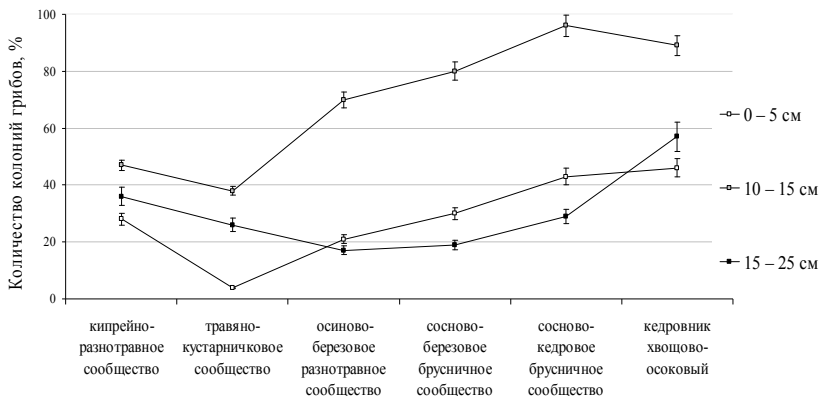
Наименьшая численность колоний грибов обнаружена в травяно-кустарничковом сообществе на глубине 0—5 см —  $4 \pm 1,1\%$ .

На глубине 1—25 см число колоний грибов варьировало от  $17 \pm 1,7\%$  в осиново-березовом разнотравном сообществе до  $57 \pm 8,3\%$  в кедровнике хвощово-осоковом (рис. 15).

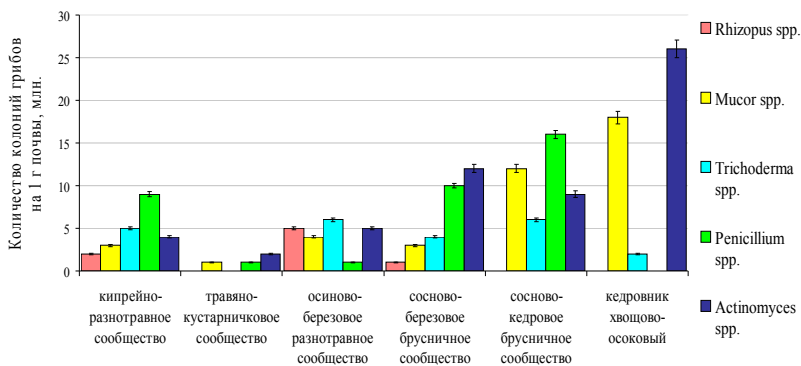
На глубине 0—5 см максимальное количество колоний грибов выявлено в кедровнике хвощово-осоковом. На первых этапах пирогенной сукцессии в почве на глубине 0—5 см наблюдалось низкое количество колоний грибов. На последующих стадиях количество колоний грибов увеличивалось (рис. 16).

Родовое разнообразие грибов в кипрейно-разнотравном, травяно-кустарничковом, осиново-березовом разнотравном сообществах превосходило остальные сообщества послепожарного возобновления.

В кипрейно-разнотравном сообществе были выявлены представители родов грибов: *Rhizopus*, *Mucor*, *Penicillium*, *Trichoderma*. Большую численность имели грибы рода *Penicillium* —  $9 \pm 0,7$  млн/г почвы. В процессе лесовозобновления численность данных грибов увеличивалась до  $16 \pm 0,9$  млн/г почвы.



**Рис. 15.** Изменение численности грибов на разной глубине почвы в процессе послепожарного возобновления сообществ

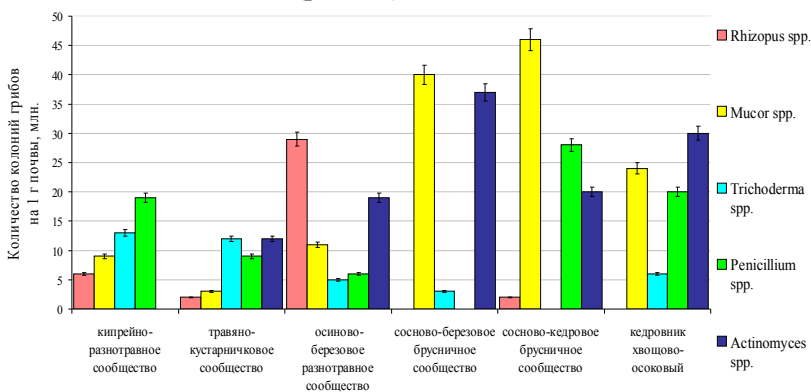


**Рис. 16.** Распределение численности доминирующих колоний грибов в почве на глубине 0—5 см в процессе пирогенной сукцессии

Достаточно хорошо представлены *Actinomyces*, особенно высокая их численность выявлена в кедровнике хвощово-осоковом —  $26 \pm 1,04$  млн/г почвы. Второе место занимали грибы из рода *Mucor* —  $18 \pm 0,7$  млн/г почвы. Численность грибов из рода *Trichoderma* составляла  $2 \pm 0,08$  млн/г почвы.

С увеличением глубины почвы до 10—15 см количество колоний грибов в растительных сообществах на разных этапах послепожарного возобновления увеличивалось. Например, число колоний рода *Mucor* преобладало в сосново-березовом брусничном

и сосново-кедровом брусничном сообществах —  $40 \pm 1,6$  и  $46 \pm 1,8$  млн/г почвы соответственно. В остальных сообществах их численность была ниже (рис. 17).

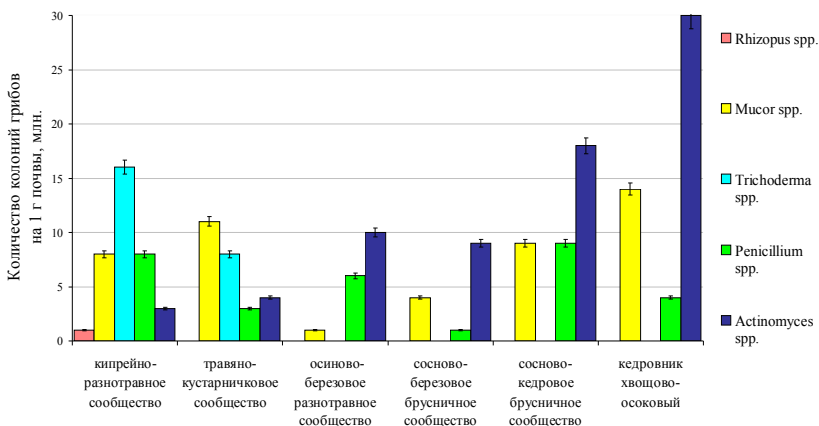


**Рис. 17. Распределение численности доминирующих колоний грибов в почве на глубине 10—15 см в процессе пирогенной сукцессии**

На данной глубине выявлено наибольшее видовое разнообразие и численность колоний грибов по сравнению с другими изученными слоями почвы. Возможно, это связано с тем, что на данной глубине располагается основная часть корней растений, образуя слой почвы, в котором абиотические условия и накопленная органика благоприятствуют развитию грибов и *Actinomyces* (Ремезов, Погребняк, 1965; Пильщикова, 2004).

На первых этапах послепожарного возобновления в достаточном количестве отмечено присутствие грибов рода *Rhizopus*, особенно в осиново-березовом разнотравном сообществе —  $29 \pm 1,1$  млн/г почвы. В процессе пирогенной сукцессии количество их снижалось до  $2 \pm 0,08$  млн/г почвы. На поздних стадиях пирогенной сукцессии в почве преобладали грибы родов *Mucor* —  $46 \pm 1,8$  млн/г почвы, *Penicillium* —  $28 \pm 1,1$  млн/г почвы и прокариотные мицелиальные микроорганизмы *Actinomyces* —  $37 \pm 1,4$  млн/г почвы.

Число колоний грибов в почве на глубине 15—25 см снижалось (рис. 18).



**Рис. 18.** Численность доминирующих колоний грибов в почве на глубине 15—25 см в процессе пирогенной сукцессии

Максимальная численность грибов в среднем горизонте почв на изучаемых участках в первую очередь связана с большим содержанием органического вещества в этом слое почвы. С глубиной количество грибных колоний уменьшается. Мы предполагаем, что это зависит от ее высокой влажности и низкой кислотности. *Actinomyces* присутствовали во всех изучаемых сообществах. В процессе пирогенной сукцессии количество их увеличивалось. На последних стадиях послепожарного возобновления они преобладали, их численность составляла  $30 \pm 1,2$  млн/г почвы. На первых — грибы из рода *Trichoderma* —  $16 \pm 0,6$  млн/г почвы. Численность грибов родов *Penicillium* и *Mucor* было примерно одинаковым на всех участках. Представители рода *Rhizopus* в количестве  $1 \pm 0,04$  млн/г почвы были выявлены только в кипрейно-разнотравном сообществе.

*Actinomyces* хорошо растут и развиваются в нейтральных и слабощелочных почвах, но встречаются и кислотолюбивые виды, которые хорошо растут в почвах, имеющих кислотность 5,5—6. Виды грибов кислых и щелочных почв различаются, хотя ряд видов может присутствовать в почвах с различной кислотностью (Егорov, 1976).

В изучаемых сообществах, как отмечено ранее, кислотность почвы варьировала от сильнокислой (3—4) до слабокислой (5—

6,3—6,5). Возможно, появление большого количества *Actinomyces* на последних стадиях пирогенной сукцессии связано с уменьшением кислотности почвенной среды.

Полученные нами результаты позволяют сделать заключение о том, что в процессе пирогенной сукцессии в среднетаежной подзоне Западной Сибири максимальное количество и родовое разнообразие грибов сосредоточено на глубине почвы 10—15 см, в зоне максимального расположения корневой системы растений. На первых этапах послепожарного возобновления преобладают *Rhizopus*, *Mucor* и *Trichoderma*. На последних стадиях доминируют *Actinomyces*, принимающие участие в разложении сложных субстратов (целлюлоза и лигнин). Актиномицеты обеспечивают возврат питательных элементов в окружающую среду из труднодоступных органических соединений фосфора и неорганических фосфатов (Егоров, 1976; Работнов, 1992; Звягинцев и др., 2005; Федорец, 2006; Зимоглядова и др., 2007).

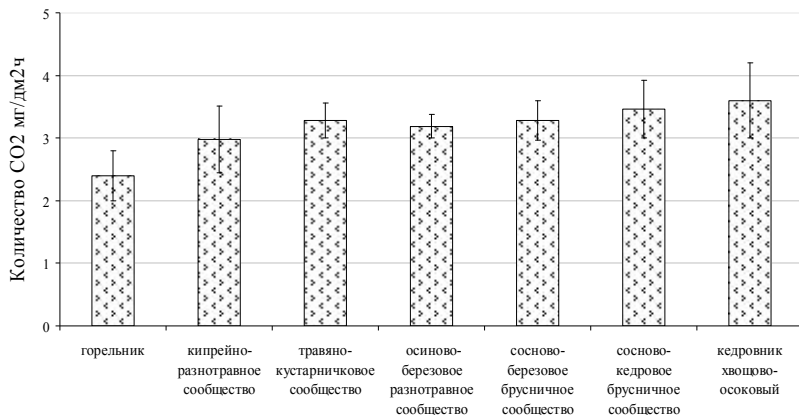
Изучение численности грибов и микроорганизмов в почвах сообществ, находящихся на различных этапах послепожарного возобновления, показало, что на первых этапах преобладают микроорганизмы, на последующих — грибы. Таким образом, в изученных лесных сообществах основным деструктором органического вещества в почвах являются грибы.

Почва является средой обитания разнообразных живых организмов: микроорганизмов, грибов, животных, водорослей, корневой системы, которые в процессе своей жизнедеятельности осуществляют процессы дыхания. Интенсивность газообмена биологического компонента характеризует интенсивность дыхания почвы (Звягинцев и др., 2005; Наумов, 2009; Сморгалов, Воробейчик, 2011). Интенсивность дыхания почв может достигать 7,5 кг/га в час, в очень загрязненных — 0,0096 кг/га в час (Луганский и др., 1996; Добровольский и др., 1998).

Скорость выделения углекислого газа на изученных участках увеличивалась в процессе пирогенной сукцессии и была минимальной на территории горельника —  $2,4 \pm 0,4$  мг/дм<sup>2</sup>ч и в кпрейно-разнотравном сообществе —  $2,98 \pm 0,53$  мг/дм<sup>2</sup>ч (Приложение 13).

В травяно-кустарничковом и сосново-березовом брусничном сообществах интенсивность дыхания почвы составляла

3,28±0,28 мг/дм<sup>2</sup>ч и 3,19±0,19 мг/дм<sup>2</sup>ч соответственно. Максимальная интенсивность дыхания почвы была в сосново-кедровом брусничном сообществе — 3,46±0,46 мг/дм<sup>2</sup>ч и кедровнике хвощово-осоковом — 3,6±0,6 мг/дм<sup>2</sup>ч (рис. 19).



**Рис. 19.** Изменение интенсивности дыхания почвы в лесных сообществах, находящихся на разных этапах пирогенной сукцессии, на глубине 10–20 см

Увеличение интенсивности дыхания почвенной микробиоты в процессе пирогенной сукцессии мы связываем с увеличением кислорода в почве, снижением ее кислотности, плотности и общим улучшением эдафических факторов (Иванова, Голубцова, 2010; Голубцова, 2012).

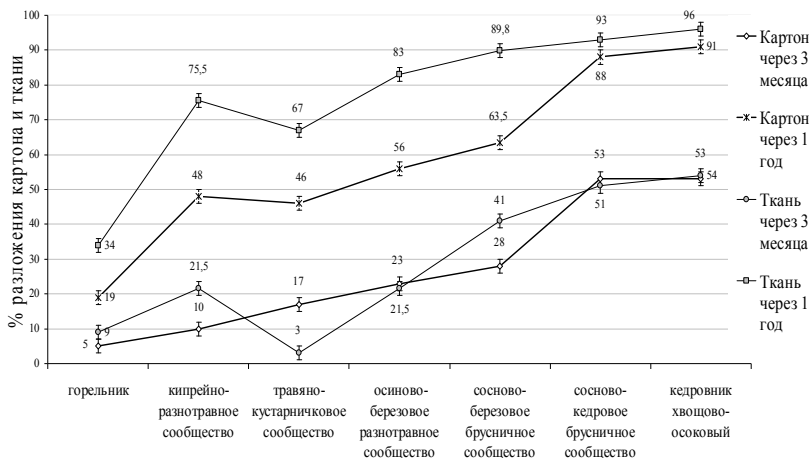
Важным фактором функционирования лесных экосистем является целлюлозоразлагающая активность микроорганизмов и грибов в почве (Добровольский и др., 2003; Нетрусов и др., 2004; Безкорвайная и др., 2005).

Целлюлозоразлагающая активность почвы в процессе пирогенной сукцессии увеличивалась к последним этапам. Общие закономерности динамики разложения картона и ткани за разное время экспозиций (3 месяца и 1 год) на экспериментальных участках отражены на рисунке 20.

Максимальной скоростью разложения ткани и картона была на последних этапах послепожарного возобновления. Разложение ткани шло интенсивнее, чем картона. В горельнике потеря веса ткани составила 0,04±0,02 г, в кипрейно-разнотравном сообществе —



0,35±0,02 г, в травяно-кустарничковом — 0,22±0,01 г, на последних этапах: в сосново-кедровом брусничном — 0,49±0,03 г, в кедровнике хвощово-осоковом — 0,52±0,03 г (Приложение 14). На других участках потеря веса ткани имела средние значения. Таким образом, на последних этапах пирогенной сукцессии скорость ее разложения была более интенсивной.



**Рис. 20. Динамика разложения картона и ткани за разное время экспозиций на экспериментальных участках**

Известно, что в почве всегда присутствует пул разнообразных микроорганизмов, активность которых значительно повышается с появлением в почве субстрата, который они разлагают, в данном случае клетчатки (Работнов, 1992; Добровольский и др., 2003; Нетрусов и др., 2004).

После экспозиции в горельнике вес картона снизился на 0,32±0,02 г. В кипрейно-разнотравном сообществе потеря его веса составила 0,45±0,03 г, в травяно-кустарничковом сообществе — 0,47±0,03 г, на последних этапах — в сосново-кедровом брусничном сообществе — 1,08±0,07 г, в кедровнике хвощово-осоковом — 1,09±0,07 г. На остальных участках снижение веса картона имело средние значения (Приложение 14).

Высокая микробиологическая деятельность по разложению клетчатки на последних этапах обусловлена изменением качества и количества опада и подстилки в процессе лесовосстановления,

а также изменением комплекса абиотических факторов (Работнов, 1992; Луганский и др., 1996; Добровольский и др., 2003).

Полученные нами результаты позволяют говорить о том, что на последних этапах послепожарного возобновления наблюдается увеличение целлюлозоразлагающей активности почв.

Наибольшая скорость разложения ткани и картона наблюдалась через год, особенно на последних этапах сукцессии. Деструкция картона и ткани за время экспозиций имела единую закономерность: увеличивалась от первых этапов пирогенной сукцессии к последним.

Минимальные значения разложение картона за три месяца были отмечены в горельнике, здесь картон разложился на  $5 \pm 0,5\%$  от первоначального веса. В кипрейно-разнотравном сообществе потеря веса картона составила  $10 \pm 0,5\%$ , в травяно-кустарничковом —  $17 \pm 0,4\%$ . В осиново-березовом разнотравном и сосново-березовом брусничном сообществах вес картона уменьшился примерно одинаково —  $23 \pm 0,5$  и  $28 \pm 0,6\%$  соответственно. Наибольшее разложение картона за три месяца экспозиции было отмечено в сосново-кедровом брусничном сообществе и кедровнике хвощово-осоковом —  $53 \pm 0,7\%$ .

Максимально картон разложился после года экспозиции. Разложение картона было минимальным в горельнике, потеря веса произошла на  $19 \pm 0,8\%$ , в кипрейно-разнотравном сообществе выявлено резкое увеличение деструкции, картон разложился на  $48 \pm 0,2\%$ . На последнем этапе послепожарного возобновления в кедровнике хвощово-осоковом разложение картона составляло  $91 \pm 0,4\%$  и было максимальным.

Целлюлозоразлагающая активность микроорганизмов почвы при разложении хлопчатобумажной ткани варьировала от  $3 \pm 0,1\%$  (травяно-кустарничковое сообщество) до  $54 \pm 0,2\%$  (кедровник хвощово-осоковый).

На начальном этапе пирогенной сукцессии в горельнике потеря веса ткани за три месяца составила  $9 \pm 0,5\%$ , в кипрейно-разнотравном и осиново-березовом разнотравном сообществах ткань разложилась на  $21,5 \pm 0,6\%$ , в сосново-березовом брусничном — на  $41 \pm 0,5\%$ . Целлюлозоразлагающая активность почв в сосново-кедровом брусничном сообществе и кедровнике хвощово-осоковом имела примерно одинаковый процент разложения —  $51 \pm 0,3\%$  и  $54 \pm 0,2\%$  соответственно.

Наиболее интенсивное разложение ткани произошло за год экспозиции, скорость экспозиции росла от первых этапов пирогенной сукцессии к последним. Наименьшие показатели разложения ткани были в горельнике и травяно-кустарничковом сообществе, здесь потеря веса ткани составила  $34 \pm 0,6\%$  и  $67 \pm 0,8\%$ . Максимальное разложение ткани отмечено в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $93 \pm 0,5\%$  и кедровнике хвощово-осоковом —  $96 \pm 0,5\%$ .

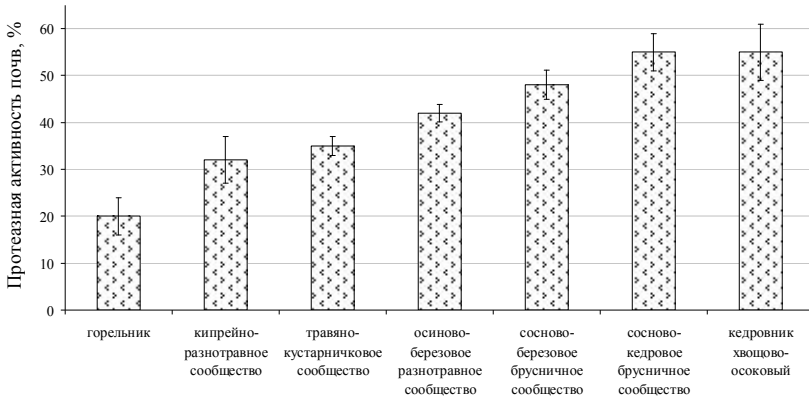
По данным многих исследователей (Работнов, 1992; Добровольский и др., 2003; Нетрусов и др., 2004; Безкоровая и др., 2005), процесс разложения органического вещества в почве и наличие микроорганизмов в ней зависит от географического расположения лесных сообществ, влажности, температуры почвы и воздуха, кислотности почвы, окислительно-восстановительного потенциала и других параметров абиотических факторов.

Нами выявлено, что интенсивность освещения, температура почвы и воздуха, плотность почвы снижаются в процессе пирогенной сукцессии; влажность воздуха и почвы, содержание кислорода в почве, толщина опада и подстилки увеличиваются. Кислотность почвенного раствора меняется от сильнокислой до слабокислой (Голубцова, 2007; Иванова, Голубцова, 2010). Мы связываем активацию интенсивности разложения целлюлозы с увеличением количества разлагаемого субстрата и улучшением совокупности факторов среды.

Деятельность почвенных микроорганизмов обуславливает интенсивность протеазной активности почвы и является показателем биологического состояния почвы, ее плодородия. От плодородия почвы зависит интенсивность динамики пирогенной сукцессии (Луганский и др., 1996; Нетрусов и др., 2004).

На разных стадиях послепожарного восстановления протеазная активность почвы была неодинаковой и увеличивалась от начальных этапов к последующим (рис. 21).

В горельнике протеазная активность почв составляла  $20 \pm 4\%$  и была минимальной, в кипрейно-разнотравном сообществе —  $32 \pm 5\%$ , в осиново-березовом разнотравном —  $42 \pm 1,9\%$ . Самая высокая протеазная активность почвы —  $55 \pm 6\%$  — наблюдалась на поздних стадиях пирогенной сукцессии в сосново-кедровом брусничном сообществе и кедровнике хвощово-осоковом.



**Рис. 21. Динамика протеазной активности почвы в лесных сообществах, находящихся на разных этапах пирогенной сукцессии**

В целом увеличение протеазной активности почвы в процессе пирогенной сукцессии составило 35%. Такую тенденцию увеличения протеазной активности мы связываем с улучшением почвенных условий для деятельности микроорганизмов и с увеличением их численности от первых этапов пирогенной сукцессии к последним.

Показано увеличение количества микроорганизмов в почве в процессе послепожарного возобновления. На поздних этапах пирогенной сукцессии растёт роль грибов в разложении органики. В процессе послепожарного возобновления леса увеличивается целлюлозоразлагающая, протеазная активность почвы и интенсивность дыхания.

Изучение корреляции между численностью микроорганизмов, грибов и абиотическими факторами почвы показало, что развитие микроорганизмов зависит от многих экологических факторов, наиболее значимыми являются содержание минеральных веществ, температура почвы и воздуха, содержание кислорода в почве, толщина подстилки, влажность и плотность почвы (табл. 2).

В процессе пирогенной сукцессии увеличивается корреляция между численностью микроорганизмов, грибов и кислотностью почвы.

Таблица 2

**Средние значения коэффициентов корреляции между численностью микроорганизмов, грибов и абиотическими факторами среды в изученных сообществах**

Сообщества	ЧМ и Г/содерж. мин. в-в	ЧМ и Г/ТП	ЧМ и Г/ТВ	ЧМ и Г/рН П	ЧМ и Г/содерж. О <sub>2</sub> в П	ЧМ и Г/толщ. подстилки	ЧМ и Г/ВП	ЧМ и Г/ВВ	ЧМ и Г/О	ЧМ и Г/ПП
Горельник	<b>-0,98</b>	<b>-0,96</b>	<b>0,90</b>	<b>0,89</b>	<b>0,95</b>	<b>0,94</b>	<b>0,90</b>	0,69	0,77	<b>0,86</b>
Кипрейно-разнотравное	<b>0,97</b>	<b>-0,84</b>	<b>-0,86</b>	<b>0,95</b>	<b>0,93</b>	<b>0,87</b>	<b>0,90</b>	0,67	<b>0,76</b>	<b>0,90</b>
Травяно-кустарничковое	<b>0,91</b>	<b>-0,87</b>	-0,50	<b>0,99</b>	<b>0,95</b>	<b>0,89</b>	<b>0,96</b>	0,58	<b>0,75</b>	<b>0,97</b>
Осиново-березовое разнотравное	<b>0,91</b>	<b>-0,79</b>	<b>-0,83</b>	<b>0,98</b>	<b>0,94</b>	0,71	<b>0,92</b>	0,50	0,69	<b>0,91</b>
Сосново-березовое брусничное	<b>0,89</b>	<b>-0,80</b>	<b>-0,85</b>	<b>0,98</b>	<b>0,92</b>	<b>0,91</b>	<b>0,93</b>	0,48	0,69	<b>0,91</b>
Сосново-кедровое брусничное	<b>0,86</b>	-0,72	<b>-0,85</b>	<b>0,98</b>	<b>0,94</b>	<b>0,95</b>	<b>0,94</b>	0,43	0,49	<b>0,93</b>
Кедровник хвощово-осоковый	<b>-0,86</b>	<b>-0,80</b>	<b>-0,79</b>	<b>0,98</b>	<b>0,95</b>	<b>0,97</b>	<b>0,95</b>	0,44	0,48	<b>0,95</b>

*Условные обозначения:* ЧМ и Г — численность микроорганизмов и грибов; содерж. мин. в-в — содержание минеральных веществ; ТП — температура почвы; ТВ — температура воздуха; рН П — кислотность почвы; содерж. О<sub>2</sub> в П — содержание кислорода в почве; ВП — влажность почвы; ВВ — влажность воздуха; О — освещенность; ПП — плотность почвы.

Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

Значительное влияние на количество микроорганизмов в почве оказывает аэрация. Существует множество аэробных микроорганизмов, нуждающихся в молекулярном кислороде, и напротив, есть микроорганизмы, развивающиеся в анаэробной среде (Работнов, 1992; Луганский и др., 1996).

Как было отмечено ранее, содержание кислорода в почвах лесных сообществ, находящихся на разных этапах послепожарного возобновления, увеличивается от первых к последним стадиям за счет снижения плотности почвы. Поэтому на начальных этапах пирогенной сукцессии преобладают анаэробные микроорганизмы, на последних — аэробные.

Таким образом, полученные нами результаты позволяют сделать вывод о том, что благоприятный рост и развитие микроорганизмов и грибов на каждом этапе зависит от комплекса экологических факторов, и оно возможно только в определенных пределах для каждого из них. Причем численность грибов в почве на исследуемых участках была максимальной на поздних стадиях пирогенной сукцессии, микроорганизмы преобладали на первых стадиях пирогенной сукцессии.

## 5. Функциональные особенности травянистых растений в сообществах на разных стадиях пирогенной сукцессии

### 5.1. Особенности видового состава и проективного покрытия изученных сообществ

Сменяемость во времени одних фитоценозов другими — одно из важнейших свойств растительного покрова. В ходе смен сукцессионных стадий меняются функциональные особенности растений и их биопродуктивность, определяющие жизненную стратегию растений.

Смена пород, возникающая в результате пожаров кедровых лесов и последующих послепожарных сукцессий на территории Западной Сибири, является наиболее распространенной формой динамики лесообразовательного процесса.

Результаты проведенных исследований по изучению видового состава, проективного покрытия травянистых растений в изученных сообществах представлены в таблице 3.

В кипрейно-разнотравном сообществе на начальном этапе произрастало 3 вида трав: иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), вейник тупокословый (*Calamagrostis obtusata*). На более поздних этапах доминировал клевер ползучий (*Trifolium repens*). Растения распределены по площади равномерно, проективное покрытие составляло от 65 до 70% — в 2007 г., 75—80% — в 2008 г., 90—95% — в 2009 г., высота трав от 20 до 70 см (табл. 3).

В травяно-кустарничковом сообществе появляется багульник болотный (*Ledum palustre*). Количество иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*) уменьшается, происходит увеличение вейника наземного и тупокослового. В целом проективное покрытие травянистых растений и количество кустарников увеличивается от 35—40% в 2007 г. до 65% в 2009 г.

На стадии осиново-березового разнотравного сообщества в древесно-кустарничковом ярусе присутствовало 7 видов деревьев, кустарников и трав. Осина и береза являлись доминантами, они занимали ведущее положение в сообществе. В ходе сукцессии

происходят изменения в направлении увеличения сомкнутости растительности, в связи с этим меняется фитоклимат: возрастает затенение почвенного горизонта, изменяется тепловой режим и влажность воздуха и др. В связи с изменениями условий среды на этой стадии сукцессионного процесса происходит смена и обилие видов растений. Светолюбивые растения сменяются теневыносливыми. Лиственные породы деревьев в большей степени обогащают лесную подстилку элементами минерального питания и улучшают физические свойства почвы. Поэтому в травяно-кустарничковом ярусе этого сообщества относительно много видов лесных и болотных трав и кустарников. Травяно-кустарничковый ярус высотой в среднем от 20 см до 25—35 см, хорошо развит. Произрастающие виды растений имели проективное покрытие на начальных этапах сукцессии от 60 до 70%, на более поздних — 70—80% (табл. 3).

Таблица 3

**Проективное покрытие травянистых растений  
на разных стадиях пирогенной сукцессии**

Сообщества	Название вида	Латинское название вида	Проективное покрытие травянистых и кустарничковых видов растений, %			Общее проективное покрытие, %
			2007	2008	2009	
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	35	25	25	65—70%, 75—80%, 90—95%
	Клевер ползучий	<i>Trifolium repens</i>	15	20	30	
	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i>	10	15	10	
	Вейник тупоколосковый	<i>Calamagrostis obtusata</i>	3	5	15	
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	5	3	1	35—40%, 55%, 65%
	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i>	10	10	15	
	Вейник тупоколосковый	<i>Calamagrostis obtusata</i>	2	3	3	
	Багульник болотный	<i>Ledum palustre</i>	5	8	10	



Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i>	2	3	3	<b>60—70%, 70—80%, 70—75%</b>
	Седмичник европейский	<i>Trientalis europaea</i>	10	10	5	
	Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i>	10	10	15	
	Черника	<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	5	10	
	Багульник болотный	<i>Ledum palustre</i>	5	10	10	
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i>	5	8	4	<b>45—50%, 55—60%, 65—70%</b>
	Седмичник европейский	<i>Trientalis europaea</i>	5	5	1	
	Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i>	15	15	20	
	Черника	<i>Vaccinium myrtillus</i>	10	10	15	
	Брусника	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	10	10	15	
Сосново-кедровое черничное сообщество	Хвощ лесной	<i>Equisetum sylvaticum</i>	2	2	5	<b>30—35%, 35—28%, 25—20%</b>
	Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i>	10	5	5	
	Осока шаровидная	<i>Carex globularis</i>	2	2	5	
	Брусника	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	15	20	25	
	Черника	<i>Vaccinium myrtillus</i>	8	11	14	
Кедровник хвощово-осоковый	Хвощ лесной	<i>Equisetum sylvaticum</i>	10	15	20	<b>15—20%, 20—25%, 30%</b>
	Осока шаровидная	<i>Carex globularis</i>	10	15	15	

Распределение растений по площади в связи с особенностями микро- и нанорельефа носит пятнистый характер. На повышенных участках обильно растет черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), багульник болотный (*Ledum palustre*). На более ровных местах хорошо развит растительный покров с присутствием майника двулистного (*Maianthemum bifolium*) и седмичника европейского (*Trientalis europaea*).

На данном этапе сукцессии начинается развитие мохового покрова. Моховой покров исследуемого сообщества не сплошной, распределен пятнами. Проективное покрытие от начальных этапов к последующим увеличивается и составляет от 10—15%, 15—20%, 30—5%. Доминирующими среди мхов является кукушкин лен (*Polytrichum commune*), сфагнум Гиргезона (*Schagnum girgensohnii*), которые находятся в микропонижениях, где более влажно, также присутствуют сфагнум узколистный (*Sph. angustifolium*), сфагнум бурый (*Sph. fuscum*). В небольшом количестве присутствуют лишайники рода кладония (*Cladonia Wigg, Cladonia cornuta, Cladonia crispata*), гипогимния вздутая (*Hypogimnia*). Общее число видов всех ярусов составляет от 30 до 32.

На следующем этапе послепожарного восстановления в сосново-березовом брусничном сообществе, в древесном ярусе доминирующее положение занимает сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и береза пушистая (*Betula pubescens*), осины (*Populus tremula*) значительно меньше, участие сосны сибирской (*Pinus sibirica*) небольшое. В данном фитоценозе лесная подстилка более мощная и более кислая (рН = 4,9), плотная подстилка неблагоприятна для прорастания семян и развития многих растений, поэтому в данном фитоценозе в травяно-кустарничковом ярусе трав и кустарников всего 5 видов. Господствующими являются вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), брусника (*Vaccinium Vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*). Общее проективное покрытие травяного покрова возрастает за период исследований от 45—50% до 55—60% и 65—70% на поздних этапах сукцессии.

Мохово-лишайниковый ярус мозаично занимает разные элементы микрорельефа. Общее проективное покрытие этого яруса растет от 5—10% до 15—20%. В более влажных западинах господствует сфагнум Гиргезона (*Schagnum girgensohnii*), сфагнум узколистный (*Sph. angustifolium*), сфагнум магелланский (*Sph. magellanicum*). Широко представлены мхи: кукушкин лен (*Polytrichum commune*) и хилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), а также лишайники рода кладония (лесная, листовая, стройная, бокальчатая, шишконосная), гипогимния и пармелия (*Parmelia vagans*), гедвигия реснитчатая (*H. ciliata*). Общее число видов всех ярусов 28—30.

В сосново-кедровом черничном сообществе, в древесно-кустарниковом ярусе доминантом является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) с участием сосны сибирской (*Pinus sibirica*) и березы пушистой (*Betula pubescens*), сомкнутость древостоя — 0,5. Средняя высота деревьев составляет 12—14 м, средний диаметр стволов — 15—20 см. Древостой чистый, подрост редкий. Лесная подстилка мощная слаборазложившаяся, мощность подстилки 12—15 см, рН = 4,7. Брусника и черника господствуют в кустарничковом ярусе данного сообщества. На этом этапе мощно развит моховой покров, который затрудняет теплообмен и газообмен между почвой и надпочвенным воздухом, препятствует прорастанию семян растений, поэтому присутствующие здесь виды трав размножаются в основном вегетативным путем. Из-за неблагоприятных почвенных условий в травяно-кустарничковом ярусе присутствует всего восемь видов растений. Ярус сомкнут слабо. Господствует черника (*Vaccinium myrtillus*), много багульника болотного (*Ledum palustre*), он распределен пятнами, брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) значительно меньше.

Более разнообразен мохово-лишайниковый покров, здесь присутствует тринадцать видов мхов и лишайников, доминирует кукушкин лен (*Polytrichum commune*), небольшими пятнами есть ягельный мох, на более влажных западинах располагается сфагнум заостренный, сфагнум узколиственный (*Sph. angustifolium*), сфагнум Гиргезона (*Sph. girgensohnii*). Из лишайников господствуют лишайники рода кладония (альпийская, лесная, оленья, стройная, бокальчатая, листоватая) и рода цетрария (исландская) (табл. 1). Общее проективное покрытие яруса — 65—70%, моховой покров хорошо развит. В данном сообществе выявлено двадцать шесть видов растений.

Шестой этап послепожарного восстановления леса — кедровник хвощово-осоковый — характеризуется как зрелый, практически восстановившийся лес с сомкнутыми кронами.

Древесный ярус кедровника хвощово-осокового состоял из кедра сибирского (*Pinus sibirica*). Кустарничковый ярус отсутствовал, в травяном покрове присутствовали хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) и осока шаровидная (*Carex globularis*). Проективное покрытие травянистых растений от начальных этапов сукцессии к поздним увеличилось в два раза — от 15% до 0%.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что в процессе пирогенной сукцессии происходит смена видового разнообразия растений. Количество травянистых растений увеличивается от начального этапа ко второму, на поздних этапах разнообразие видов травянистых растений снижается, усиливается участие мхов и лишайников.

## 5.2. Площадь листьев, биопродуктивность и структура биомассы

Ассимиляционный аппарат (лист) растений обеспечивает протекание всех физиологических процессов за счет создания фотосинтезирующих ассимилятов (Мокронос, 1978; Кузнецов, Дмитриева, 2005). Различные жизненные формы и экологические группы растений отличаются по площади ассимиляционного аппарата, интенсивности фотосинтеза и накоплению органической биомассы, содержанию пигментов (Цельникер, 1978; Лархер, 1978; Усманов и др., 2001).

Показано снижение площади листьев у растений от начальных этапов сукцессии к последующим. Исключение составляли иванчай и майник двулиственный (рис. 22).

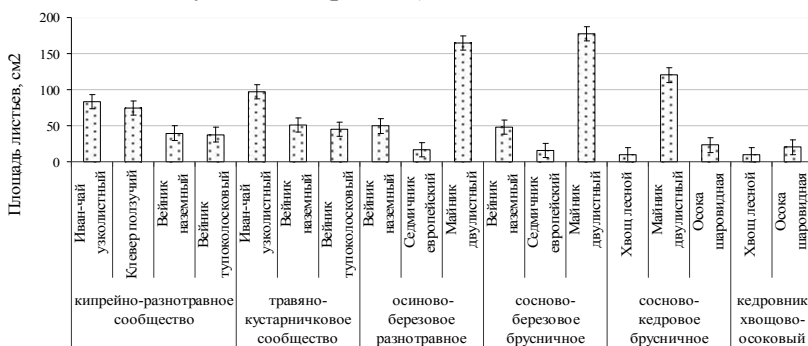


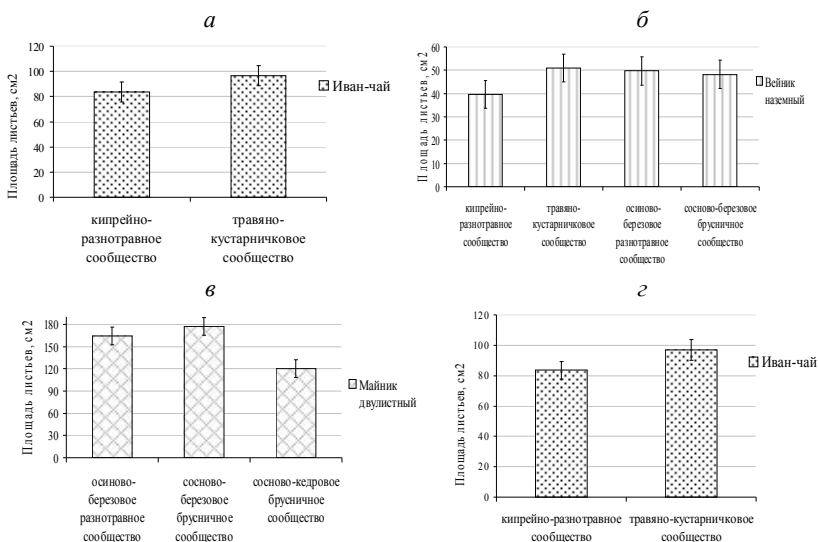
Рис. 22. Изменение площади листьев у видов-доминантов травянистых растений в фитоценозах (средний ярус)

Мы связываем эту закономерность с эколого-биологическими особенностями данных видов.

Изученные виды растений относятся к разным экологическим группам. Согласно экологическим шкалам Е.Ландольта (Landolt,

1977) и Д.Н.Цыганова (1983), иван-чай является растением, которое предпочитает открытые места обитания, но может расти при легком затенении. Майник двулистный — типичный вид хвойных и смешанных лесов — растет на полуоткрытых пространствах и в особо тенистых лесах, при 10% от общей освещенности (Приложение 15).

У иван-чая и вейника наземный наблюдалось увеличение площади листьев в процессе пирогенной сукцессии (рис. 23).



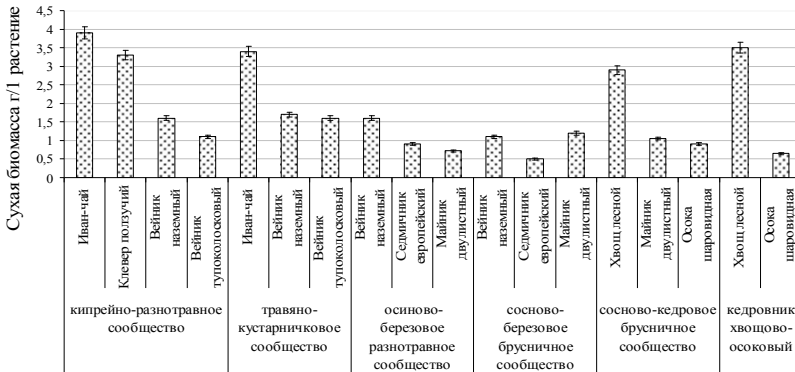
**Рис. 23. Изменение площади листьев у видов-доминантов травянистых растений в фитоценозах, находящихся на разных этапах сукцессионного процесса**

Значения площади листьев варьировали в пределах от  $39,6 \pm 9 \text{ см}^2$  до  $96,8 \pm 9,3 \text{ см}^2$ . На начальном этапе пирогенной сукцессии в кипрейно-разнотравном сообществе она была минимальной —  $39,6 \pm 9 \text{ см}^2$ . У майника двулистного и осоки шаровидной максимум был отмечен в сосново-березовом брусничном сообществе —  $177,2 \pm 12,1 \text{ см}^2$ , минимум — в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $120,2 \pm 11,8 \text{ см}^2$  (рис. 23).

Возможно, сокращение ассимиляционного аппарата травянистых растений связано с ухудшением экологических факторов,

среди которых: снижение интенсивности освещения, температуры почвы и воздуха, обеднение почвы элементами минерального питания, конкурентные отношения (Шенников, 1950; Полевой, 1989; Алехина и др., 2007).

Биомасса изученных видов доминантных растений в процессе пирогенной сукцессии в целом уменьшалась (рис. 24).

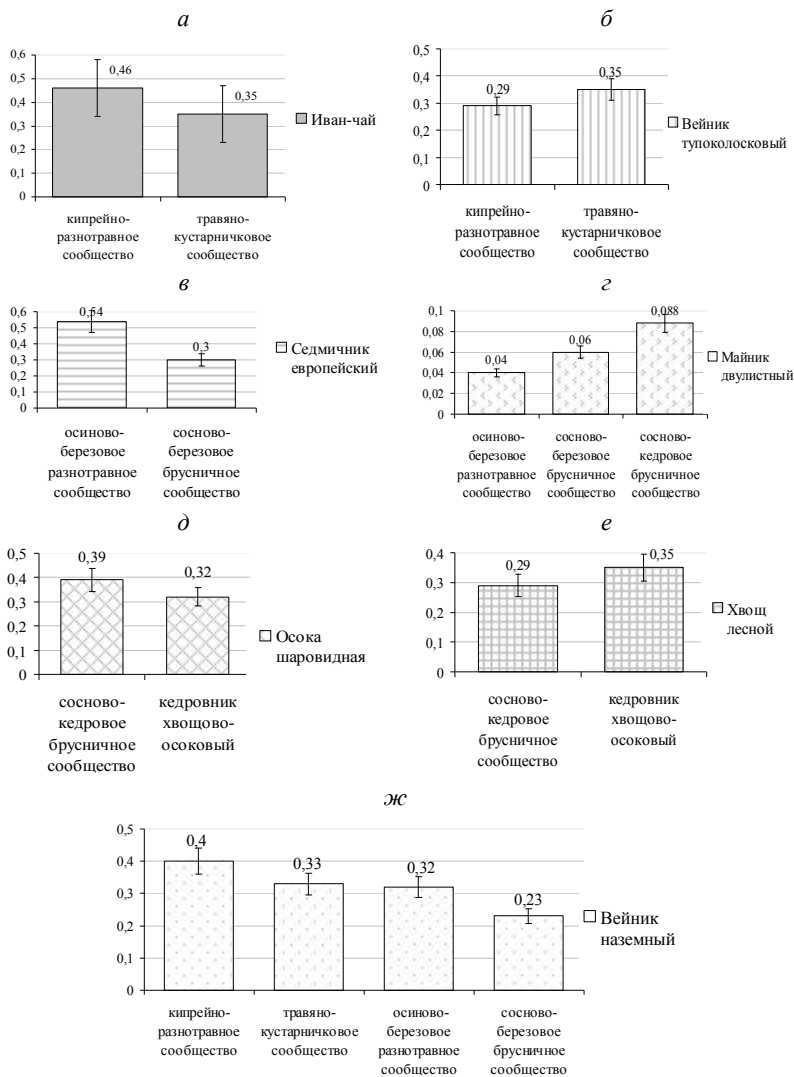


**Рис. 24. Динамика накопления сухой биомассы (з/1 растение) у доминантных видов травянистых растений**

Данный показатель варьировал от  $3,9 \pm 0,3$  г/растение у иван-чая на первом этапе пирогенной сукцессии до  $0,65 \pm 0,2$  г/растение у осоки шаровидной на последнем этапе. Биомасса растений снизилась почти в 7 раз. По данному параметру наблюдались значительные отличия у хвоща лесного, у которого накопление органики на одно растение росло на поздних этапах и было почти равно показателям для иван-чая и клевера ползучего.

Хвощ лесной является многолетним растением, распространен преимущественно во влажных лесах, фотоассимиляцию  $\text{CO}_2$  у него выполняют зеленые стебли. Подземная часть хвощей представлена развитым корневищем, в узлах которого формируются придаточные корни, благодаря чему он может переживать лесные пожары (Черепанов, 1995).

У иван-чая, седмичника европейского, осоки шаровидной и вейника наземного отмечено снижение динамики накопления биомассы растения в процессе послепожарного восстановления леса (рис. 25).



**Рис. 25. Динамика накопления сухой биомассы ( $\text{г/дм}^2$  листа) у отдельных видов травянистых растений**

Высокое накопление биомассы наблюдалось у иван-чая на первом участке. В процессе пирогаенной сукцессии биомасса уменьшалась и варьировала от  $0,35 \pm 0,12 \text{ г/дм}^2$  до  $0,46 \pm 0,11 \text{ г/дм}^2$ .

У седмичника европейского максимальное накопление биомассы отмечено в осиново-березовом разнотравном сообществе —  $0,54 \pm 0,044$  г/дм<sup>2</sup>, минимальное — в сосново-березовом брусничном сообществе —  $0,3 \pm 0,04$  г/дм<sup>2</sup>.

У вейника тупоколоскового, майника двулистного и хвоща лесного биомасса в процессе пирогенной сукцессии росла. Показатели накопления биомассы у них варьировали от  $0,04 \pm 0,005$  г/дм<sup>2</sup> до  $0,35 \pm 0,09$  г/дм<sup>2</sup>.

Хвощ лесной в кедровнике хвощово-осоковом отличался от остальных травянистых наиболее интенсивным накоплением органического вещества (рис. 25).

Известно, что луговые травы имеют более высокую продуктивность, чем другие растения (Лархер, 1978), что подтверждают и наши исследования.

Такую динамику мы связываем с тем, что на последних этапах пирогенной сукцессии происходит изменение экологических условий: снижение освещенности, увеличение влажности почвы и воздуха, снижение температуры, увеличение толщины опада и подстилки, снижение их зольности, изменение химического состава почвы (Голубцова, 2010).

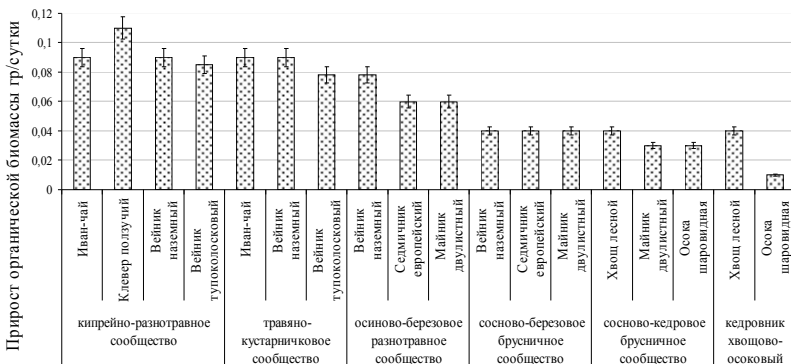
В процессе пирогенной сукцессии, как было отмечено ранее, происходит смена одних экологических групп растений другими, которые отличаются по степени экологической толерантности к меняющимся факторам и имеют адаптивные физиологические механизмы, направленные на обеспечение жизнедеятельности в данных условиях.

Таким образом, на основе полученных результатов мы делаем заключение о том, что травянистые растения первых стадий сукцессии характеризуются более интенсивным накоплением биомассы, чем на более поздних этапах.

Изучение динамики прироста органической биомассы у травянистых растений выявило снижение данного показателя на последних стадиях пирогенной сукцессии (рис. 26).

Максимальные значения были отмечены у клевера ползучего в кипрейно-разнотравном сообществе —  $0,11 \pm 0,01$  г/сутки, минимальные у осоки шаровидной —  $0,01 \pm 0,003$  г/сутки в кедровнике хвощово-осоковом.





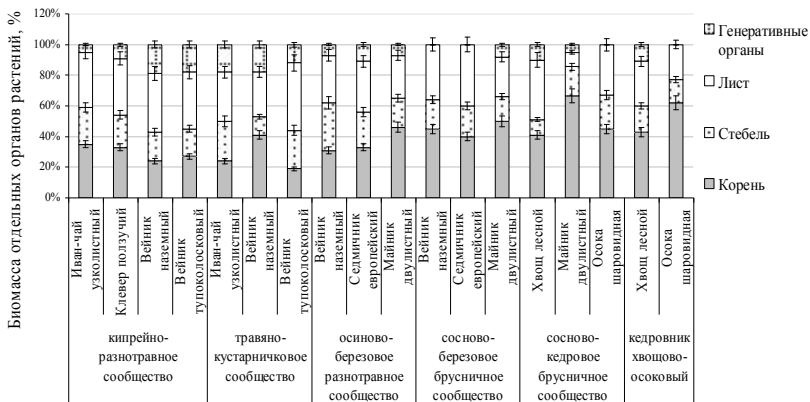
**Рис. 26. Динамика прироста органической биомассы (г/сутки) у травянистых растений**

Полученные результаты позволяют предполагать, что продуктивность и прирост органической биомассы у травянистых растений могут служить индикатором состояния среды в сообществах, находящихся на различных этапах послепожарного возобновления. Низкая скорость прироста органического вещества говорит о замедленности процессов роста у растений на поздних этапах лесовосстановления.

Соотношение биомассы в отдельных органах растений характеризует особенности их роста. Как показано в работе И.Ю. Усманова (2001), для медленнорастущих видов характерен более высокий вклад корней в структуру биомассы растений. В наших исследованиях выявлено, что основной вклад в биомассу на первых этапах пирогенной сукцессии вносят листья (*Приложение 16*), второе место занимают корни (*Приложение 17*) (рис. 27).

Вклад стеблей (*Приложение 18*) и генеративных органов (*Приложение 19*) значительно меньше. Доля корней в структуре биомассы растений к концу пирогенной сукцессии увеличивается, листьев — уменьшается. Это говорит о том, что на поздних этапах пирогенной сукцессии рост растений замедляется.

Ряд авторов считают, что причиной относительной активации роста корней в неблагоприятных условиях является система множественной гормональной регуляции (Кудаярова и др., 1999).



**Рис. 27. Динамика накопления биомассы отдельными органами травянистых растений**

Все изученные виды-доминанты травянистых растений являются многолетними. В кипрейно-разнотравном сообществе биомасса корневой системы иван-чая значительно превышала показатели других растений на этом этапе. Известно, что корень у иван-чая мощный, образует густую сеть толстых, розоватых горизонтальных корней. Корневища и корни дают большое количество почек, из которых образуются побеги. Этих побегов может быть до 200 на одном квадратном метре (Черепанов, 1981).

Согласно экологическим шкалам Е.Ландольта (Landolt, 1977) и Д.Н.Цыганова (1983) иван-чай предпочитает расти на кислых, богатых, с широкой амплитудой увлажнения почвах с высоким содержанием азота (*Приложение 15*).

Клевер ползучий превосходил всех по биомассе листьев. У вейников динамика накопления биомассы генеративных органов была выше, чем у остальных растений в данном сообществе. Вейники имеют более широкий диапазон экологической толерантности. Они способны расти на почвах от среднебедных до среднебогатых, от слабокислых до слабощелочных, от среднесухих до влажных (*Приложение 15*). По отношению к свету обитают на открытых сухих опушках, вырубках, гарях, чаще в сосновых лесах при сильном затенении (Landolt, 1977; Цыганов, 1983), что согласуется с полученными нами экспериментальными данными.

На более поздних этапах сукцессионного процесса доля генеративных органов в структуре биомассы снижалась (*Приложение 19*).

Изменение в структуре биомассы отдельных органов растений мы связываем со спецификой адаптивных механизмов в ответ на изменение факторов среды, с их биологической, генетической особенностью. Известно, что увеличение доли корней в структуре биомассы растений связано со стресс-толерантной стратегией (Пьянков, Иванов, 2000; Усманов и др., 2001; Миркин и др., 2002; Иванова, Юмагулова, 2010; Иванова, Костюченко, 2011).

Таким образом, можно сделать вывод, что в процессе пирогенной сукцессии площадь ассимиляционного аппарата растений сокращается. Особенности накопления сухой биомассы отдельными органами характеризует специфику механизмов адаптации видов к смене факторов среды в процессе пирогенной сукцессии.

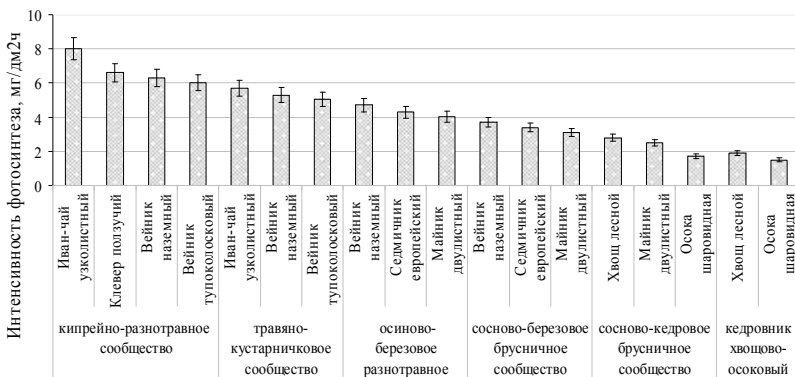
### **5.3. Фотосинтез и синтез пигментов**

Динамика пирогенной сукцессии в естественных условиях происходит под воздействием комплекса самых различных абиотических факторов, из которых большое значение имеет интенсивность освещения (Работнов, 1992; Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Многие жизненно важные процессы: фотосинтез, дыхание, образование фотосинтетических пигментов и др., идущие в растенных лесных сообществах, протекают при участии света (Луганский и др., 1996; Durand, 2001; Суворова, 2009).

Интенсивность фотосинтеза растений зависит от освещенности, обеспеченности растений водой, элементами минерального питания, температуры воздуха и почвы и др. (Лархер, 1978; Мокроносов, Гавриленко, 2006; Прокопьев, 2001; Суворова и др., 2004; Суворова, 2009).

При восстановлении леса после пожара наибольшую интенсивность фотосинтеза имели растения в кипрейно-разнотравном сообществе (рис. 28). Иван-чай имел максимальные значения фотосинтеза —  $8 \pm 0,2$  мг/дм<sup>2</sup>ч, клевер ползучий и вейник наземный занимали промежуточное положение по данному показателю. У вейника тупоколоскового величина фотосинтеза —  $6,02 \pm 0,22$  мг/дм<sup>2</sup>ч — была наименьшей.



**Рис. 28. Интенсивность фотосинтеза травянистых растений на разных этапах постпожарного возобновления**

В процессе пирогенной сукцессии интенсивность фотосинтеза у травянистых растений постепенно снижалась и была минимальной у растений в кедровнике хвощово-осоковом. У осоки шаровидной показатели фотосинтеза в среднем составляли  $1,5 \pm 0,1$  мг/дм<sup>2</sup>ч, у хвоща лесного —  $1,9 \pm 0,02$  мг/дм<sup>2</sup>ч.

Средняя интенсивность фотосинтеза у травянистых растений: в травяно-кустарничковом сообществе —  $5,7 \pm 0,48$ — $5,04 \pm 0,32$  мг/дм<sup>2</sup>ч, осиново-березовом разнотравном —  $4,7 \pm 0,2$ — $4,05 \pm 0,26$  мг/дм<sup>2</sup>ч, сосново-березовом брусничном —  $3,7 \pm 0,18$ — $3,1 \pm 0,16$  мг/дм<sup>2</sup>ч и сосново-кедровом брусничном —  $2,8 \pm 0,09$ — $1,7 \pm 0,05$  мг/дм<sup>2</sup>ч.

Травянистые растения начальных стадий сукцессии характеризуются более высокими показателями интенсивности фотосинтеза, в связи с тем что они находятся в более благоприятных условиях освещения и минерального питания (Горышина, 1989; Иванова, Голубцова, 2010).

В соответствии с экологическими шкалами Е.Ландольта (Landolt, 1977) и Д.Н.Цыганова (1983) и полученными нами результатами растения начальных стадий пирогенной сукцессии по отношению к освещенности мы отнесли к гелиофитам.

Известно, что в процессе зарастания гари уменьшается освещенность, происходит смена светолюбивых растений теневыносливыми и тенелюбивыми, которые имеют меньшую интенсивность фотосинтеза. Это связано со значительным снижением

освещенности под пологом леса, изменением температурного режима воздуха и почвы (Лархер, 1978; Мокроносков, Гавриленко, 2006; Работнов, 1992; Ильичев и др., 2003).

Фотосинтетическая активность растений является важнейшей характеристикой их ассимиляционной деятельности. Для каждого вида растения этот показатель генетически детерминирован и проявляется при оптимальном сочетании абиотических и биотических факторов (Шенников, 1964; Цельникер, 1978; Березина и Афанасьева, 2009).

Для иван-чая в кипрейно-разнотравном сообществе условия протекания фотосинтеза приближаются к оптимальным, на последующей стадии снижение интенсивности фотосинтеза, возможно, связано с неблагоприятными для него условиями освещенности, конкуренцией. Это впоследствии способствует выпадению иван-чая и многих других видов растений из сукцессионного ряда (Протопопов, 1959; Прокопьев, 2001; Лукина и др., 2008).

Различия у травянистых растений связаны с их эколого-физиологическими особенностями, принадлежностью к разным экологическим группам (Landolt, 1977; Цыганов, 1983) (*Приложение 15*).

Растения ранних стадий сукцессии приспособлены к высокой интенсивности освещения, это — гелиофиты. В ходе сукцессии возрастает затенение, изменяется световой режим, растения более поздних стадий относятся к сциофитам (Bazazz, 1979; Работнов, 1992; Прокопьев, 2001).

Кроме освещенности на фотосинтез растений влияют также температура почвы и воздуха в подпологовом пространстве, кислотность почвенного раствора, толщина подстилки, опада, влажность почвы и сомкнутость древостоя.

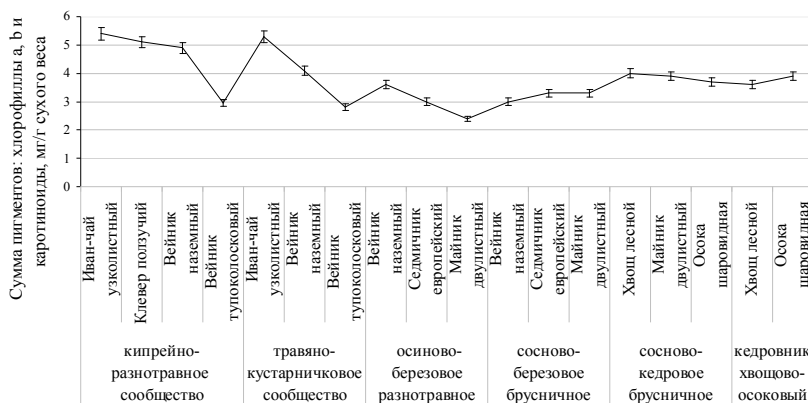
На основе полученных данных мы делаем заключение о том, что в ходе пирогенной сукцессии интенсивность фотосинтеза у травянистых растений снижается.

Пигменты листа являются одним из основных факторов, определяющих интенсивность фотосинтеза, создание органической биомассы растений. Они чутко реагируют на изменение факторов окружающей среды (Lichtenthaller, 1982; Мокроносков, Гавриленко, 2006; Стрижалка, 2003; Суворова и др., 2004). Количественное содержание и активность пигментов является адаптивным механизмом фотосинтетического аппарата, зависит от вида растений

и условий среды. Большое влияние на образование пигментов оказывают различные абиотические и биотические, а также антропогенные факторы (Evans, 1989; Мокроносков, Гавриленко, 2006; Головкин и др., 2007).

Общее содержание пигментов в листьях травянистых растений менялось от  $5,4 \pm 0,02$  до  $2,4 \pm 0,05$  мг/г.

В кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах наиболее высокие показатели содержания пигментов были у иван-чая —  $5,4 \pm 0,07$  мг/г, клевера ползучего —  $5,1 \pm 0,05$  мг/г, вейника наземного —  $4,9 \pm 0,06$  мг/г. Самые низкие показатели отмечены в осиново-березовом разнотравном и сосново-березовом брусничном сообществах у майника двулистного —  $2,4 \pm 0,05$  мг/г, вейника наземного —  $3 \pm 0,04$  мг/г, седмичника европейского —  $3 \pm 0,07$  мг/г (рис. 29).



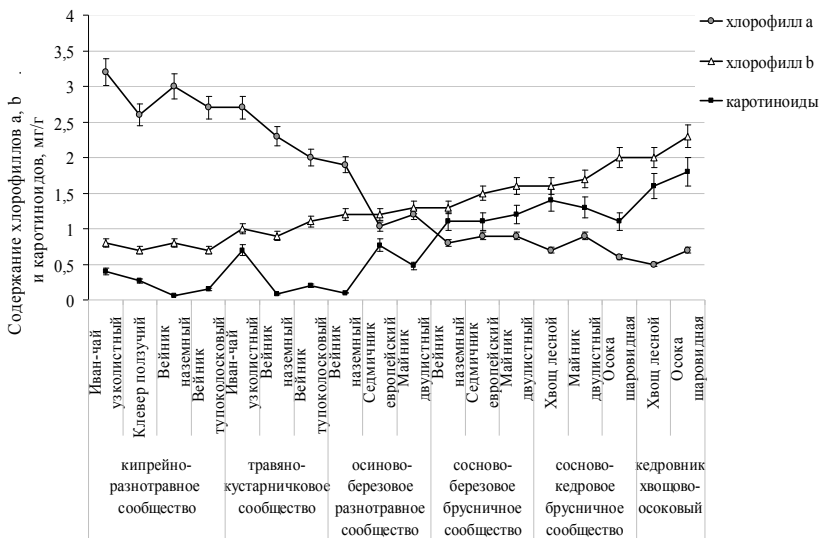
**Рис. 29. Особенности изменения общего содержания пигментов в листьях травянистых растений**

Промежуточное положение занимали растения сосново-кедрового брусничного сообщества и кедровника хвощово-осокового. В данных сообществах показатели содержания пигментов варьировали у хвоща лесного от  $3,6 \pm 0,02$  до  $4 \pm 0,03$  мг/г, у осоки шаровидной — от  $3,7 \pm 0,06$  до  $3,9 \pm 0,04$  мг/г.

Содержание хлорофилла а у доминирующих видов травянистых растений снижалось, хлорофилла b и каротиноидов повышалось к последним этапам сукцессионного процесса. Иван-чай

имел максимальное содержание хлорофилла а из всех изученных нами травянистых растений кипрейно-разнотравного сообщества —  $3,2 \pm 0,03$  мг/г. В процессе пирогенной сукцессии количество хлорофилла а в его листьях уменьшается до  $2,7 \pm 0,05$  мг/г. Содержание хлорофилла b и каротиноидов было ниже (рис. 30).

У вейников наземного и тупоколоскового содержание хлорофилла а было более низким. В процессе пирогенной сукцессии их количество у вейника наземного снижалось и варьировало от  $3 \pm 0,2$  до  $0,8 \pm 0,03$  мг/г.



**Рис. 30.** Содержание хлорофилла а, b и каротиноидов у травянистых растений, находящихся на разных этапах пирогенной сукцессии

У вейника тупоколоскового наблюдалась такая же закономерность изменения данного пигмента, его содержание изменялось от  $2,7 \pm 0,17$  до  $2 \pm 0,05$  мг/г. Содержание хлорофилла b и каротиноидов у данных видов увеличивалось от первых стадий пирогенной сукцессии к последующим.

Снижение содержания хлорофилла а отмечено у всех травянистых растений от начальной стадии к последующим. Минимальные показания содержания хлорофилла а были у хвоща лесного —  $0,5 \pm 0,03$  мг/г в кедровнике хвощово-осоковом.

Содержание хлорофилла *b* и каротиноидов имело другую закономерность. Их количество увеличивалось в процессе восстановления леса. Значения хлорофилла *b* колебались от  $0,7 \pm 0,07$  до  $2,3 \pm 0,05$  мг/г. В кипрейно-разнотравном сообществе клевер ползучий и вейник тупокословый имели минимальные значения  $0,7 \pm 0,07$  мг/г. В листьях осоки шаровидной его содержание было максимальным и составляло  $2,3 \pm 0,05$  мг/г.

Вейник наземный имел минимальное количество каротиноидов в кипрейно-разнотравном —  $0,06 \pm 0,03$  мг/г, травяно-кустарничковом —  $0,08 \pm 0,02$  мг/г и в осиново-березовом разнотравном —  $0,1 \pm 0,02$  мг/г сообществах. Максимальные показатели содержания каротиноидов были у хвоща лесного —  $1,6 \pm 0,06$  мг/г и осоки шаровидной —  $1,8 \pm 0,05$  мг/г в кедровнике хвощово-осоковом.

Таким образом, на более поздних стадиях пирогенной сукцессии происходит увеличение содержания хлорофилла *b* и каротиноидов, хлорофилла *a* становится меньше. Данный факт отражает адаптивные способности листьев травянистых растений к изменению спектрального состава света, интенсивности освещения на поздних стадиях пирогенной сукцессии (Годнев, 1963; Кузнецов, Дмитриева, 2005; Мокроносов, Гавриленко, 2006).

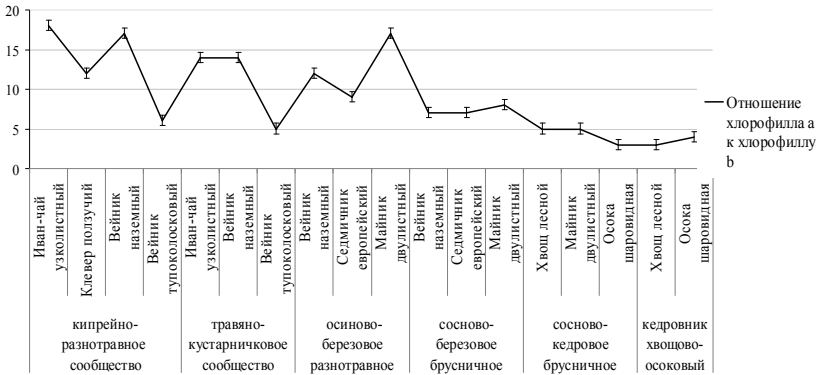
Отношение содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* у изученных растений имело тенденцию снижения от начальных стадий сукцессионного процесса к последующим. Максимальные значения отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* были отмечены в кипрейно-разнотравном, травяно-кустарничковом и осиново-березовом разнотравном сообществах. На поздних стадиях сукцессии оно было минимальным (рис. 31).

Снижение данного показателя у растений на поздних стадиях пирогенной сукцессии подтверждает смену светолюбивых растений на тенелюбивые (Гродзинский, Гродзинский, 1973; Кузнецов, Дмитриева, 2005). Это связано с уменьшением интенсивности освещения и изменением спектрального состава в нижних ярусах сообществ (Цельникер, 1978; Горышина, 1989; Головкин, 2007; Голубцова, 2010).

У разных видов травянистых растений колебания отношения хлорофиллов *a* к *b* имеют неодинаковую тенденцию. Согласно представлениям Х.Лихтенталлера (Lichtenthaler, 1982), изменения данного соотношения свидетельствует о перестройке ультраструктуры хлоропластов, направленной на увеличение доли тилакоидов



стромы или гран. Преобладание первых формирует хлоропласт светового типа.



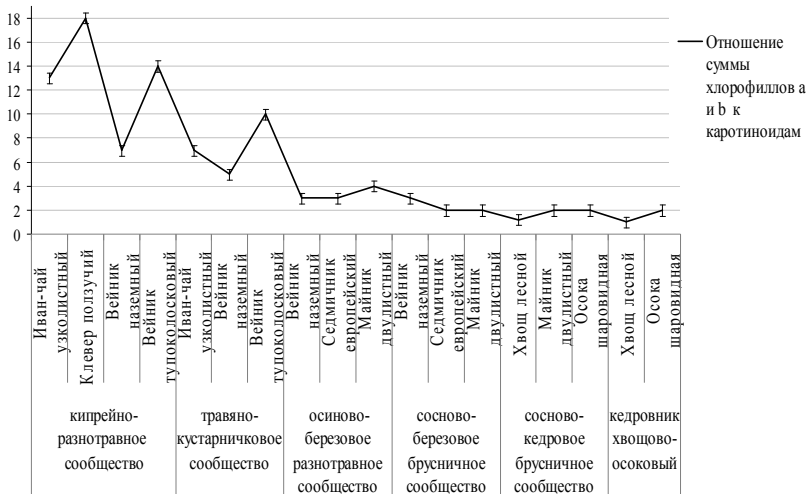
**Рис. 31. Отношение хлорофилла а к хлорофиллу b у травянистых растений, находящихся на разных этапах послепожарного восстановления леса**

Снижение отношения хлорофилла а к b говорит о затенении листьев и увеличении плотности растительности в сообществах в процессе послепожарного восстановления, что подтверждается полученными нами экспериментальными данными (Голубцова, 2010; Иванова, Голубцова, 2010).

Отношение суммы хлорофиллов а и b к каротиноидам в процессе восстановления леса после пожара снижалось (рис. 32).

Наибольшие показатели были характерны для растений, находящихся в кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах, они варьировали от  $5 \pm 0,3$  до  $18 \pm 0,4$ . В остальных растительных сообществах у растений отмечено снижение отношения хлорофиллов а+b к каротиноидам. Минимальные значения были у хвоща лесного —  $1 \pm 0,1$  в кедровнике хвощово-осоковом.

Уменьшение данного отношения показывает, что в процессе пирогенной сукцессии наблюдается изменение условий внутри фитоценозов, которые способствуют синтезу каротиноидов в листьях растений. Возможно, это связано с их многофункциональностью, они принимают участие в фотосинтезе, выполняют защитную функцию в условиях неблагоприятной среды (Кузнецов, Дмитриева, 2005; Головкин, 2007).



**Рис. 32. Отношение суммы хлорофиллов а и b к каротиноидам у травянистых растений, находящихся на разных этапах пирогенной сукцессии**

Такая закономерность может быть связана с доминированием синего участка в спектральном составе света. Каротиноиды в условиях ухудшения условий роста под пологом древесных пород могут выполнять антиоксидантную функцию (Гродзинский, Гродзинский, 1973; Чиркова, 2002; Гавриленко, 2003).

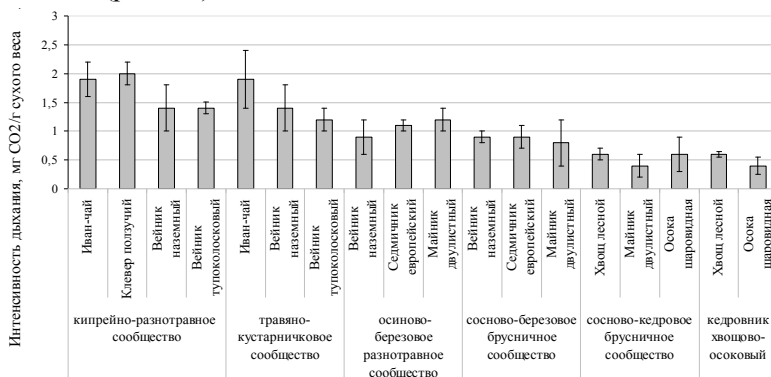
Таким образом, в процессе пирогенной сукцессии у травянистых растений происходит снижение количества хлорофилла а, увеличение хлорофилла b и каротиноидов. Отношение хлорофилла а к b, суммы хлорофиллов к каротиноидам уменьшается. Мы связываем это с изменением спектрального состава света, снижением интенсивности освещения к последним этапам сукцессии и сменой в сообществах светолюбивых растений теневыносливыми.

#### 5.4. Особенности дыхания

Интенсивность и эффективность дыхания определяют рост и продуктивность растений, которая зависит от количественных затрат дыхательного субстрата на образование биомассы (Полевой, 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2005; Алехина и др., 2007).

Оно может сильно варьировать в зависимости от физиологического состояния и действия факторов окружающей среды (Семихатова, Чиркова, 2001; Рахманкулова, 2002; Березина, Афанасьева, 2009).

Интенсивность дыхания листьев растений снижалась от первого этапа сукцессии к последующим. Она была максимальной у клевера ползучего —  $2,0 \pm 0,2$  мг  $\text{CO}_2/\text{г}$  сухого веса и иван-чая —  $1,9 \pm 0,3$  мг  $\text{CO}_2/\text{г}$  сухого веса в кипрейно-разнотравном и травяно-кустарничковом сообществах (Приложение 20). Третье место по интенсивности дыхания занимали вейники —  $1,4 \pm 0,1$ — $1,4 \pm 0,4$  мг  $\text{CO}_2/\text{г}$  сухого веса. Минимальные показания интенсивности дыхания были у майника двулистного —  $0,4 \pm 0,2$  мг  $\text{CO}_2/\text{г}$  сухого веса в сосново-кедровом брусничном сообществе и у осики шаровидной —  $0,4 \pm 0,15$  мг  $\text{CO}_2/\text{г}$  сухого веса в кедровнике хвощово-осоковом (рис. 33).



**Рис. 33. Интенсивность темного дыхания листьев травянистых растений на разных стадиях послепожарного возобновления**

Вероятно, это связано с тем, что при низкой интенсивности фотосинтеза на поздних стадиях сукцессионного процесса растения для сохранения своего гомеостаза не могут позволить себе высокие энергетические затраты (Чиркова, 2002). Интенсивность дыхания растений зависит от вида растений, экологической толерантности к воздействию фактору (Алехина и др., 2007).

Корреляционный анализ взаимосвязи интенсивности фотосинтеза и дыхания изученных видов выявил высокую взаимосвязь

между этими процессами. Коэффициент корреляции варьировал от 0,96 до 0,99.

Сравнение величин интенсивности дыхания и фотосинтеза показывает, что при более высокой ассимиляционной способности растений на первых этапах пирогенной сукцессии дыхание было максимальным. На последующих наблюдалось снижение этих процессов (табл. 3).

Таблица 3

**Средние значения коэффициентов корреляции между интенсивностью фотосинтеза и дыханием растений**

Горельник	<b>0</b>
Кипрейно-разнотравное сообщество	<b>0,96</b>
Травяно-кустарничковое сообщество	<b>-0,99</b>
Осиново-березовое разнотравное сообщество	<b>0,99</b>
Сосново-березовое брусничное сообщество	<b>-0,99</b>
Сосново-кедровое брусничное сообщество	<b>-0,99</b>
Кедровник хвощово-осоковый	<b>0,99</b>

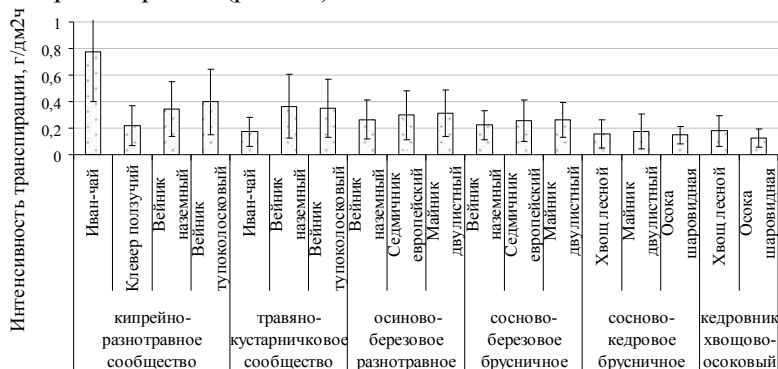
*Примечание:* жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

Таким образом, высокая интенсивность дыхания у травянистых растений на первых этапах пирогенной сукцессии связана с максимальными показателями процесса фотосинтеза и свидетельствует о благоприятных для роста и развития растений микроклиматических условиях внутри фитоценозов. Последующее снижение интенсивности дыхания на поздних этапах сукцессии лимитируется интенсивностью фотосинтеза.

## 5.5. Водный режим

В разных экологических условиях водный режим растений складывается неравнозначно. Он зависит от количества осадков, температуры и влажности воздуха, освещенности. Экспериментально показана взаимосвязь водного режима растений с важнейшими физиологическими процессами — ростом, фотосинтезом, дыханием и др. (Слейчер, 1970; Лархер, 1978; Телюк, 2004).

Исследования интенсивности транспирации у травянистых растений на разных стадиях пирогенной сукцессии выявили, что наиболее интенсивно транспирируют растения кипрейно-разнотравного сообщества, в ходе сукцессии интенсивность транспирации снижалась, позднесукцессионные растения имели низкий уровень транспирации (рис. 34).



**Рис. 34. Усредненные данные интенсивности транспирации листьев травянистых растений в процессе пирогенной сукцессии**

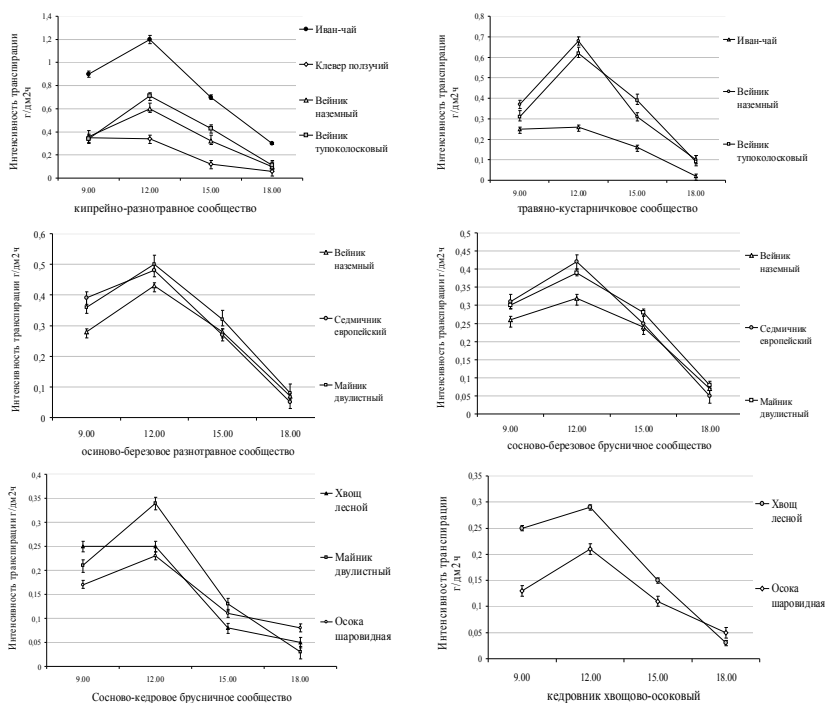
Максимальные значения транспирации отмечены у иван-чая —  $0,77 \pm 0,37$  г/дм<sup>2</sup>ч в кипрейно-разнотравном сообществе (Приложение 21). В травяно-кустарничковом сообществе показатели его транспирации были ниже в 4,5 раза. Вероятно, это связано с узким диапазоном экологической толерантности данного вида по отношению к свету. Согласно экологическим шкалам Е.Ландольта (Landolt E., 1977) и Д.Н.Цыганова (1983) иван-чай является типичным светолюбивым растением, может расти только на открытых пространствах или при легком затенении (Приложение 15).

Минимальные значения интенсивности транспирации отмечены у осоки шаровидной —  $0,12 \pm 0,066$  г/дм<sup>2</sup>ч в кедровнике хвощово-осоковом и в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $0,14 \pm 0,066$  г/дм<sup>2</sup>ч (Приложение 21). По отношению к свету осока шаровидная относится к светло-лесной экологической группе, по отношению к влаге обладает широким диапазоном толерантности — от сухолесолуговой до болотно-лесолуговой (Landolt, 1977; Цыганов, 1983).

Особенности изменения водного режима у растений являются показателями их адаптивных свойств в процессе послепожарного возобновления леса (Горышина, 1975).

Известно, что транспирация зависит от освещенности, влажности почвы и воздуха, температуры воздуха. Светолюбивые виды растений транспирируют более интенсивно, чем тенелюбивые, это предохраняет их от перегрева и обеспечивает поддержание водного режима (Полевой, 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2005; Алехина и др., 2007).

У травянистых растений на начальной стадии сукцессии в кирейно-разнотравном сообществе интенсивность транспирации была наиболее высокой. Наиболее низкую интенсивность транспирации имели растения в сосново-березовом брусничном и сосново-кедровом брусничном сообществах (рис. 35).



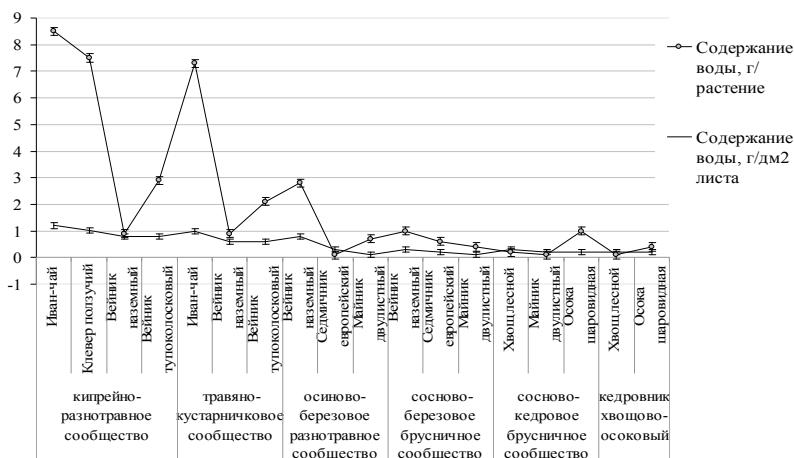
**Рис. 35. Усредненные суточные кривые интенсивности транспирации листьев травянистых растений на разных этапах пирогенной сукцессии**

Величина диапазона изменения интенсивности транспирации свидетельствует о напряженности водного обмена. Высокая интенсивность транспирации растений на начальной стадии сукцессии связана с принадлежностью их к гелиофитам (Полевой, 1989; Прокопьев, 2001). Теневыносливые и тенелюбивые виды представляют тип растений с пониженным обменом веществ, они являются гидростабильными (Чиркова, 2002).

Полученные нами данные говорят о низкой интенсивности транспирации у травянистых растений на поздних этапах пирогенной сукцессии.

О состоянии водного баланса можно судить по содержанию воды в растениях, которое зависит от экологических условий обитания (Прокопьев, 2001; Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Показано, что наибольшее количество воды  $7,5 \pm 0,15$ — $8,5 \pm 0,15$  г на одно растение имели представители кипрейно-разнотравного сообщества, у растений более поздних стадий показатель содержания воды в растении снижается (рис. 36).



**Рис. 36.** Содержание воды на 1г сухого веса и на 1дм<sup>2</sup> листа травянистых растений разных стадий пирогенной сукцессии

На стадии осиново-березового разнотравного сообщества содержание воды составляло  $0,1 \pm 0,02$ — $0,7 \pm 0,05$  г, в сосново-березовом брусничном сообществе —  $0,9 \pm 0,01$ — $1,0 \pm 0,1$  г, а в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $0,4 \pm 0,1$ — $2,8 \pm 0,15$  г.

Известно, что количество воды в растении, особенно свободной, определяет активность физиологических процессов: интенсивность фотосинтеза, дыхания, транспирации (Слейчер, 1970; Березина, Афанасьева, 2009).

Снижение содержания воды в органах растений в процессе пирогенной сукцессии сопровождается уменьшением интенсивности дыхания, фотосинтеза, транспирации.

Содержание воды на 1 дм<sup>2</sup> листа у растений на первом этапе пирогенной сукцессии было максимальным, на поздних стадиях оно снижалось. В растениях кипрейно-разнотравного сообщества оно составляло  $1,01 \pm 0,32$ — $1,2 \pm 0,4$  г, в осиново-березовом разнотравном сообществе —  $0,1 \pm 0,037$ — $0,3 \pm 0,031$  г, в сосново-березовом брусничном сообществе —  $0,2 \pm 0,04$ — $0,2 \pm 0,035$  г, в сосново-кедровом брусничном сообществе —  $0,2 \pm 0,03$ — $0,2 \pm 0,031$  г (рис. 36).

Изучение интенсивности транспирации, содержания воды на одно растение и единицу площади листа выявило уменьшение данных параметров в процессе пирогенной сукцессии. Следовательно, в связи с изменением экологических условий на поздних стадиях сукцессии водный режим становится менее напряженным.



## **6. Корреляционные взаимосвязи между факторами среды и функциональными процессами травянистых растений при пирогенной сукцессии**

На каждом этапе пирогенной сукцессии факторы среды изменяются. Выживание растений в процессе пирогенной сукцессии связано с формированием комплекса адаптивных механизмов, которые возникают в ответ на действие тех или иных факторов (Усманов, 2001).

На первых этапах пирогенной сукцессии интенсивность фотосинтеза имеет высокую степень корреляции с освещенностью, влажностью почвы, содержанием минеральных веществ, температурой почвы и воздуха. На последующих стадиях прослеживается высокая корреляция фотосинтеза с плотностью почвы, толщиной подстилки, содержанием кислорода в почве и ее кислотностью (табл. 4).

Значения коэффициента корреляции колебались. Наиболее высокая корреляционная связь отмечена у фотосинтеза с освещенностью  $r = -0,99$ . В процессе послепожарного лесовозобновления данный коэффициент корреляции незначительно снижался. Наименьший показатель корреляции был отмечен у фотосинтеза с плотностью почвы  $r = -0,024$  в кипрейно-разнотравном сообществе.

Высокая взаимосвязь фотосинтеза от освещенности показана в работах многих авторов (Шенников, 1950; Луганский и др., 1996; Сеннов, 2005). Описано, что свет необходим не только для фотосинтеза и образования хлорофилла, но и для многих физиологических процессов растений. Освещенность определяет густоту и ярусность древостоя, распределение нижнего яруса растений и др.

Интенсивность фотосинтеза сильно зависит не только от освещенности, но и от спектрального состава света. Интенсивность света регулирует скорость фотосинтеза и химический состав растений (Лархер, 1978; Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Исследования, проведенные нами, выявили высокую корреляционную связь фотосинтеза с влажностью почвы, особенно на начальных этапах пирогенной сукцессии. Корреляция фотосинтеза с влажностью воздуха в изученных сообществах имела средние значения.

Таблица 4

**Средние значения коэффициентов корреляции между интенсивностью фотосинтеза доминирующих видов травянистых растений и абиотическими факторами среды в изученных сообществах**

Сообщества	ИФ/содерж. мин. в-в	ИФ/ ТП	ИФ/ ТВ	ИФ/ рН П	ИФ/содерж. О <sub>2</sub> в П	ИФ/Толщ. подстилки	ИФ/ ВП	ИФ/ ВВ	ИФ/ О	ИФ/ ПП
Горельник	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кипрейно-разнотравное сообщество	<b>0,90</b>	<b>-0,91</b>	<b>-0,98</b>	0,74	0,72	<b>0,84</b>	<b>0,99</b>	-0,58	<b>-0,99</b>	-0,02
Травяно-кустарничковое сообщество	<b>0,83</b>	-0,27	<b>-0,92</b>	<b>0,79</b>	<b>0,99</b>	<b>0,71</b>	<b>0,83</b>	-0,37	<b>-0,98</b>	0,55
Осиново-березовое разнотравное сообщество	0,65	-0,58	<b>-0,95</b>	<b>0,81</b>	-0,61	<b>-0,74</b>	0,63	-0,74	<b>-0,99</b>	0,45
Сосново-березовое брусничное сообщество	-0,57	0,37	<b>-0,97</b>	<b>0,83</b>	<b>0,99</b>	0,54	0,69	0,65	<b>-0,99</b>	0,65
Сосново-кедровое брусничное сообщество	0,29	0,40	<b>-0,99</b>	<b>0,95</b>	<b>0,96</b>	-0,35	-0,65	-0,57	<b>-0,97</b>	<b>-0,91</b>
Кедровник хвощово-осоковый	0,12	<b>0,82</b>	<b>0,93</b>	<b>-0,99</b>	<b>-0,99</b>	<b>0,96</b>	0,69	0,69	0,74	<b>-0,99</b>

*Условные обозначения:* ИФ — интенсивность фотосинтеза; ТП — температура почвы; ТВ — температура воздуха; рН П — кислотность почвы; ВП — влажность почвы; ВВ — влажность воздуха; О — освещенность; ПП — плотность почвы.

Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

В научной литературе показано, что вода является средой для всех химических реакций, посредством которой происходит регуляция температуры тканей растения, синтез и распад веществ, расположение тилакоидов в стромах хлоропласта, степень открытости устьиц, тургорного состояния листьев. Медленное обезвоживание снижает интенсивность фотосинтеза, быстрое изменение водного режима листа вызывает его увеличение, а затем уменьшение (Прокопьев, 2001; Березина, Афанасьева, 2009).

Выявлено, что температура почвы и воздуха также оказывают влияние на интенсивность фотосинтеза. Причем температура воздуха в большей степени коррелирует с фотосинтезом в процессе пирогенной сукцессии.

Литературные данные показывают, что при постепенном нагреве или охлаждении воздуха наблюдается постепенное увеличение или уменьшение интенсивности фотосинтеза. Быстрая смена температур ведет к двухфазному течению фотосинтеза: кратковременная активация сменяется депрессией либо активации предшествует угнетение. Оптимальные температуры способны также вызывать временное угнетение интенсивности фотосинтеза (Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Н.Д.Алехина и др. (2007) отмечают, что многие растения способны компенсировать влияние температуры на скорость биохимических реакций путем изменения содержания ферментов в клетках, которые в свою очередь лимитируют скорость ключевых процессов метаболизма, таких, например, как фотосинтез и дыхание.

Полученные нами результаты выявили высокую корреляционную связь интенсивности фотосинтеза с содержанием минеральных веществ в почве. На первых этапах послепожарного возобновления коэффициент корреляции был выше, чем на завершающих стадиях.

Минеральное питание является одной из основных функций растений. Элементы минерального питания играют субстратную и регуляторную роль, они входят в состав органических веществ, мембран, ферментов, электронно-транспортных цепей дыхания и фотосинтеза и т.д. (Алехина и др., 2007). Показано, что железо необходимо для синтеза хлорофилла, при дефиците азота хлоропласты в 1,5—2 раза мельче, дефицит калия вызывает разрушение

гран хлоропластов, недостаток серы нарушает образование тилакоидов стромы (Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Наблюдаемая нами динамика корреляции интенсивности фотосинтеза с освещенностью, влажностью почвы, содержанием минеральных веществ, температурой почвы и воздуха на начальных этапах послепожарного возобновления, вероятно, связана с эколого-физиологическими особенностями растений и их потребностью в данных абиотических факторах на конкретных стадиях сукцессии. Таким образом, показано, что в процессе пирогенной сукцессии интенсивность фотосинтеза зависит от совокупности факторов, любой из них может стать лимитирующим.

Интенсивность дыхания растений в процессе лесовосстановления коррелирует с большинством изученных абиотических факторов. На поздних стадиях сукцессии корреляционная взаимосвязь усиливается. Высокая корреляционная зависимость была выявлена между дыханием растений и содержанием кислорода в почве в сосново-березовом брусничном сообществе (табл. 5).

Известно, что уменьшение концентрации кислорода в почве снижает интенсивность дыхания корней и их поглотительную способность и может привести к их отмиранию (Кузнецов, Дмитриева, 2005). На последних стадиях высокая корреляционная связь интенсивности дыхания выявлена почти со всеми абиотическими факторами, кроме температуры воздуха, что обусловлено эколого-физиологическими особенностями растений данных этапов.

Анализ корреляционной зависимости между интенсивностью транспирации и абиотическими факторами показал, что на начальных стадиях высокое влияние на транспирацию оказывают влажность воздуха, освещенность, кислотность почвы, содержание кислорода и минеральных веществ в почве, на последних — кислотность, плотность, содержание минеральных веществ и температура почвы (табл. 6).

Выявлена высокая корреляционная зависимость между транспирацией и влажностью воздуха на начальных этапах пирогенной сукцессии, на последних стадиях она снижается.

Таблица 5

**Средние значения коэффициентов корреляции между дыханием растений доминирующих видов и абиотическими факторами среды в изученных сообществах**

Сообщества	ДР/содерж. мин. в-в	ДР/ ТП	ДР/ ТВ	ДР/ рН П	ДР/содерж. О <sub>2</sub> в П	ДР/толщ. подстилки	ДР/ ВП	ДР/ ВВ	ДР/ О	ДР/ ПП
Горельник	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кипрейно-разнотравное сообщество	0,56	<b>-0,85</b>	-0,35	<b>0,99</b>	<b>-0,96</b>	<b>-0,82</b>	<b>0,99</b>	0,73	<b>-0,89</b>	<b>-0,99</b>
Травяно-кустарничковое сообщество	0,59	<b>-0,93</b>	<b>-0,96</b>	0,73	<b>0,93</b>	<b>0,78</b>	<b>0,90</b>	-0,48	<b>-0,99</b>	<b>0,87</b>
Осиново-березовое разнотравное сообщество	<b>-0,86</b>	<b>-0,88</b>	<b>0,93</b>	<b>-0,78</b>	<b>0,92</b>	-0,67	<b>-0,89</b>	0,71	<b>0,98</b>	<b>-0,9</b>
Сосново-березовое брусничное сообщество	<b>-0,86</b>	<b>-0,89</b>	<b>-0,95</b>	<b>0,98</b>	<b>0,99</b>	<b>-0,83</b>	<b>0,95</b>	-0,18	<b>-0,81</b>	<b>0,86</b>
Сосново-кедровое брусничное сообщество	<b>0,93</b>	<b>-0,86</b>	0,15	<b>-0,79</b>	-0,70	0,32	<b>0,88</b>	-0,64	<b>0,84</b>	-0,7
Кедровник хвощово-осоковый	<b>0,94</b>	<b>-0,99</b>	0,28	<b>0,95</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	<b>0,94</b>	<b>0,95</b>	<b>0,98</b>

*Условные обозначения:* ДР — дыхание растений; ТП — температура почвы; ТВ — температура воздуха; рН П — кислотность почвы; ВП — влажность почвы; ВВ — влажность воздуха; О — освещенность; ПП — плотность почвы.

Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

Таблица 6

**Средние значения коэффициентов корреляции между интенсивностью транспирации доминирующих видов травянистых растений и абиотическими факторами среды в изученных сообществах**

Сообщества	ИТ/содерж. мин. в-в	ИТ/ ТП	ИТ/ ТВ	ИТ/ рН П	ИТ/содерж. О <sub>2</sub> в П	ИТ/толщ. подстилки	ИТ/ ВП	ИТ/ ВВ	ИТ/ О	ИТ/ ПП
Горельник	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кипрейно-разнотравное сообщество	<b>0,91</b>	<b>-0,75</b>	0,21	<b>0,96</b>	<b>-0,86</b>	-0,64	-0,57	<b>0,98</b>	<b>-0,96</b>	<b>-0,8</b>
Травяно-кустарничковое сообщество	<b>0,84</b>	<b>-0,8</b>	0,31	<b>0,94</b>	<b>0,94</b>	-0,50	-0,61	<b>0,89</b>	<b>-0,91</b>	<b>-0,87</b>
Осиново-березовое разнотравное сообщество	<b>-0,79</b>	-0,74	-0,36	<b>0,93</b>	0,43	<b>-0,78</b>	<b>0,83</b>	0,69	0,74	<b>-0,87</b>
Сосново-березовое брусничное сообщество	<b>-0,75</b>	-0,72	-0,22	<b>0,83</b>	-0,11	0,05	-0,73	<b>0,75</b>	0,69	-0,69
Сосново-кедровое брусничное сообщество	0,70	-0,64	-0,47	<b>0,82</b>	0,32	-0,61	<b>0,78</b>	0,55	-0,66	<b>0,89</b>
Кедровник хвощово-осоковый	0,71	-0,7	-0,5	0,74	0,26	-0,45	-0,39	0,47	-0,58	<b>0,89</b>

*Условные обозначения:* ИТ — интенсивность транспирации; ТП — температура почвы; ТВ — температура воздуха; рН П — кислотность почвы; ВП — влажность почвы; ВВ — влажность воздуха; О — освещенность; ПП — плотность почвы.

Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

В литературе отмечено, что с увеличением влажности воздуха транспирация уменьшается, при сильном водном дефиците она может прекратиться, несмотря на увеличение сухости (Кузнецов, Дмитриева 2005). Это объясняет полученную нами закономерность хода транспирации и распределения экологических групп растений на разных стадиях пирогенной сукцессии. Наиболее интенсивно транспирируют растения кипрейно-разнотравного сообщества, в ходе сукцессии интенсивность транспирации снижается, ее минимальные значения наблюдались у позднесукцессионных видов.

Достаточно высокая степень корреляции отмечена между транспирацией и освещенностью. Максимальные показатели мы выявили на первых этапах пирогенной сукцессии. На поздних этапах послепожарного лесовосстановления коэффициент корреляции снижался.

Свет является главным фактором, регулирующим процесс транспирации, влияние света на транспирацию тем сильнее, чем выше концентрация хлорофилла (Лархер, 1978; Кузнецов, Дмитриева 2005; Алехина и др., 2007).

Такая же корреляционная закономерность прослеживалась между интенсивностью транспирации и содержанием минеральных веществ в почве.

Из литературных данных известно, что растения, испытывающие дефицит азота, фосфора или калия, транспирируют максимально, и наоборот, интенсивность транспирации снижается при высоком обеспечении растений минеральными веществами (Березина, Афанасьева, 2009).

Высокая корреляционная связь была выявлена между транспирацией и кислотностью почвы  $r = 0,962$ . Высокая степень корреляции с кислотностью почвы, вероятно, определяется их принадлежностью к различным экологическим группам по отношению к данному фактору.

Выявлено, что содержание кислорода в почве также оказывает значительное влияние на ход транспирации. Возможно, это связано с увеличением поглощающей способности корней в условиях повышения кислорода в почве и снижения ее плотности в процессе лесовосстановления.

Результаты исследований показали, что интенсивность транспирационных процессов у растений в процессе сукцессии зависит от многих факторов среды, среди которых наиболее важными являются освещенность, влажность, содержание кислорода, кислотность почвы.

Не выявлено высокой корреляционной зависимости между численностью микроорганизмов в почве и интенсивностью фотосинтеза, дыхания, транспирацией растений. Высокая корреляционная зависимость наблюдалась между накоплением органической биомассы и количеством микроорганизмов в почве (табл. 7).

Корреляционная зависимость выше указанных процессов от численности грибов в микробиоценозе имела похожую зависимость. Исключение составлял процесс фотосинтеза, который имел весьма высокие показатели корреляционных коэффициентов.

Таблица 7

**Средние значения коэффициентов корреляции между функциональными процессами травянистых растений (фотосинтез, дыхание, транспирация, биопродуктивность) и численностью микроорганизмов**

Число микроорганизмов	Тип сообщества	Фотосинтез	Дыхание растений	Транспирация	Биопродуктивность
	Горельник	0	0	0	0
	Кипрейно-разнотравное сообщество	-0,29	0,12	0,32	<b>0,88</b>
	Травяно-кустарничковое сообщество	-0,36	0,18	0,44	<b>0,89</b>
	Осиново-березовое разнотравное сообщество	-0,46	0,16	0,35	<b>0,77</b>
	Сосново-березовое брусничное сообщество	-0,42	-0,17	-0,40	0,70
	Сосново-кедровое брусничное сообщество	-0,47	0,18	0,44	0,65
	Кедровник хвощово-осоковый	-0,54	0,21	0,50	-0,62

*Примечание:* Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .



В кипрейно-разнотравном сообществе процесс фотосинтеза был минимален, составляя 0,66, на последующих этапах сукцессии увеличивался, достигая в кедровнике хвощово-осоковом величины 0,94 (табл. 8).

Таблица 8

**Средние значения коэффициентов корреляции между функциональными процессами травянистых растений (фотосинтез, дыхание, транспирация, сухая биомасса растений) и численностью грибов в почве**

Число грибов	Тип сообщества	Фотосинтез	Дыхание растений	Транспирация	Сухая биомасса 1 растения
	Горельник	0	0	0	0
	Кипрейно-разнотравное сообщество	-0,66	0,12	0,33	<b>0,83</b>
	Травяно-кустарничковое сообщество	<b>-0,82</b>	0,09	0,46	<b>0,89</b>
	Осиново-березовое разнотравное сообщество	<b>-0,81</b>	0,16	0,39	<b>0,87</b>
	Сосново-березовое брусничное сообщество	<b>-0,80</b>	0,15	0,44	<b>0,98</b>
	Сосново-кедровое брусничное сообщество	<b>-0,90</b>	0,19	0,50	<b>0,99</b>
	Кедровник хвощово-осоковый	<b>-0,94</b>	0,19	0,56	<b>0,99</b>

*Примечание:* Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

Корреляционная зависимость между функциональными процессами и целлюлозоразлагающей активностью микробиоценозов в почве возрастала в процессе пирогенной сукцессии.

Самая высокая степень корреляции выявлена для накопления сухой биомассы растением. Второе место занимал фотосинтез, третье — транспирация, самую низкую зависимость имел процесс дыхания (табл. 9).

Анализ корреляционной зависимости между функциональными процессами растений (фотосинтез, дыхание, транспирация, сухая биомасса растения) и факторами среды в сообществах выявил, что

самая высокая корреляция фотосинтеза была с интенсивностью освещения, содержанием кислорода в почве, температурой воздуха, кислотностью почвы. Степень корреляции с факторами среды на разных этапах пионерной сукцессии значительно изменялась.

Таблица 9

**Средние значения коэффициентов корреляции между функциональными процессами травянистых растений (фотосинтез, дыхание, транспирация, сухая биомасса растения) и целлюлозоразлагающей активностью микробиоценозов**

Целлюлозоразлагающая активность	Тип сообщества	Фотосинтез	Дыхание растений	Транспирация	Сухая биомасса 1 растения
	Горельник	0	0	0	0
	Кипрейно-разнотравное сообщество	-0,27	-0,17	0,08	<b>0,76</b>
	Травяно-кустарничковое сообщество	-0,36	-0,24	0,11	<b>0,86</b>
	Осиново-березовое разнотравное сообщество	-0,44	-0,36	0,13	<b>0,93</b>
	Сосново-березовое брусничное сообщество	-0,52	-0,43	0,13	<b>0,99</b>
	Сосново-кедровое брусничное сообщество	-0,61	-0,41	0,19	<b>0,99</b>
	Кедровник хвощово-осоковый	-0,69	-0,53	0,25	<b>0,99</b>

*Примечание:* Жирным шрифтом выделены достоверные результаты при  $P < 0,05$ .

Для дыхания высокая корреляция прослеживалась с плотностью почвы, освещенностью, влажностью почвы, содержанием кислорода почвы, кислотностью почвенного раствора, температурой почвы. Для каждого сообщества корреляционные показатели были специфичны.

Интенсивность транспирации больше всего коррелировала с содержанием минеральных веществ в почве, температурой почвы, рН почвенного раствора и плотностью почвы, с другими показателями в меньшей степени.

Изученные функциональные процессы в меньшей степени коррелировали с численностью микроорганизмов, грибов и целлюлозоразлагающей активностью. Наблюдалась высокая корреляция фотосинтеза с численностью грибов, она увеличивалась от первого этапа пирогенной сукцессии к последующему. Коэффициенты корреляции выше указанных процессов увеличиваются к заключительным этапам послепожарного возобновления леса. Самая высокая корреляционная зависимость на всех этапах сукцессии прослеживалась между биопродуктивностью, численностью грибов, микроорганизмов и целлюлозоразлагающей активностью.

## Выводы

В процессе пирогенной сукцессии от начальных этапов лесовосстановления к последующим уменьшается интенсивность освещения, температура почвы, температура воздуха. Увеличивается влажность почвы и воздуха, снижается плотность почвы и ее восстановительный потенциал, растет окислительный потенциал и содержание кислорода. Кислотность почвенного раствора на поверхности почвы и на уровне корней меняется от кислой до слабокислой. Количество зольных элементов в верхнем слое почвы, подстилке и опаде сокращается, но растет содержание органики. Количество гумуса в подстилке увеличивается. В верхнем слое почвы его содержание растет. Снижается накопление сульфатов, аммиачного азота, магния, кальция.

На первых этапах пирогенной сукцессии в почве численность микроорганизмов и грибов низкая. В процессе сукцессии их количество увеличивается и достигает максимума в кедровнике хвощово-осоковом — 1,3 млн/г почвы. На начальных стадиях лесовосстановления в почве доминировали грибы родов *Rhizopus*, *Mucor* и *Trichoderma*, на последних — прокариотные мицелиальные микроорганизмы *Actinomyces*. В процессе пирогенной сукцессии увеличивалась целлюлозоразлагающая активность, протеазная активность почвы, интенсивность дыхания.

Численность микроорганизмов и грибов в почве имела высокую корреляционную зависимость с содержанием минеральных веществ, температурой почвы, воздуха, содержанием кислорода в почве, толщиной подстилки, влажностью и плотностью почвы.

В процессе сукцессии снижается биомасса растений, ассимиляционная площадь листьев, изменяется вклад отдельных органов в структуру биомассы. На первых этапах сукцессии основной вклад в структуру биомассы растений вносят листья, на поздних стадиях — корни.

В процессе послепожарного восстановления леса уменьшается интенсивность фотосинтеза растений, общее содержание пигментов хлорофилла а, увеличивается количество хлорофилла b и каротиноидов. Отношения хлорофиллов а к b и хлорофиллов а+b к каротиноидам снижается.

В ходе лесовосстановления снижалась величина темнового дыхания листьев, интенсивность транспирации, содержание воды на одно растение и на единицу площади листа.

Корреляционный анализ выявил высокую взаимосвязь интенсивности фотосинтеза на первых этапах пирогенной сукцессии с освещенностью, влажностью почвы, содержанием минеральных веществ, температурой почвы и воздуха, на поздних — с плотностью и кислотностью почвы, содержанием кислорода в ней, толщиной подстилки.

Интенсивность дыхания растений в процессе лесовосстановления коррелирует с большинством факторов среды. Максимальная корреляционная зависимость выявлена между дыханием растений и содержанием кислорода в почве, плотностью почвы, освещенностью, кислотностью почвы, температурой почвы.

На начальных стадиях восстановления леса интенсивность транспирации имела высокую корреляционную зависимость с влажностью воздуха, освещенностью, кислотностью почвы, содержанием кислорода и минеральных веществ в ней, на последних — с кислотностью почвенного раствора, плотностью почвы, с содержанием минеральных веществ и температурой почвы.

Функциональные процессы растений в меньшей степени коррелировали с численностью микроорганизмов, грибов и целлюлозоразлагающей активностью почв. Интенсивность фотосинтеза имела высокую корреляционную зависимость с количеством грибов в почве, которая увеличивалась в процессе лесовосстановления. Выявлена высокая зависимость между накоплением органического вещества на одно растение и количеством грибов в почве, микроорганизмами и целлюлозоразлагающей активностью почвы на всех этапах послепожарного лесовосстановления.

Таким образом, на основе проведенных исследований мы делаем следующее заключение. Формирование абиотических факторов на первых этапах пирогенной сукцессии в большей степени определяется влиянием пожара, в дальнейшем — типом и видовым разнообразием сообществ.

Численность микроорганизмов и грибов, интенсивность дыхания, целлюлозоразлагающая и протеазная активность почв увеличивается в процессе пирогенной сукцессии.

Скорость функциональных процессов и образование пигментов у травянистых растений в процессе пирогенной сукцессии определяются их принадлежностью к экологическим группам и связаны с совокупностью абиотических и биотических факторов среды и их взаимодействием.

Наиболее значимыми факторами среды для протекания функциональных процессов у травянистых растений на разных этапах пирогенной сукцессии являются свет, влажность, минеральный состав, кислотность почвы.

## Библиография

1. Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А. Особенности послепожарных повреждений лиственничных лесов мерзлотной зоны Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. — 1998. — № 3—4. — С. 315—320.
2. Абдурахманов Г.М., Кривоуцкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. Биогеография: Учеб. для вузов. — М., 2003. — 480 с.
3. Алехина Н.Д., Балнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф. и др. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Под ред. И.П.Ермакова. — М., 2007. — 640 с.
4. Амосов Г.А. Некоторые закономерности развития лесных низовых пожаров. Возникновение лесных пожаров. — М., 1964. — С. 167—179.
5. Андреева Е.Н., Баккал И.Ю. и др. Методы изучения лесных сообществ. — СПб., 2002. — 240 с.
6. Аникиев В.В., Лукомская К.А. Руководство к практическим занятиям по микробиологии: Учеб. пособие для студ. биол. спец. пед. интов. — 2-е изд. — М., 1983. — 127 с.
7. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. — М., 1962. — 490 с.
8. Артамонова В.С. Микробиологические особенности антропогенного преобразования почв Западной Сибири. — Новосибирск, 2002. — 225 с.
9. Афанасьева Т.В., Василенко В.И. и др. Почвы СССР. — М., 1979. — С. 5—8.
10. Бабушкин А.Г., Московченко Д.В., Пикунов С.В. Гидрохимический мониторинг поверхностных вод Ханты-Мансийского автономного округа — Югры. — Новосибирск, 2007. — 152 с.
11. Бакулин В.В., Козин В.В. География Тюменской области: Учеб. пособие. — Екатеринбург, 1996. — 240 с.
12. Баринов О.Г. Об использовании экспонетра для измерения освещенности при геоботанических исследованиях в полевых условиях // Биол. науки. — 1992. — № 3. — С. 150—155.
13. Безкоровайная И.Н., Иванова Г.А., Тарасов П.А. и др. Пирогенная трансформация почв сосняков средней тайги Красноярского края // Сибирский экологический журнал. — 2005. — № 1. — С. 143—152.
14. Белов С.В. Управляемый огонь в лесу — средство восстановления сосняков и лиственничников таежной зоны // Горение и пожары в лесу. — Красноярск, 1973. — С. 213—232.
15. Березина Н.А., Афанасьева Н.Б. Экология растений: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. — М., 2009. — 400 с.

16. Бех И.А. Антропогенная трансформация таежных лесов. — Новосибирск, 1992. — 200 с.
17. Бех И.А. Кедровники Южного Приобья. — Новосибирск, 1974. — 212 с.
18. Бех И.А., Кривец С.Л., Бисирова Э.М. Кедр — жемчужина Сибири. — Томск, 2009. — 50 с.
19. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества: В 2 т. / Пер. с англ. — М., 1989. — Т. 2. — 477 с.
20. Блэк К.А. Растение и почва / Пер. с англ. канд. с.-х. наук Э.И.Шконде; Под ред. и с предисл. д-ра биол. наук Т.А.Работнова. — М., 1973. — 503 с.
21. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского северо-востока. — Л., 1987. — 156 с.
22. Богатырев Л.Г., Демин В.В., Матышак Г.В., Сапожникова В.А. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок // Лесоведение. — 2004. — № 4. — С. 17—29.
23. Богатырев Л.Г., Сапожникова В.А., Воедино А.А. Трансформация органического вещества в сосновых экосистемах как один из критериев оценки интенсивности круговорота // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. — 1999. — № 3. — С. 13—23.
24. Богородская А.В. Влияние пожаров на микробные комплексы почв сосновых лесов Средней Сибири: Автореф. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. — 22 с.
25. Богородская А.В., Иванова Г.А. Микробиологический мониторинг состояния почв после пожаров в сосново-лиственничных насаждениях Нижнего Приангарья // Хвойные бореальной зоны. — 2011. — XXVIII. № 1—2. — С. 98—106.
26. Богородская А.В., Сорокин Н.Д., Иванова Г.А. Влияние пирогенного фактора на микробные комплексы почв сосняков Средней Сибири // Лесоведение. — 2005. — № 2. — С. 25—31.
27. Большой практикум по физиологии растений. Минеральное питание. Физиология клетки. Рост и развитие: Учеб. пособие для студ. биол. спец. вузов / под ред. Б.А.Рубина. — М., 1978. — 408 с., ил.
28. Брюханов А.В., Косов И.В. Изменение температур в слое порубочных остатков и почве при контролируемых выжиганиях на вырубках в темнохвойных лесах Восточного Саяна // Ботанические исследования в Сибири. — Вып. 10. — Красноярск, 2002. — С. 32—41.
29. Валендик Э.Н., Гевель Н.Ф. О полноте сгорания некоторых лесных горючих материалов // Проблемы лесной пирологии. — Красноярск, 1975. — С. 127—137.
30. Валендик Э.Н., Иванова Г.А. Экстремальные пожароопасные сезоны в лесах Сибири // Лесное хозяйство. — 1989. — № 5. — С. 57—59.



31. Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. — М., 1968. — Т. 1. — 551 с.
32. Васенев И.И. Почвенные сукцессии как форма эволюции почв таежных и антропогенно измененных лесостепных экосистем: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. — М., 2003. — 49 с.
33. Волокитина А.В. Интенсивность горения напочвенного покрова в зависимости от его послыного влагосодержания // Прогнозирование лесных пожаров. — Красноярск, 1978. — С. 68—86.
34. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу: Учеб. пособие для студ. вузов / Под ред. И.П.Ермакова. — М., 2003. — 256 с.
35. Годнев Т.Н. Хлорофилл, его строение и образование у растений. — Минск, 1963. — 263 с.
36. Головки Т.К. Дыхание растений: физиологические аспекты. — СПб., 1999. — 204 с.
37. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений приполярного Урала // Ботанический журнал. — 2007. — Т. 92. — № 11. — С. 1732—1744.
38. Голубцова О.С. Динамика изменения абиотических факторов в растительных сообществах в процессе пирогенной сукцессии // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: Теория, методы, практика: доклады III междунар. научно-практ. конф. (Нижевартовск, 25—27 октября 2006 г.). — Нижевартовск, 2007. — С. 144—145.
39. Голубцова О.С. Изменение численности микроорганизмов и грибов, ферментативной активности в почвах на разных стадиях послепожарного восстановления леса // Проблемы современной биологии: Мат-лы III Международ. научно-практ. конф. — М., 2012. — С. 103—109.
40. Голубцова О.С. Особенности интенсивности транспирации у травянистых растений на разных стадиях пирогенной сукцессии // Современная биология: вопросы и ответы: Мат-лы I Международ. науч. конф. (20—21 января 2012 г.). — СПб.; Петрозаводск, 2012. — С. 139—143.
41. Голубцова О.С. Особенности содержания пигментов у травянистых растений, находящихся в сообществах на разных стадиях пирогенной сукцессии // Естественные и технические науки. — М., 2010. — № 4. — С. 69—72.
42. Голубцова О.С. Структура биомассы и типы экологической стратегии травянистых растений на разных стадиях пирогенной сукцессии // Оптимизация управления антропогенными воздействиями в целях устойчивого развития Северных регионов: Сб. докл. Международ. экологического форума. — Нижевартовск, 2008. — С. 131—133.

43. Горев Г.В. Оценка климатической предрасположенности территории к возникновению лесных пожаров (на примере Томской области): Дис. ... канд. геогр. наук. — Томск, 2004. — 129 с.
44. Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. — 2005. — № 3. — С. 37—45.
45. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. — Л., 1989. — 203 с.
46. ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. — М., 1991.
47. Гребенюк Г.Н. Мониторинг состояния лесных геосистем таежной зоны Западной Сибири (на примере бассейна реки Вах): Монография. — Нижневартовск, 2008. — 289 с.
48. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3 т. / Пер. с англ.; Под ред. Р.Сопера. — М., 1990. — Т. 2. — 325 с.
49. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., Краткий справочник по физиологии растений. — Киев, 1973. — 591 с.
50. Денисова С.И. Полевая практика по экологии: Учеб. пособие. — Минск, 1999. — 120 с.
51. Диченков Н.А. Географичность запасов лесных горючих материалов // Лесохозяйственная информация. — 1992. — Вып. 257. — С. 156—160.
52. Добровольский Г.В. Практикум по географии почв с основами почвоведения: Учеб. пособие для вузов. — М., 2001. — 144 с.
53. Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экология почв. Учение об экологических функциях почв: Учебник. — М., 2006. — 364 с. (Классический университетский учебник).
54. Добровольский Г.В., Шеремет Б.В. Афанасьева Т.В., Палечек Л.А. Почвы // Энциклопедия природы России. — М., 1998. — 368 с.; 32 цв. ил.
55. Дюкарев А.Г. Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири. — Томск, 2005. — 284 с.
56. Евдокименко М.Д. Послепожарная динамика микроклимата и гидротермического режима мерзлотных почв в лиственничниках Станового хребта // Сибирский экологический журнал. — 1996. — № 1. — С. 75—78.
57. Егоров Н.С. Практикум по микробиологии. — М., 1976. — 307 с.
58. Ефремова Т.Т., Аврова А.Ф., Ефремов С.П., Мелентьева Н.В. Минеральная компонента подстилок болотных березняков: условия накопления и связь с продуктивностью древостоев // Биология. Журнал Сибирского федерального университета. — 2010. — № 3(2). — С. 211—223.

59. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв: Учебник. — 3-е изд., испр. и доп. — М., 2005. — 445 с., илл. (Классический университетский учебник).
60. Зимоглядова Т.В., Каргашева И.А., Шабалдас О.Г. Практикум по микробиологии: Учеб. пособие. — М.; Ставрополь, 2007. — 148 с.
61. Иванова Г.А. Зонально-экологические особенности лесных пожаров в сосняках средней Сибири: Дис. ... д-ра биол. наук. Ин-т леса им. В.Н.Сукачева ИЛ СО РАН. — Красноярск, 2006. — 405 с.
62. Иванова Г.А., Перевозникова В.Д. Послепожарное формирование живого напочвенного покрова в сосняках Среднего Приангарья // Сибирский экологический журнал. — 1996. — Т. 3. — № 1. — С. 109—114.
63. Иванова Н.А., Титов Ю.В. Экология растений: Учеб. пособие. — Томск, 2002. — 120 с.
64. Иванова Н.А., Голубцова О.С. Динамика изменения видового состава и проективного покрытия растений на разных стадиях послепожарного восстановления леса в условиях Среднего Приобья // Вестн. НГТУ. — 2011. — № 2: Естественные науки и науки о Земле. — С. 6—11.
65. Иванова Н.А., Голубцова О.С. Особенности абиотических факторов в сообществах, находящихся на разных этапах послепожарного возобновления в условиях среднетаежной подзоны Западной Сибири // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов — теория, методы, практика: Докл. IV Международ. научно-практ. конф. (Нижневартовск, 26—30 октября 2010 г.). — Нижневартовск, 2010. — С. 131—134.
66. Иванова Н.А., Голубцова О.С. Особенности фотосинтеза и биологическая продуктивность травянистых растений на разных этапах послепожарного возобновления леса в среднетаежной подзоне Западной Сибири // Естественные и технические науки. — 2010. — № 4. — С. 73—76.
67. Иванова Н.А., Костюченко Р.Н. Эколого-физиологические механизмы адаптации некоторых видов ив в различных условиях обитания на территории Среднего Приобья: Монография. — Нижневартовск, 2011. — 163 с.
68. Иванова Н.А., Юмагулова Э.Р. Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии сосудистых растений верховых болот: Монография. — Ханты-Мансийск, 2010. — 165 с.
69. Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т., Тараканов В.В. Естественное лесовосстановление на гарях Среднеобских боров. — Новосибирск, 2003. — 196 с.
70. Ипатов В.С., Кирикова А.А. Фитоценология: Учебник. — СПб., 1999. — 316 с.
71. Исаев А.П. Естественное лесовозобновление на вырубках и гарях // Лес и вечная мерзлота: особенности состава и структуры лесов

мерзлотного региона, проблемы рационального ведения хозяйства и охраны. — Якутск, 2000. — С. 99—102.

72. Иштугин Я.Н. Лесовосстановление на гарях в ленточных борах Алтая. — Барнаул, 2004. — 112 с.

73. Иштугин Я.Н., Фокин А.С. Начальная стадия восстановления гарей // Бот. исслед. Сибири и Казахстана. — Барнаул, 1999. — Вып. 5. — С. 110—111.

74. Калиниченко Н.П., Писаренко А.И., Смирнов Н.А. Лесовосстановление на вырубках. — М., 1991. — 384 с.

75. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. — М., 1981 — 261 с.

76. Карпачевский Л.О. Структура почвенного покрова и разнообразие лесных фитоценозов // Почвоведение. — № 6. — 1996. — С. 722—727.

77. Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. — М., 2005. — 336 с.

78. Качинский Н.А. Почва, ее свойства и жизнь. — М., 1975. — 291 с.

79. Ключников М.В., Парамонов Е.Г. Естественное возобновление сосны на вырубках и гарях в Приобье // Вестн. Алтайск. гос. аграрн. ун-та. — 2010. — № 4 (66). — С. 56—60.

80. Комарова Т.А. Лесовосстановительные сукцессии после пожаров в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Лесоведение. — 1999. — № 3. — С. 53—56.

81. Комарова Т.А. Лесовосстановительные сукцессии после пожаров в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Растения в муссонном климате: Мат-лы V науч. конф. (Владивосток, 20—23 октября 2009 г.). — Владивосток, 2009. — С. 193—197.

82. Комарова Т.А. Лесовосстановительный процесс после пожаров в кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня // Теория лесообразовательного процесса. — Красноярск, 1991. — С. 69—72.

83. Комарова Т.А. О некоторых закономерностях вторичных сукцессий (на примере послепожарного лесовосстановительного процесса) // Журнал общей биологии. — 1980. — № 3. — С. 397—401.

84. Комарова Т.А. Послепожарные лесовосстановительные смены в широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня // Состояние лесов Дальнего Востока и актуальные проблемы лесоправления: Мат-лы Всерос. конф. с международ. участием. — Хабаровск, 2009. — С. 209—211.

85. Комарова Т.А. Сукцессии и актуальные вопросы их изучения // Общество — Среда — Развитие: Научно-теоретический журнал. 2011. — № 1. — С. 233—238.

86. Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Тр. БИН АН СССР. — 1954. — Сер. Геоботаника. — Вып. 9. — С. 75—149.

87. Косов И.В. Методы оценки огнестойкости сосны обыкновенной // Исследования компонентов лесных экосистем Сибири: Мат-лы конф. молодых ученых. — Красноярск, 2004. — С. 35—38.
88. Косов И.В. Устойчивость хвойных пород к воздействию лесных пожаров: Дис. ... канд. с.-х. наук. — Красноярск, 2006. — 133 с.
89. Краснощеков Ю.Н. Трансформация серогумусовых почв сосновых лесов под влиянием пожаров в юго-западном Прибайкалье // Лесоведение. — 2011. — № 2. — С. 3—12.
90. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. — М., 1961. — 255 с.
91. Кудаярова Г.П., Усманов И.Ю. Гормональная регуляция соотношения биомассы побег/корень при стрессе // Журнал общей биологии. 1999. — № 6. — С. 56—60.
92. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений: Учеб. для вузов. — М., 2005. — 736 с.
93. Кузьменко Е.И., Смолоногов Е.П. Лесные экосистемы средней и южной тайги Западно-Сибирской равнины: Структура и пространственно-временная динамика. — Новосибирск, 2000. — 218 с.
94. Курбатский Н.П. Классификация лесных пожаров // Вопросы лесоведения. — Красноярск, 1970. — Т. 1. — С. 384—405.
95. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. для вузов. — М., 1990. — 350 с.
96. Лархер В. Экология растений. — М., 1978. — 384 с.
97. Леса и лесное хозяйство Ханты-Мансийского автономного округа — Югры в 2004—2005 годах: Обзор / Департамент лесного хозяйства ХМАО — Югры, Сибирский научно-исследовательский и проектный институт рационального природопользования. — Ханты-Мансийск, 2007. — 61 с.
98. Липс С.Г. Роль неорганического азота в процессах адаптации растений // Физиология растений. — 1997. — Т. 44. — № 4. — С. 487—498.
99. Луганский Н.А., Залесов С.В., Щавровский В.А. Лесоведение: Учеб. пособие. — Екатеринбург, 1996. — 373 с.
100. Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. Питательный режим почв северотаежных лесов. — М., 2008. — 342 с.
101. Лыткина Л.П. Динамика растительного покрова на горях листовенных лесов Лено-Амгинского междуречья (Центральная Якутия): Дис. ... канд. биол. наук. — Якутск, 2005. — 200 с.
102. Малиновских А.А. Начальные стадии пирогенных сукцессий в ленточных борах (на примере юго-западной части ленточных боров Алтайского края): Дис. ... канд. биол. наук. — Барнаул, 2003. — 157 с.
103. Медведев С.С. Практикум по минеральному питанию и водному обмену растений: Учеб. пособие / Под ред. В.В.Полевого, А.Ю.Батова. — СПб., 1996. — 164 с.

104. Мелехов И.С. Лесная пирология: Учеб. пособие для студ. лесохоз. фак-тов. — М., 1982. — 68 с.
105. Мелехов И.С. Об отложении лесной подстилки в зависимости от типа леса // Тр. АЛТИ. Архангельск, 1957. — С. 15.
106. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. — М., 2002. — 264 с.
107. Миронова С.И. Опыт градиентного анализа сукцессий растительности на промышленных отвалах в Якутии // Ботанический журнал. — 1999. — Т. 84. — № 12. — С. 99—105.
108. Миронова С.И., Лыткина Л.П. Сукцессия растительности на горях Центральной Якутии // Наука и образование. — Якутск, 2003. — № 4. — С. 108—110.
109. Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. — М., 1978. — 315 с.
110. Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск, 1978. — С. 5.
111. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез: Физиолого-экологические и биохимические аспекты. 2-е изд., испр. и доп. — М., 2006. — 448 с.
112. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. — СПб., 1912. — 83 с.
113. Москальченко С.А. Пожарная опасность и лесовозобновление на нарушенных лесных территориях Нижнего Приангарья): Автореф. ... дис. канд. с.-х. наук. — Красноярск, 2009. — 22 с.
114. Муравьев А.Г., Каррыев Б.Б., Ляндзберг А.Р. Оценка экологического состояния почвы. — 2-е изд., испр. и доп. — СПб., 2000. — 164 с.
115. Мурей И.А., Величков Д.К. Скорость видимого фотосинтеза и дыхания у подсолнечника и кукурузы // Физиология растений. — 1981. — Т. 28. — № 6. — С. 1109—1118.
116. Наумов А.В. Дыхание почвы: Составляющие, экологические функции, географические закономерности. — Новосибирск, 2009. — 208 с.
117. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. — Л., 1987. — 192 с.
118. Орешков Д.Н., Шишкин А.С. Динамика животного населения при воздействии пожаров разной интенсивности в среднетаежных сосняках Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. — 2003. — Т. 10. — № 6. — С. 743—748.
119. Основы почвоведения / Под ред. д-ра биол. наук, проф. С.П.Кулижского и д-ра геогр. наук, проф. А.Н.Рудого. — Томск, 2005. — 408 с.
120. Пианка Э. Эволюционная экология. — М., 1981. — 399 с.
121. Пильщикова Н.В. Физиология растений с основами микробиологии. — М., 2004. — 184 с.; ил.

122. Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. — М., 1966. — 64 с.
123. Полевой В.В. Физиология растений. — М., 1989. — 464 с.
124. Поликарпов Н.П. Эколого-географические закономерности естественного лесовозобновления // Лесное хозяйство. — 1978. — № 3. — 61 с.
125. Пономарева И.Н. Экология растений с основами биогеоценологии: Пособие для учителей. — М., 1978. — 207 с.: ил.
126. Попов С.Ю. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России // Ботанический журнал. — 2000. — № 2. — С. 89—93.
127. Практикум по физиологии растений / Под ред. проф. И.И.Гунара. — М., 1972. — 168 с.: ил.
128. Предеина И.В. Динамика нижних ярусов растительности в кедровниках средней подзоны тайги Западной Сибири: Дис. ... канд. с.-х. наук. — Екатеринбург, 2006. — 219 с.
129. Прокопьев Е.П. Экология растений: Особи, виды, экогруппы, жизненные формы. — Томск, 2001. — 340 с.
130. Протопопов В.В. Микроклиматические условия в зарослях кипрея (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) // Ботанический журнал. — 1959. — Т. 44. — № 8. — С. 1143—1147.
131. Протопопов В.В. Условия освещенности в кедровых древостоях Западного Саяна // Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. — Красноярск, 1965. — С. 45—52.
132. Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны и высокогорий Памира // Тез. IV молодежной конф. ботаников. — СПб., 2000. — С. 58.
133. Работнов Т.А. Фитоценология: Учеб. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. — М., 1992. — 352 с.
134. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Отв. ред. Н.Г.Федорец. — М., 2006. — 287 с.
135. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. — М., 1981. — 274 с.
136. Раменский Л.Г. Избранные работы: Проблемы и методы изучения растительного покрова. — Л., 1971. — 334 с.
137. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — М., 1965. — 472 с.
138. Рассеянные элементы в бореальных лесах / Отв. ред. А.С.Исаев. — М., 2004. — 616 с.
139. Рахманкулова З.Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. — 2002. — Т. 63. — № 3. — С. 239—248.

140. Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В.Добровольский. — М., 2002. — 364 с.: ил.
141. Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. — М., 1965. — 324 с.
142. Родин Л.Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Ботанический журнал. — 1981. — № 12. — С. 1673—1684.
143. Розанов С.И. Показатели разнообразия в оценке сукцессионного состояния экосистем // Успехи современной биологии. — 1999. — Т. 119. — № 4. — С. 404—410.
144. Русанов А.М. Почва как фактор восстановления растительности естественных пастбищ // Экология. — 2011. — № 1. — С. 34—42.
145. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Почвенный запас семян травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание // Леса Подмосковья. — М., 1965. — С. 10—25.
146. Седых В.Н. Леса Западной Сибири и нефтегазовый комплекс. — М., 1997. — Вып. 1. — 36 с.
147. Седых В.Н. Особенности возрастной динамики кедровых лесов Среднего Приобья // Возобновление и устойчивость лесов Западной Сибири. — М., 1983. — С. 66—74.
148. Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья. — Новосибирск, 1979. — 112 с.
149. Седых В.Н., Смолоногов Е.П. Восстановительная динамика темнохвойно-кедровых лесов низовий р.Назым // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. — Свердловск, 1975. — С. 148—157.
150. Семихатова О.Н., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений: Учеб. пособие. — СПб., 2001. — 224 с.
151. Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство: Учебник для студ. вузов. — М., 2005. — 256 с.
152. Сергеев В.Е., Трефилкин А.В. Естественное возобновление кедров сибирского под пологом материнских древостоев в условиях Горной Шории // Хвойные бореальной зоны. — Красноярск, 2004. — Вып. 2. — С. 84—87.
153. Серебряков Н.Г. Экологическая морфология растений. — М., 1962. — 420 с.
154. Слейчер Р.М. Водный режим растений. — М., 1970. — 362 с.
155. Смоленцев Б.А. Структура почвенного покрова Сибирских Увалов. — Новосибирск, 2002. — 118 с.
156. Сморгалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. — 2011. — № 6. — С. 429—435.



157. Состояние окружающей среды и природных ресурсов в г. Нижневартовске и Нижневартовском районе в 2006 году. — Нижневартовск, 2008. — 82 с.
158. Софронов М.А., Вакуров А.Д. Огонь в лесу. — Новосибирск, 1981. — 124 с.
159. Стрижалка К., Костицка-Гугала А., Латовски Д. Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами // Физиология растений. — 2003. — Т. 50. — № 2. — С. 188—193.
160. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / Отв. ред. Г.В.Добровольский. — М., 2003. — 364 с.
161. Суворова Г.Г., Щербатюк А.С., Янькова Л.С. Особенности изменения дневной фотосинтетической продуктивности у хвойных. I. Лиственница сибирская // Сибирский экологический журнал. — 2004. — № 1. — С. 67—72.
162. Суворова Г.Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири / Отв. ред. Р.К.Салаяев; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Сиб. ин-т физиол. и биохим. растений. — Новосибирск, 2009. — 195 с.
163. Сукачев В.Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие // ДАН СССР. — 1941. — Т. 30. Вып. 8 — С. 752—755.
164. Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Науч. тр. ин-та леса АН СССР. — 1953. — Вып. 1. — С. 5—44.
165. Тазабеков Т.Т., Гнездилова Л.П. Описание и анализ почвы. — Алма-Ата, 1972. — 192 с.
166. Таланцев Н.К. Влияние климатических факторов на динамику возобновления кедра // Продуктивность и восстановительная динамика лесов Западной Сибири. — Новосибирск, 1971. — С. 186—194.
167. Тарабукина В.Г., Савинов Г.М. Влияние пожаров на мерзлотные почвы. — Новосибирск, 1990. — 120 с.
168. Тарасов П.А., Иванов В.А., Иванова Г.А. Особенности температурного режима почв в сосняках средней тайги, пройденных низовыми пожарами // Хвойные бореальной зоны. — 2008. — № 3—4. — С. 300—304.
169. Телюк Н.А. Динамика влагосодержания и толщины листа как фактор адаптации растений к условиям существования // Актуальные вопросы ботаники и физиологии растений: Мат-лы междунар. конф. — Саранск, 2004. — С. 215—216.
170. Трефилкин А.В. Лесовозобновительные процессы в зональном природном комплексе пихтово-кедровых лесов юга Западной Сибири (Кемеровская область): Дис. ... канд. с.-х. наук. — Екатеринбург, 2006. — 116 с.

171. Усманов И.Ю., Ильясов Ф.Р., Наумова Л.Г. Адаптивные стратегии растений Южного Урала // Экология. — 1995. — № 1. — С. 3—8.
172. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений: Учебник. — М., 2001. — 224 с.
173. Уткин А.И. Лесообразовательный процесс с позиции экологии // Теория лесообразовательного процесса: Тез. докл. — Красноярск, 1991. — С. 161.
174. Уфимцева К.А. Почвы южной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины. — М., 1974. — 203 с.
175. Фуряев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. — Новосибирск, 1996. — 251 с.
176. Фуряев В.В., Самсоненко С.Д. Исследование роли пожаров в формировании бореальных лесов // Лесоведение. — 2011. — № 3. — С. 73—79.
177. Хазиев Ф.Х. Почва и биоразнообразие // Экология. — 2011. — № 3. — С. 184—190.
178. Хренов В.Я. Почвы Тюменской области: Словарь-справочник. — Екатеринбург, 2002. — 156 с.
179. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. — М., 1978. — 215 с.
180. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. — М., 1983. — 196 с.
181. Черемисинов Н.А., Боева Л.И., Семихатова О.А. Практикум по микробиологии: Учеб. пособие. — 2-е изд., перераб. и доп. — М., 1967. — 171 с.
182. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. — СПб., 1995. — 992 с.
183. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. — Л., 1981. — 510 с.
184. Чигинева Н.И. Влияние доступности соединений углерода и азота на структуру грибных сообществ и скорость деструкции растительного опада: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. — М., 2009. — 23 с.
185. Чижов Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского автономного округа / Предисл. В.В. Козина. — Тюмень, 1998. — 144 с.
186. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений: Учеб. пособие. — СПб., 2002. — 244 с.
187. Шенников А.П. Введение в геоботанику. — Л., 1964. — 447 с.
188. Шенников А.П. Экология растений. — М., 1950. — 373 с.
189. Шепелев А.И. Почвы центральной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины (в пределах ХМАО). — Сургут, 2007. — 32 с.
190. Шешуков М.А., Громыко С.А. Влияние пирогенного фактора на формирование лесов в различных зонально-географических условиях Дальнего Востока // Вестник ТОГУ. — 2008. — № 1 (8). — С. 21—26.

191. Щетинский Е.А. Организация охраны лесов и тушение лесных пожаров: Учеб. пособие. — Пушкино, 2010. — 117 с.
192. Щетинский Е.А. Тушение лесных пожаров: Учеб. пособие по подготовке руководителей тушения лесных пожаров. — Пушкино, 2011. — 188 с.
193. Экология / В.В.Денисов, В.В.Гутенев, И.А.Луганская и др. — М., 2006. — 728 с.
194. Экология микроорганизмов: Учеб. для студ. вузов / Под ред. А.И.Петрусова. — М., 2004. — 272 с.
195. Agee J.K. Fire ecology of Pacific Northwest forests. Washington D.C., 1993. — 93 p.
196. Bazzaz F.A. The physiological ecology of plant succession // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10. — 1979. — P. 351—371.
197. Bolin B. How much CO will remain in the atmosphere? // *The greenhouse effect, climate change and ecosystems*, SCOPE 29. — L., 1986. — P. 93—155.
198. Clements F.E. Plant succession and indicators. — N.Y., 1928. — 452 p.
199. Clements F.E. Plant succession: Analysis of the development of vegetation // *Carnegie Institution of Washington Publications*. — № 242. — Washington D.C., 1916. — 512 p.
200. Curry J.R., Fonta W.L. Forest fire behavior studies // *Mechan. Eng.* — 1940. — V. 62. — № 3. — P. 220—223.
201. Davis K.P. Forest fire: control and use. — N.Y., Toronto, L., 1959. — 584 p.
202. Driscoll K.G., Arocena J.M., Massicote H.B. Post fire nitrogen content and vegetation composition in sub-boreal spruce forest of British Columbia's central interior, Canada // *Forest Ecol. And Manag.* — 1999. — Vol. 121. — P. 227—237.
203. Durand L.Z., Goldstein G. Photosynthesis, photo inhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii // *Ecologia*. — 2001. — V. 126. — P. 345—352.
204. Evans J.P. Photosynthesis — the dependence on nitrogen partitioning // *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. — Hague, 1989. — P. 159—170.
205. Gertini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // *Ecologia*. — 2005. — V. 143. — P. 1—10.
206. Landolt E. Okologische Zeigerwerths zur Sweizer Flora // *Veroff. Geobot. Inst. ETH*. — Zurich, 1977. — H. 64. — P. 1—208.
207. Lichtenthaler H.K., Adaptation of chloroplast — ultrastructure and chlorophyll — protein levels — to highlight and low-light growth conditions // *Physiol. plant.* — 1982. — № 4. — P. 464—475.

208. Lou J., Zhou X. Soil respiration and the environment. — Burlington, 2006 — 316 p.
209. Mutch R.W. Wildfires and ecosystems — a hypothesis // *Ecology*. — 1970. — V. 51. — № 6. — P. 1051—1074.
210. Parra J.G., Rivero V.C., Lopez T.I. Forms of Mn in soils affected by a forest fire // *Sci. Total Environ.* — 1996. — Vol. 181. — P. 231—236.
211. Ryan M.G., Low B.E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // *Biogeochemistry*. — 2005. — V. 73. — № 1. — P. 3—27.
212. Wickware G.M., Mason J.A. Soil chemical changes and plant succession following experimental burning in immature jack pine. Pap. Workshop “Sustainable Site Prod. Can. Forest” // *Canadian Journal Soil Science*. — 1998. — № 1. — P. 93—101.

## Приложения

### Приложение 1

#### Динамика лесных пожаров по Нижневартовскому лесхозу за 2000—2011 гг.

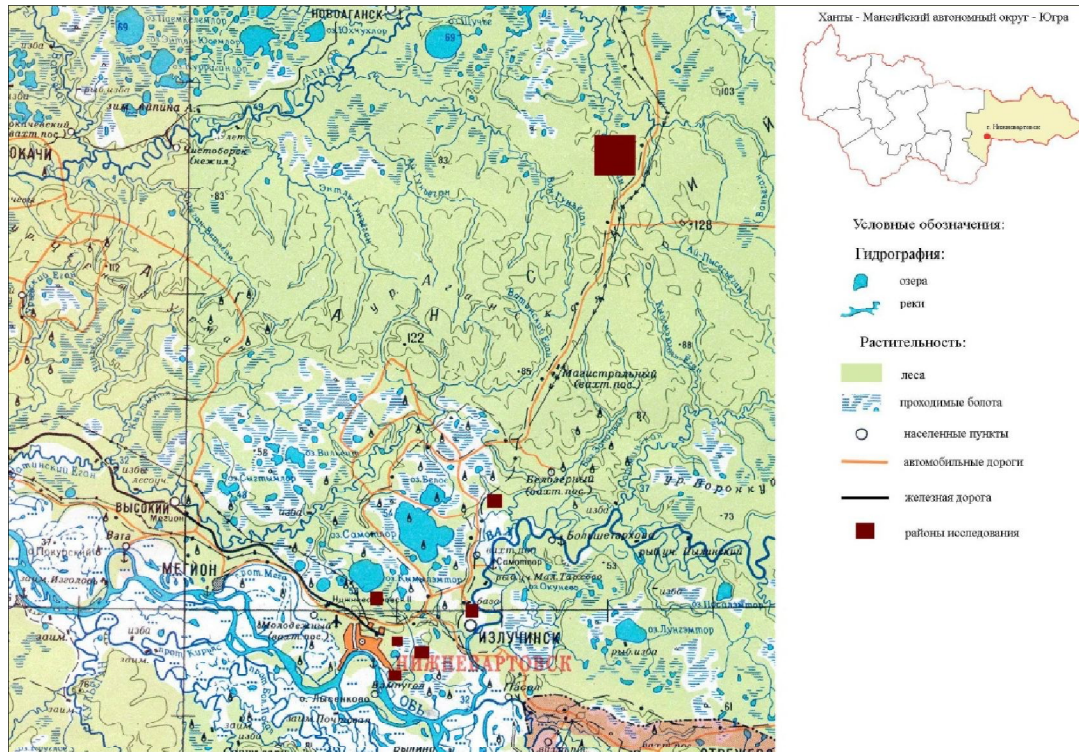
Годы	Кол-во пожаров	Площадь пожаров, га	Причины пожаров				
			Гроза	Местное население	Нефтедобыча	Лесозаготовка	Неизвестные причины
2000	75	859	43	28	3	0	1
2001	11	152	7	4	0	0	0
2002	35	97	23	12	0	0	0
2003	117	7784	51	65	0	0	1
2004	77	1676	37	40	0	0	0
2005	95	10953	59	4	2	0	30
2006	64	2035,1	27	0	1	0	36
2007	58	932	10	8	0	0	40
2008	55	354	25	3	0	0	27
2009	54	279	0	0	0	0	0
2010	14	22	14	0	0	0	0
2011	28	480,7	18	0	0	0	10

*Примечание:* Территория лесхоза обслуживается тремя авиаотделениями Ханты-Мансийской базы авиационной охраны лесов от пожаров.

**Зона авиационной охраны — 5,2 млн га,**

**Зона наземной охраны — 248,9 тыс га.**

Карта-схема Нижневартовского района, Ханты-Мансийского автономного округа — Югры



**Сообщества, находящиеся на разных этапах  
послепожарного восстановления леса  
(фото О.С.Голубцовой)**



Кипрейно-разнотравное сообщество



Осиново-березовое разнотравное сообщество





Сосново-березовое брусничное сообщество



Сосново-березовое брусничное сообщество





Сосново-кедровое брусничное сообщество



Кедровник хвощово-осоковый

**Геоботаническое описание экспериментальных участков,  
находящихся на разных этапах послепожарного возобновления леса**

№ п/п	Параметры	Сообщества						
		3	4	5	6	7	8	9
1.	Название фитоценоза	Горельник	Кипрейно-разнотравное	Травяно-кустарничковое	Осиново-березовое разнотравное	Сосново-березовое брусничное	Сосново-кедровое брусничное	Кедровник хвощово-осоковый
2.	Тип растительности	–	травянистый	травяно-кустарничковый	древесно-кустарничковый	древесно-кустарничковый	древесно-кустарничковый	древесный
	I ярус	–	–	–	1 полог: – 2 полог: осина, береза пушистая 3 полог: сосна обыкновенная	1 полог: сосна обыкновенная, береза пушистая 2 полог: осина, сосна сибирская 3 полог: сосна сибирская	1 полог: сосна обыкновенная, сосна сибирская 2 полог: береза пушистая, осина, сосна сибирская 3 полог: –	1 полог: сосна сибирская 2 полог: – 3 полог: –
	II ярус	–	–	–	–	–	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	III ярус	–	иван-чай узколистный, клевер ползучий, вейник наземный, вейник тупоколо-сковый	иван-чай узколистный, вейник наземный, вейник тупоколо-сковый, багульник болотный	вейник наземный, седмичник европейский, майник двулистный, багульник болотный, черника	вейник наземный, седмичник европейский, майник двулистный, черника, брусника	хвощ лесной, майник двулистный, осока шаровидная, брусника, черника	хвощ лесной, осока шаровидная
	IV ярус	–	–	–	кукушкин лен ( <i>Polytrichum commune</i> Hedw.), сфагнум Туидиум Филиберта ( <i>Sphagnum Thuidium philibertii</i> ), сфагнум Гиргезона ( <i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow), сфагнум	сфагнум Туидиум Филиберта ( <i>Sphagnum Thuidium philibertii</i> ), сфагнум узколистный ( <i>Sph. angustifolium</i> (Warnst.) C.E.O. Jensen), лишайники рода кладония ( <i>Cladonia rangiferina</i>	сфагнум магелланский ( <i>Sph. magellanicum</i> Brid.), кукушкин лен ( <i>Polytrichum commune</i> Hedw.), хилокомиум блестящий ( <i>Hylocomium splendens</i> ), лишайники рода гипогимния	13 видов мхов и лишайников, доминирует кукушкин лен ( <i>Polytrichum commune</i> Hedw.), небольшими пятнами есть ягельный мох, на более влажных западных располагается сфагнум

1	2	3	4	5	6	7	8	9
					узколистный ( <i>Sph. angustifolium</i> (Warnst.) C.E.O. Jensen), сфагнум бурый ( <i>Sph. fuscum</i> (Schimp.) H.Kinggr.)	(L.) Weber ex F.H.Wigg., <i>Cladonia cornuta</i> , <i>Cladonia crispata</i> , гипогимния вздутая ( <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.)	вздутая ( <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.) и пармелия блуждающая ( <i>Parmelia vagans</i> Nyl.), гедвигия реснитчатая ( <i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) Beauv.)	остроконечный ( <i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.), сфагнум узколистный ( <i>Sph. angustifolium</i> (Warnst.) C.E.O. Jensen), сфагнум гиргезона ( <i>Sph. girgensohnii</i> Russow), сфагнум Туидиум Филиберта ( <i>Sphagnum Thuidium philibertii</i> ), лишайники рода кладония (альпийская, лесная,

1	2	3	4	5	6	7	8	9
								оленья, стройная, бокальчатая, листоватая) и рода цет- рария (ис- ландская)
3.	Состав дре- востоя по сомкнута- сти пород	–	–	–	36Ос31Б11С	22С18Б9Ос 9К	17С15К6Б4 Ос	41К
4.	Сомкну- тость дре- востоя, %	–	–	–	35	45	55	60
5.	Высота древостоя, м	–	–	–	Ос – 9 м, Б – 8 м, С – 4 м	С – 13 м, Б – 12 м, Ос – 8 м, К – 5 м	С – 17 м, К – 17 м, Б – 16 м, Ос – 10 м	К – 16 м
6.	Средний диаметр стволов де- ревьев, см	–	–	–	Ос – 6 см, Б – 6 см, С – 7 см	С – 18 см, Б – 12 см, Ос – 6 см, К – 6 см	С – 22 см, К – 20 см, Б – 14 см, Ос – 8 см	К – 24 см
7.	Общее про- ективное покрытие	–	65–70%, 75–80%, 90–95%	35–40%, 55%, 65%	60–70%, 70–80%, 70–75%	45–50%, 55–60%, 65–70%	30–35%, 35–28%, 25–20%	15–20%, 20–25%, 30%

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	травяни- стых рас- тений							
8.	Тип почвы	подзоли- стые	подзоли- стые	подзоли- стые	дерново- подзолистые	дерново- подзолистые	дерново- подзолистые	подзоли- стые
9.	Почва	суглини- стая, бога- тая, сырая	суглини- стая, бога- тая, сырая	суглини- стая, бога- тая, сырая	супесчаная, среднего плодородия, влажная	супесчаная, среднего плодородия, влажная	супесчаная, бедная, су- хая	супесчаная, бедная, су- хая
10.	Лесная подстилка	выгорела на 80%, толщи- на на окраи- не экспери- ментального участка сильно-раз- ложившаяся 0,3–2 см	средне-раз- ложившаяся, толщина 0,6–1 см, до 2 см	средне-раз- ложившаяся, толщина 1,5–1,8 см, до 2 см	средне-раз- ложившаяся, толщина 0,8–2,3 см	средне-раз- ложившаяся, толщина 2,7 (в рай- оне гари) – 3,8 см	слабо-раз- ложившаяся, толщина 4,5–5,7 см	слабо-раз- ложившаяся, толщина 6–8 см
11.	Задернован- ность поч- вы в травя- ных фито- ценозах, %	0%	1–2%, 4%, 5–7%	11–13%, 15–18%, 20%	25%, 28–30%, 30%	25–30%, 35%, 35–40%	20–25%, 30–38%, 40%	15–20% 20–22% 25%
12.	Площадь пожара, га	18,3	10	12,3	1,7	3	1,9	20,1

**Статистические данные интенсивности освещения  
на всех измеряемых уровнях**

Сообщества	Статистические показатели			
	$\bar{x}$	$s \pm$	cv	m
Горельник	37,3	2,08	5,57	0,93
Кипрейно-разнотравное сообщество	28,3	5,68	20,06	2,54
Травяно-кустарничковое сообщество	27,6	6,80	24,60	3,05
Осиново-березовое разнотравное сообщество	23	9	39,13	4,03
Сосново-березовое брусничное сообщество	21	9,53	45,42	4,27
Сосново-кедровое брусничное сообщество	14,3	6,50	45,39	2,91
Кедровник хвощово-осоковый	10,3	4,04	39,11	1,81

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение, тыс. лк,  $s \pm$  — стандартное отклонение, cv — коэффициент вариации, m — ошибка среднего.

**Статистические данные по температурному режиму почвы**

Сообщества	Статистические показатели	Температура почвы на разных глубинах, °С				
		5 см	10 см	15 см	20 см	25 см
Горельник	$\bar{x}$	24,4	24,06	23,7	23,03	21,95
	$s \pm$	1,7	1,8	1,7	2	2,3
	$cv$	7,1	7,5	7,4	8,7	10,3
	$m$	0,8	0,8	0,8	0,9	1,02
Кипрейно-разнотравное сообщество	$\bar{x}$	14,8	13,3	11,83	10,3	8,86
	$s \pm$	3,7	4,3	3,6	2,7	1,7
	$cv$	25,4	32,7	30,1	26,7	19,08
	$m$	1,7	1,96	1,64	1,23	0,76
Травяно-кустарничковое сообщество	$\bar{x}$	11,9	10	8,7	7,6	6,9
	$s \pm$	5,4	4,4	2,9	2,09	1,2
	$cv$	44,9	43,5	32,9	27,5	17,4
	$m$	2,4	1,95	1,28	0,94	0,54
Осиново-березовое разнотравное сообщество	$\bar{x}$	11,2	9,7	8,2	7,2	6,3
	$s \pm$	5,6	4,2	2,4	1,8	1,13
	$cv$	49,6	43,4	29,2	25,3	18,02
	$m$	2,5	1,9	1,07	0,8	0,5
Сосново-березовое брусничное сообщество	$\bar{x}$	10,7	9,2	7,3	6,3	5,53
	$s \pm$	5,5	3,8	1,9	1,7	1,53
	$cv$	51,1	40,5	26,7	26,9	27,6
	$m$	2,5	1,68	0,88	0,76	0,68
Сосново-кедровое брусничное сообщество	$\bar{x}$	9,6	8,96	7,03	6	4,13
	$s \pm$	4,7	4,3	2,6	2,6	1,27
	$cv$	48,7	48,7	37,4	44,09	30,7
	$m$	2,11	1,95	1,17	1,18	0,56
Кедровник хвощово-осоковый	$\bar{x}$	6,93	6,56	5,7	4,6	3,48
	$s \pm$	3,03	2,85	2,2	1,8	1,33
	$cv$	43,8	43,5	38,1	38,6	38,2
	$m$	1,36	1,28	0,98	0,8	0,59

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.



**Статистические данные по температурному режиму воздуха**

Сообщества	Статистические показатели	Температура воздуха, °С		
		на уровне травяно-кустарничкового яруса	под пологом	на открытом пространстве
Горельник	$\bar{x}$	25	25	25
	$s \pm$	0	0	0
	$cv$	0	0	0
	$m$	0	0	0
Кипрейно-разнотравное сообщество	$\bar{x}$	21,7	25	25
	$s \pm$	7,63	0	7,55
	$cv$	35,3	0	30,2
	$m$	3,4	0	3,4
Травяно-кустарничковое сообщество	$\bar{x}$	20,9	25	25
	$s \pm$	7,57	0	7,55
	$cv$	36,2	0	30,2
	$m$	3,39	0	3,38
Осиново-березовое разнотравное сообщество	$\bar{x}$	18,4	20,7	25
	$s \pm$	7,4	8,1	7,5
	$cv$	40,3	39,06	30,2
	$m$	3,3	3,6	3,38
Сосново-березовое брусничное сообщество	$\bar{x}$	17,7	19,9	24,9
	$s \pm$	7,17	7,1	7,7
	$cv$	40,4	35,7	30,7
	$m$	3,2	3,18	3,4
Сосново-кедровое брусничное сообщество	$\bar{x}$	16,2	19,1	24,4
	$s \pm$	5,9	6,9	7,5
	$cv$	36,4	35,9	30,6
	$m$	2,64	3,09	3,34
Кедровник хвощово-осоковый	$\bar{x}$	15,4	18,07	23,9
	$s \pm$	4,8	5,2	6,7
	$cv$	31,3	29,08	28,1
	$m$	2,2	2,4	3,01

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные влажности воздуха  
и содержание влаги в почве**

Сообщества	Статистические показатели	Воздух	Почва
Горельник	$\bar{x}$	28	11,63
	$s \pm$	7	0,01
	$cv$	25	0,09
	$m$	3,1	0,0052
Кипрейно-разнотравное сообщество	$\bar{x}$	29	12,35
	$s \pm$	7	0,06
	$cv$	24,13	0,05
	$m$	3,14	0,003
Травяно-кустарничковое сообщество	$\bar{x}$	33,6	18,8
	$s \pm$	5,7	0,012
	$cv$	16,9	0,061
	$m$	2,54	0,005
Осиново-березовое разнотравное сообщество	$\bar{x}$	39,3	29,7
	$s \pm$	7,02	0,3
	$cv$	17,9	0,9
	$m$	3,14	0,12
Сосново-березовое брусничное сообщество	$\bar{x}$	42,3	35,09
	$s \pm$	7,6	0,012
	$cv$	18,04	0,032
	$m$	3,42	0,005
Сосново-кедровое брусничное сообщество	$\bar{x}$	45,6	42,11
	$s \pm$	8,5	0,01
	$cv$	18,6	0,03
	$m$	3,8	0,005
Кедровник хвощово-осоковый	$\bar{x}$	47,3	42,24
	$s \pm$	6,7	0,08
	$cv$	14,06	0,19
	$m$	2,98	0,04

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение, %,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

## Статистические данные о плотности почвы

Сообщества	Статистические показатели			
	$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Горельник	1,8	0,3	16,6	0,04
Кипрейно-разнотравное сообщество	1,6	0,2	12,5	0,03
Травяно-кустарничковое сообщество	1,4	0,1	7,14	0,01
Осиново-березовое разнотравное сообщество	1,1	0,1	9,09	0,01
Сосново-березовое брусничное сообщество	1,1	0,2	18,2	0,03
Сосново-кедровое брусничное сообщество	1	0,3	30	0,04
Кедровник хвощово-осоковый	1	0,15	15	0,02

Примечание:  $\bar{x}$  — среднее значение, кг/дм<sup>3</sup>,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные содержания ионов в почве**

Сообщества	Статистические показатели	SO <sub>4</sub>	N	Mg	Ca
Горельник	$\bar{x}$	0,036	0,03	0,02	0,011
	s ±	0,002	0,01	0,01	0,001
	cv	5,5	33,3	50	9,09
	m	0,001	0,0044	0,004	0,0004
Кипрейно-разнотравное сообщество	$\bar{x}$	0,035	0,028	0,024	0,013
	s ±	0,01	0,004	0,002	0,003
	cv	14,3	14,28	8,3	23,07
	m	0,002	0,001	0,001	0,0013
Травяно-кустарничковое сообщество	$\bar{x}$	0,034	0,024	0,017	0,013
	s ±	0,004	0,002	0,003	0,003
	cv	11,8	8,3	17,64	23,07
	m	0,002	0,001	0,001	0,0013
Осиново-березовое разнотравное сообщество	$\bar{x}$	0,025	0,022	0,017	0,011
	s ±	0,01	0,004	0,003	0,001
	cv	20	18,2	17,64	9,09
	m	0,002	0,0017	0,0013	0,0004
Сосново-березовое брусничное сообщество	$\bar{x}$	0,022	0,017	0,016	0,01
	s ±	0,002	0,002	0,006	0,002
	cv	9,1	11,7	37,5	20
	m	0,001	0,001	0,003	0,001
Сосново-кедровое брусничное сообщество	$\bar{x}$	0,016	0,016	0,012	0,008
	s ±	0,002	0,002	0,003	0,005
	cv	12,5	12,5	25	62,5
	m	0,001	0,001	0,0013	0,002
Кедровник хвощово-осоковый	$\bar{x}$	0,012	0,018	0,017	0,018
	s ±	0,002	0,002	0,003	0,002
	cv	16,7	11,1	17,64	11,1
	m	0,001	0,001	0,001	0,001

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение, мг-экв/100 г, s ± — стандартное отклонение, cv — коэффициент вариации, m — ошибка среднего.

**Статистические данные кислотности почвенного раствора**

Сообщества	Статистические показатели	Кислотность почвенного раствора	
		на уровне корней	на поверхности почвы
Горельник	$\bar{x}$	4,1	3,8
	$s \pm$	0,02	0,023
	$cv$	0,48	0,6
	$m$	0,01	0,01
Кипрейно-разнотравное сообщество	$\bar{x}$	5	3,16
	$s \pm$	0,3	0,35
	$cv$	6	11,09
	$m$	0,13	0,15
Травяно-кустарничковое сообщество	$\bar{x}$	5	3
	$s \pm$	0,5	0,5
	$cv$	10	16,7
	$m$	0,22	0,22
Осиново-березовое разнотравное сообщество	$\bar{x}$	5,8	3,8
	$s \pm$	0,3	0,3
	$cv$	4,9	7,5
	$m$	0,13	0,13
Сосново-березовое брусничное сообщество	$\bar{x}$	6	4
	$s \pm$	0,5	0,5
	$cv$	8,3	12,5
	$m$	0,22	0,22
Сосново-кедровое брусничное сообщество	$\bar{x}$	6,5	5
	$s \pm$	0,5	0,5
	$cv$	7,7	10
	$m$	0,22	0,22
Кедровник хвощово-осоковый	$\bar{x}$	6,33	5
	$s \pm$	0,6	0,86
	$cv$	9,1	17,3
	$m$	0,3	0,4

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о численности микроорганизмов на 1 см<sup>2</sup> обрастания стекла по Н.Г.Холодному и в 1 г почвы, млн**

Сообщества	Метод	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Горельник	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,18	0,01	5,55	0,001
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	0,48	0,08	16,66	0,01
Кипрейно-разнотравное сообщество	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,21	0,04	19,04	0,01
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	0,53	0,03	5,66	0,004
Травяно-кустарничковое сообщество	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,41	0,05	12,19	0,01
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	0,7	0,25	35,71	0,04
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,38	0,02	5,26	0,002
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	0,85	0,3	35,29	0,04
Сосново-березовое брусничное сообщество	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,46	0,06	13,04	0,01
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	1,04	0,13	12,5	0,02
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,6	0,05	8,33	0,01
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	1,2	0,2	16,66	0,02
Кедровник хвощово-осоковый	Численность микроорганизмов на 1 см <sup>2</sup> стекла по Н.Г.Холодному	0,68	0,08	11,76	0,01
	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	1,3	0,3	23,07	0,04

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о дыхании почвы**

Сообщества	Статистические показатели			
	$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Горельник	2,4	0,4	16,6	0,05
Кипрейно-разнотравное сообщество	2,98	0,53	17,7	0,07
Травяно-кустарничковое сообщество	3,28	0,28	8,5	0,04
Осиново-березовое разнотравное сообщество	3,19	0,19	5,9	0,02
Сосново-березовое брусничное сообщество	3,28	0,31	9,4	0,04
Сосново-кедровое брусничное сообщество	3,46	0,46	13,2	0,06
Кедровник хвощово-осоковый	3,6	0,6	16,6	0,08

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $CO_2$  мг/дм<sup>2</sup>ч,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о целлюлозоразлагающей активности микроорганизмов в почве**

Сообщества	Статистические показатели	Разложение картона и ткани за 3 месяца и за 1 год	
		картон	ткань
Горельник	$\bar{x}$	1,98	0,97
	$s \pm$	0,06	0,02
	$cv$	3,03	2,14
	$m$	0,03	0,01
Кипрейно-разнотравное сообщество	$\bar{x}$	1,85	0,7
	$s \pm$	0,6	0,3
	$cv$	31,6	57,5
	$m$	0,3	0,17
Травяно-кустарничковое сообщество	$\bar{x}$	1,83	0,8
	$s \pm$	0,6	0,4
	$cv$	30,5	52,6
	$m$	0,3	0,18
Осиново-березовое разнотравное сообщество	$\bar{x}$	1,69	0,65
	$s \pm$	0,6	0,4
	$cv$	38,05	66,5
	$m$	0,28	0,19
Сосново-березовое брусничное сообщество	$\bar{x}$	1,6	0,5
	$s \pm$	0,75	0,4
	$cv$	46,5	77,6
	$m$	0,33	0,18
Сосново-кедровое брусничное сообщество	$\bar{x}$	1,22	0,52
	$s \pm$	1,03	0,47
	$cv$	84,2	90,6
	$m$	0,46	0,21
Кедровник хвощово-осоковый	$\bar{x}$	1,21	0,49
	$s \pm$	1,06	0,47
	$cv$	88,02	96,5
	$m$	0,47	0,21

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.



## Экологические шкалы для изученных видов травянистых растений

Название вида		Экологические шкалы (Landolt E., 1977; Цыганов Д.Н., 1983)					
Русское	Латинское	Освещенность	Влажность	Температурный режим (Цыганов Д.Н., 1983)	Кислотность	Трофность почвы	Гумус (Landolt E., 1977)
1	2	3	4	5	6	7	8
Иван-чай узколистый	<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Holub	световая	на почвах от средней сухости до влажных	в пределах от гиперкриотермной до субгермофильной	на кислых почвах (3,5–5,6)	мегатроф (произрастает на богатых почвах)	на почвах со средним содержанием гумуса
Клевер ползучий	<i>Trifolium repens</i> L.	–	–	–	–	–	–
Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	полутеневое растение, при относительной освещенности более 10%	на почвах от средней сухости до влажных	–	на слабокислых и слабощелочных почвах (4,5–7,5)	на почвах от среднебедных до среднебогатых	на почвах с небольшим гумусовым горизонтом
Вейник тупоколосковый (Цыганов Д.Н., 1983)	<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin.	в тени кустарников, чащобно-теневая	на почвах от сухолесолужной до сыролесолужной	криотермальная 2-я	–	от гликоолиготрофной до гликосубэкваториальных	–

1	2	3	4	5	6	7	8
Седмичник европейский	<i>Trientalis europaea</i> L.	полутеневое растение, при относительной освещенности более 10%	на почвах от влажных до сырых	от гиперкриотермальной 1-й до гемикриотермальной	на кислых почвах (3,5–5,6)	на бедных почвах	на почвах, богатых гумусом, избегают минеральной почвы
Майник двулистный	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt	теневое растение, чаще существует при 10% от полной освещенности	на почвах от средней сухости до влажных	в пределах от перкриотермной до акриотермной	на кислых почвах (3,5–5,6)	мезотроф	на почвах, богатых гумусом, но корни растений достигают минеральной почвы
Хвощ лесной	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	теневое растение, чаще существует при 10% от полной освещенности	на почвах от влажных до сырых	в пределах от гиперкриотермной 1-й до акриотермной	на кислых почвах (3,5–5,6)	на почвах от среднебедных до среднебогатых	на почвах со средним содержанием гумуса
Осока шаровидная (Цыганов Д.Н., 1983)	<i>Carex globularis</i> L.	световая (светолесная)	от сухолесолуговой до болотнолесолуговой	в пределах от гиперкриотермной 1-й до гемикриотермной	–	от гликоолиготрофной до гликоэвтрофной	–

**Статистические данные о накоплении биомассы  
листьями травянистых растений**

Сообщества	Виды доминирующих травянистых растений	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай узколистный	1,4	0,3	21,4	0,02
	Клевер ползучий	1,06	0,11	10,4	0,01
	Вейник наземный	0,6	0,3	50	0,02
	Вейник тупоколосковый	0,4	0,1	25	0,006
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай узколистный	1,1	0,1	9,1	0,006
	Вейник наземный	0,5	0,3	60	0,02
	Вейник тупоколосковый	0,7	0,4	57,1	0,03
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	0,5	0,2	40	0,01
	Седмичник европейский	0,3	0,2	66,6	0,01
	Майник двулистный	0,2	0,1	50	0,01
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	0,4	0,15	37,5	0,01
	Седмичник европейский	0,2	0,1	50	0,006
	Майник двулистный	0,3	0,05	16,6	0,003
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Хвощ лесной	1,1	0,4	36,3	0,03
	Майник двулистный	0,1	0,05	50	0,003
	Осока шаровидная	0,3	0,1	33,3	0,006
Кедровник хвощово-осоковый	Хвощ лесной	1	0,4	0,6	0,00044
	Осока шаровидная	0,15	0,05	266,6	0,03

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о накоплении биомассы  
в корнях травянистых растений**

Сообщества	Виды доминирующих травянистых растений	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай узколистный	1,35	0,2	14,8	0,01
	Клевер ползучий	1	0,2	20	0,01
	Вейник наземный	0,4	0,1	25	0,01
	Вейник тупоколосковый	0,3	0,15	50	0,01
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай узколистный	0,8	0,3	37,5	0,02
	Вейник наземный	0,7	0,2	28,5	0,01
	Вейник тупоколосковый	0,3	0,15	50	0,01
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	0,5	0,25	50	0,02
	Седмичник европейский	0,3	0,2	66,6	0,01
	Майник двулистный	0,33	0,12	36,3	0,01
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	0,5	0,3	60	0,02
	Седмичник европейский	0,2	0,05	25	0,003
	Майник двулистный	0,6	0,3	50	0,02
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Хвощ лесной	1,2	0,5	41,6	0,03
	Майник двулистный	0,7	0,3	42,8	0,02
	Осока шаровидная	0,4	0,2	50	0,01
Кедровник хвощово-осоковый	Хвощ лесной	1,5	0,5	33,3	0,03
	Осока шаровидная	0,4	0,16	40	0,01

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о накоплении биомассы  
в стеблях травянистых растений**

Сообщества	Виды доминирующих травянистых растений	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай узколистный	0,95	0,28	29,4	0,018
	Клевер ползучий	0,8	0,4	50	0,026
	Вейник наземный	0,3	0,1	33,3	0,006
	Вейник тупоколосковый	0,2	0,05	25	0,003
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай узколистный	0,9	0,4	44,4	0,026
	Вейник наземный	0,2	0,1	50	0,006
	Вейник тупоколосковый	0,4	0,2	50	0,013
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	0,5	0,1	20	0,006
	Седмичник европейский	0,2	0,05	25	0,003
	Майник двулистный	0,14	0,04	28,57	0,002
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	0,2	0,05	25	0,003
	Седмичник европейский	0,1	0,02	20	0,001
	Майник двулистный	0,2	0,1	50	0,006
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Хвоц лесной	0,3	0,15	50	0,01
	Майник двулистный	0,2	0,1	50	0,006
	Осока шаровидная	0,2	0,1	50	0,006
Кедровник хвощово-осоковый	Хвоц лесной	0,6	0,25	41,66	0,016
	Осока шаровидная	0,1	0,05	50	0,003

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о накоплении биомассы генеративными органами травянистых растений**

Сообщества	Виды доминирующих травянистых растений	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай узколистный	0,2	0,1	50	0,006
	Клевер ползучий	0,4	0,2	50	0,013
	Вейник наземный	0,3	0,15	50	0,01
	Вейник тупоколосковый	0,2	0,05	25	0,003
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай узколистный	0,6	0,2	33,3	0,013
	Вейник наземный	0,3	0,1	33,3	0,006
	Вейник тупоколосковый	0,2	0,05	25	0,003
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	0,1	0,01	10	0,0006
	Седмичник европейский	0,1	0,05	50	0,0033
	Майник двулистный	0,05	0,01	20	0,0006
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	0	0	0	0
	Седмичник европейский	0	0	0	0
	Майник двулистный	0,1	0,05	50	0,0033
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Хвоц лесной	0,3	0,15	50	0,01
	Майник двулистный	0,05	0,03	50	0,0016
	Осока шаровидная	0	0	0	0
Кедровник хвощово-осоковый	Хвоц лесной	0,4	0,1	25	0,0066
	Осока шаровидная	0	0	0	0

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные о дыхании растений**

Сообщества	Виды доминирующих травянистых растений	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай узколистый	1,9	0,3	15,7	0,02
	Клевер ползучий	2	0,2	10	0,01
	Вейник наземный	1,4	0,4	28,5	0,02
	Вейник тупоколосковый	1,4	0,1	7,1	0,006
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай узколистый	1,9	0,5	26,3	0,03
	Вейник наземный	1,4	0,4	28,5	0,02
	Вейник тупоколосковый	1,2	0,2	16,6	0,01
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	0,9	0,3	33,3	0,02
	Седмичник европейский	1,1	0,1	9,09	0,006
	Майник двулиственный	1,2	0,2	16,6	0,01
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	0,9	0,1	11,1	0,006
	Седмичник европейский	0,9	0,2	22,2	0,01
	Майник двулиственный	0,8	0,4	50	0,02
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Хвощ лесной	0,6	0,1	16,6	0,006
	Майник двулиственный	0,4	0,2	50	0,01
	Осока шаровидная	0,6	0,3	50	0,02
Кедровник хвощово-осоковый	Хвощ лесной	0,6	0,05	8,3	0,003
	Осока шаровидная	0,4	0,15	37,5	0,01

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение,  $\text{mgCO}_2/\text{г}$  сухого веса,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.

**Статистические данные интенсивности  
транспирации травянистых растений**

Сообщества	Виды травянистых растений	Статистические показатели			
		$\bar{x}$	$s \pm$	$cv$	$m$
Кипрейно-разнотравное сообщество	Иван-чай узколистный	0,77	0,37	48,70	0,08
	Клевер ползучий	0,21	0,14	68,64	0,03
	Вейник наземный	0,34	0,20	59,37	0,04
	Вейник тупоколосковый	0,39	0,24	62,41	0,05
Травяно-кустарничковое сообщество	Иван-чай узколистный	0,17	0,11	64,44	0,02
	Вейник наземный	0,36	0,23	65,69	0,05
	Вейник тупоколосковый	0,35	0,21	62,08	0,04
Осиново-березовое разнотравное сообщество	Вейник наземный	0,26	0,14	55,84	0,03
	Седмичник европейский	0,29	0,18	62,54	0,04
	Майник двулистный	0,31	0,17	55,44	0,03
Сосново-березовое брусничное сообщество	Вейник наземный	0,22	0,10	48,17	0,02
	Седмичник европейский	0,25	0,15	60,27	0,03
	Майник двулистный	0,26	0,13	49,80	0,03
Сосново-кедровое брусничное сообщество	Хвощ лесной	0,15	0,10	68,26	0,02
	Майник двулистный	0,17	0,13	73,79	0,03
	Осока шаровидная	0,14	0,06	45,09	0,01
Кедровник хвощово-осоковый	Хвощ лесной	0,18	0,11	64,46	0,03
	Осока шаровидная	0,12	0,06	52,86	0,01

*Примечание:*  $\bar{x}$  — среднее значение, г/дм<sup>2</sup>ч,  $s \pm$  — стандартное отклонение,  $cv$  — коэффициент вариации,  $m$  — ошибка среднего.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	3
1. Динамика факторов среды и механизмы адаптации растений леса как фактор смены сообществ на разных стадиях пирогенной сукцессии .....	5
1.1. Основные этапы экологической сукцессии .....	5
1.2. Абиотические факторы, их роль в смене растительных сообществ .....	10
1.3. Биотические факторы в формировании условий среды....	15
1.4. Микробиологические процессы в почве на разных этапах пирогенной сукцессии.....	17
1.5. Эколого-физиологические особенности растений .....	20
2. Почвенно-климатические условия района исследования.....	25
2.1. Климат .....	25
2.2. Почвы.....	26
2.3. Растительность .....	27
3. Объекты и методы исследования.....	30
3.1. Объекты исследования .....	32
3.2. Методы исследования .....	33
3.2.1. Абиотические факторы.....	33
3.2.2. Численность и функциональная активность микроорганизмов и грибов в почве .....	35
3.2.3. Методы изучения биомассы, фотосинтеза, содержания пигментов, дыхания, водообмена растений.....	36
3.3. Математические методы обработки данных .....	38
4. Особенности изменения абиотических и биотических факторов в сообществах на разных этапах послепожарного восстановления леса.....	39
4.1. Изменение физических факторов среды .....	39
4.2. Динамика химических факторов среды.....	48

4.3. Численность и функциональная активность микроорганизмов и грибов в почве .....	57
5. Функциональные особенности травянистых растений в сообществах на разных стадиях пирогенной сукцессии .....	71
5.1. Особенности видового состава и проективного покрытия изученных сообществ .....	71
5.2. Площадь листьев, биопродуктивность и структура биомассы .....	76
5.3. Фотосинтез и синтез пигментов .....	83
5.4. Особенности дыхания .....	90
5.5. Водный режим .....	92
6. Корреляционные взаимосвязи между факторами среды и функциональными процессами травянистых растений при пирогенной сукцессии .....	97
Выводы .....	108
Библиография .....	111
Приложения .....	125

---

Изд. лиц. ЛР № 020742. Подписано в печать 29.12.2014  
Формат 60×84/16. Бумага для множительных аппаратов  
Гарнитура Times. Усл. печ. листов 9,625  
Тираж 300 экз. Заказ 1541

*Отпечатано в Издательстве  
Нижевартовского государственного университета  
628615, Тюменская область, г.Нижевартовск, ул.Дзержинского, 11  
Тел./факс: (3466) 43-75-73, E-mail: izdatelstvo@nggu.ru*