

Баишева Э.З.

Baisheva E.Z.

Динамика бриокомпонента сукцессионных сообществ на вырубках Южного Урала

The dynamic of bryophyte cover in the successional communities of felling areas in the Southern Ural

Уфимский институт биологии Российской академии наук, 450054 г.Уфа, ул. пр. Октября, 69; elvbai@mail.ru

Обсуждаются результаты изучения естественного лесовозобновления и изменения бриокомпонента на месте рубки условно-коренных елово-пихтовых травяных лесов Южного Урала. В районе исследования сплошные рубки способствуют возникновению вторичных лесов разных типов (с доминированием *Betula bendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*, *Salix caprea*). Через 60-90 лет после рубки уровень сходства бриокомпонента вторичных лесов и исходного типа леса остается низким (значения коэффициента Жаккара не превышают 0.42-0.53), а видовое богатство бриоценофлор вторичных лесов на 10-50% ниже, чем до рубки. Обеднение видового богатства бриоценофлор, в основном, происходит за счет видов, имеющих низкое постоянство (*Lejeunea cavifolia*, *Lepidozia reptans*, *Herzogiella seligerii*, *Iwatsukiella leucotricha* и др.).

In the Southern Urals, we investigated the process of natural forest regeneration and the changes in bryophyte component of the secondary plant communities originated after clear-cutting in the indigenous herbaceous spruce-fir forests. In study area, the clear-cutting facilitated the appearance of the different types of secondary forests (dominated by *Betula bendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*, *Salix caprea*). In 60-90 years after clear-cutting the similarity of bryophyte assemblages of secondary and natural forests is low (the Jakkard Index are 0.42-0.53) and bryophyte richness in the secondary forests has decreased by 10-50%. The bryophyte composition in the secondary forests differs mostly due to elimination of species that had low frequency in the natural forests before clear-cutting (*Lejeunea cavifolia*, *Lepidozia reptans*, *Herzogiella seligerii*, *Iwatsukiella leucotricha*, etc.)

В проблеме сохранения биологического разнообразия особое место занимает охрана лесов, так как эти экосистемы испытывают сильный антропогенный пресс вследствие высокого уровня вовлеченности в хозяйственную деятельность (Выявление и обследование..., 2009). Важным компонентом лесного биоразнообразия являются мохообразные, для распространения которых важное значение имеют набор лесообразующих пород и возрастной состав древостоя, структура нижних ярусов, микроклимат и наличие в пределах лесных сообществ ограниченных мезо- и микроместообитаний (ручьев, скальных выходов и пр.), история растительности и многие другие факторы (Newmaster, Bell, 2002; Schmalholz, Hylander, 2009; и др.).

Интенсивные лесозаготовки в Южно-Уральском регионе проводятся на протяжении последних 200-250 лет. В настоящее время площади естественных лесов, представленных зональными широколиственными и хвойными сообществами и их горными аналогами, резко сократились, заменяясь вторичными сообществами. Малонарушенные квазинатуральные леса региона сохранились только в труднодоступных для рубки участках или на особо охраняемых природных территориях (Мартыненко, 2009). Фрагментация лесных местообитаний и изменение состава древостоя может существенно ограничивать возможности расселения бриофитов, особенно видов, чувствительных к возрастанию освещенности, температуры и аэрации местообитаний (Marschall & Proctor, 2004). Восстановительные сукцессии после рубок часто ведут к иному составу древостоя и влияют на разнообразие нижних ярусов (Shirokikh et al., 2013; Ivanova, 2014 и др.), но на Южном Урале воздействие этих процессов на лесные мохообразные практически не изучено. Целью работы является характеристика основных тенденций изменения мохового покрова в сообществах, формирующихся на месте рубки южно-уральских горных темнохвойных травяных лесов.

В основу работы положено 26 описаний условно-коренных лесов и 106 описаний вторичных сообществ, возникших на месте рубки в результате естественного возобновления на территории Белорецкого и Учалинского районов Республики Башкортостан. В работе был использован подход, при котором выделяются хроносиквенсы – четкие, хорошо различимые

стадии сукцессии, а вместо наблюдений на постоянных пробных площадях происходит пространственно-временное замещение сукцессионных сообществ (Foster & Tilman 2000). Были выбраны участки с сообществами разного возраста, выполнены геоботанические описания, после чего полученные данные были использованы для построения динамических рядов сообществ (Александрова, 1964). Изучен временной ряд от 1-летних вырубок до 90-летних древостоев. Возраст молодых вырубок определяли по материалам лесоустройства, более поздних – по возрасту фонового древостоя, в соответствии со стандартной дендрохронологической методикой (Корчагин, 1960). Описания выполнены на пробных площадях размером 400 кв.м. На каждой площади выявлен полный состав сосудистых растений и мохообразных (на всех типах субстратов – стволы деревьев, гнилая древесина, выходы камней и др.), для напочвенных видов оценено проективное покрытие. Названия видов сосудистых растений и мохообразных приведены по сводкам для территории России (Черепанов, 1995; Ignatov et al., 2006; Konstantinova et al., 2009; Потемкин, Софронова, 2009).

Исходный тип леса – елово-пихтовые травяные леса ассоциации *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008., распространенные в центрально-возвышенной части Южного и Среднего Урала в диапазоне высот 700–1100 м над ур. м. Сообщества формируются на пологих частях склонов гор и хребтов на слабозрелых, хорошо увлажненных почвах, подстилаемых магматическими породами (Миркин, 2008; Мартыненко, 2009). В древесном ярусе доминируют *Picea obovata* и *Abies sibirica*, реже *Larix sukaczewii*, в качестве сопутствующей породы выступает *Betula pubescens*. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 50 до 80%. Ярусность слабо выражена, второй и третий подъярусы чаще всего сложены подростом ели и пихты. Для подлеска характерно высокое постоянство *Sorbus aucuparia*. Средняя высота древостоя составляет 20–24 м, средний диаметр стволов – 25–30 см. Высота отдельных деревьев может достигать 28–30 м при диаметре 70-80 см. Проективное покрытие кустарникового яруса может сильно изменяться (от 1 до 25%), в зависимости от наличия прогалов в пологе и инсоляции склона. Доминирует *Rubus idaeus*, с высоким постоянством, но небольшим обилием присутствуют *Atragene speciosa* и *Daphne mezereum*. Основное проективное покрытие в травяном ярусе создают *Oxalis acetosella*, *Dryopteris assimilis* и *Calamagrostis arundinacea*. Обильны *Aconitum lycoctonum*, *Rubus saxatilis*, *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria bungeana* и иногда *Myosotis sylvatica*. Проективное покрытие трав может варьировать от 50 до 80%, на сильно закаменных участках снижаясь до 25–35%.

На пробных площадях выявлено 73 вида мохообразных. Эпифиты практически отсутствуют, на коре рябины могут встречаться *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa*. Высоким разнообразием характеризуется группа эпиксильно-эпиризных видов, в которой наряду с ксеромезофитами (*Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum* и др.) встречаются гигромезофитные виды, растущие на сырой, хорошо разложившейся древесине (*Tetraphis pellucida*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Dicranum flagellare*, *Lepidozia reptans*, *Jamesoniella autumnalis* и др.). Среди эпилитов наибольшее постоянство характерно для *Paraleucobryum longifolium*, отмеченного как на камнях, так и на гнилой древесине. Часто камни покрыты дернинами мхов, переходящих из лесной подстилки (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и пр.). Проективное покрытие напочвенных мхов может сильно варьировать (от 1 до 35 %), в зависимости от площади выходов камней. Наряду с бореальными мхами *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus* большое проективное покрытие может иметь *Plagiomnium cuspidatum*, с относительно высоким постоянством отмечены *Hylocomiastrum umbratum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*, *Cirriphyllum piliferum*.

После сплошных рубок темнохвойных травяных лесов в районе исследования формируются вторичные леса разных типов. Вырубки зарастают березняками с доминированием *Betula pendula* или *Betula pubescens*, широколиственными осинниками, изредка – ивняками с доминированием *Salix caprea*. Доля участия того или иного доминанта зависит

от того, насколько близко расположен источник обсеменения или образования поросли. В случае, когда рубка проходила летом и сопровождалась сильным нарушением напочвенного покрова, вырубки часто зарастают вторичными послелесными лугами с доминированием *Carex pilosa*, *C. pallescens*, *Calamagrostis arundinacea* (Кунафин, 2014).

Таблица 1 – Показатели бриокомпонента сукцессионных сообществ, возникших на месте вырубки темнохвойных травяных лесов на Южном Урале

Тип сообщества	Возраст сообщества / время после рубки, лет	Число видов мхов	Уровень сходства с бриокомпонентом исходного типа леса (коэффициент Жаккара)
Условно-коренной елово-пихтовый травяной лес	>100	73	1
Вторичные сообщества, возникшие на месте рубки:			
Лес с доминированием <i>Betula pubescens</i>	20	37	0.39
	40-60	38	0.45
	60-90	59	0.52
Лес с доминированием <i>Betula pendula</i>	30-60	24	0.28
	60-90	35	0.43
Лес с доминированием <i>Tilia cordata</i>	40-90	46	0.42
Послелесный луг, зарастающий осинкой	3-12	22	0.27
Лес с доминированием <i>Populus tremula</i>	10-15	38	0.35
	30-60	42	0.31
	60-80	65	0.53
Лес с доминированием <i>Salix caprea</i>	20-30	26	0.34

Наблюдения за составом бриокомпонента в сообществах разных вариантов восстановительных сукцессий показали, что изменения затрагивают общее видовое богатство бриоценофлор и количественную представленность видов разных эколого-ценотических групп. В первые 20-30 лет после рубки видовое богатство мохообразных резко сокращается, в некоторых случаях в 2-3 раза. Особенно интенсивно процесс обеднения бриокомпонента происходит в случае летней рубки, когда напочвенный покров сильно нарушается при погрузке и транспортировке леса, а также вследствие сжигания порубочных остатков. В дальнейшем, при возобновлении древостоя и возрастании затенения со стороны деревьев, разнообразие бриофитов начинает повышаться, но исходных показателей не достигает. Даже через 60-90 лет после рубки уровень сходства бриокомпонента вторичных лесов и исходного типа леса остается низким (значения коэффициента Жаккара не превышают 0.42-0.53), а видовое богатство бриоценофлор вторичных лесов на 10-50% ниже, чем до рубки, в то время как показатели видового богатства травяного яруса практически полностью восстанавливаются (Кунафин, 2014).

Обеднение видового богатства бриоценофлор, в основном, происходит за счет стенотопных эпиксильных видов, приуроченных к местообитаниям с высоким уровнем влажности (*Lejeunea cavifolia*, *Lepidozia reptans*, *Herzogiella seligerii*, *Lophozia longidens*) и видов, имеющих рассеянное распространение на Южном Урале (*Iwatsukiella leucotricha*, *Polytrichum formosum*, *Plagiomnium affine* и др.). Учитывая то, что значительная доля видов мохообразных в составе лесных бриоценофлор имеет низкое обилие и встречаемость, не всегда представляется возможным достоверно доказать, является ли исчезновение каждого конкретного таксона следствием вырубки или каких-то других причин. Тем не менее, тенденция снижения общего видового богатства бриокомпонента во вторичных

сукцессионных лесах, возникших на месте вырубки темнохвойных травяных лесов, очевидна.

Разные эколого-ценотические группы лесных мохообразных имеют отличия в реакции на нарушение растительного покрова (как в составе видов, так и в количественной представленности). Группа малоспецифичных эпиксильных мхов (*Dicranum montanum*, *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sanionia uncinata* и др.) практически не сокращает свое постоянство во вторичных сообществах, выживая на порубочных остатках до появления новых деревьев. Виды со стратегией колонистов (During, 1992) – *Dicranella schreberiana*, *Leptobryum pyriforme*, *Pogonatum urnigerum* и др. имеют высокую встречаемость в первые 3-20 лет после рубки, но через 50-60 лет практически исчезают, в связи с восстановлением проективного покрытия травяного покрова. Бореальные виды различаются по устойчивости к нарушениям: *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium* немного снижают свое постоянство, но сохраняют присутствие на всех стадиях восстановительной сукцессии, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* значительно более уязвимы. В продолжение исследований по данному направлению планируется обобщить данные по лесам других типов, уточнить реакцию видов на нарушения и выявить группы видов-индикаторов старовозрастных и вторичных лесов Южно-Уральского региона.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 13-04-01410.

Литература

Александрова В. Д. 1964. Изучение смен растительного покрова. – в кн.: Лавренко Е. М., Корчагин А. А. (ред.). Полевая геоботаника. Т. 3. М.:Л., Наука: 300-447.

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 1. Методика выявления и картографирования. СПб: ООО Типография «Победа», 2009. 238 с.

Корчагин, А. А. 1960. Определение возраста деревьев умеренных широт. – в кн.: Лавренко Е. М., Корчагин А. А. (ред.). Полевая геоботаника. Т. 2. М.: Л., Издательство АН СССР: 209–240.

Кунафин А. М. 2014. Синтаксономический анализ динамики вырубок и вторичных лесов центрально-возвышенной части Южного Урала. – Дисс. ...канд. биол. наук. Уфа: 219 с.

Мартыненко В. Б. 2009. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. – Дисс....д-ра биол. наук. Уфа: 495 с.

Миркин Б. М. (ред.). 2008. Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. – Уфа: 528 с.

Потёмкин А. Д., Софронова Е. В. 2009. Печеночники и антропоценовые России, Т. 1. – СПб.; Якутск: 368 с.

Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – Санкт-Петербург: 990 с.

During H. J. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens.– in: Bates J.W., Farmer A.M. (eds.). *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford: 1-31.

Foster B. L., Tilman D. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. – *Plant Ecology*. 146 (1): 1–10.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – *Arctoa* 15: 1-130.

Ivanova N. 2014. Differentiation of forest vegetation after clear-cuttings in the Ural Mountains. – *Modern Applied Science*. 8 (6): 195-203.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A. et al. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. – *Arctoa* 18: 1-64.

Marschall M., Proctor M. C. F. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and total carotenoids. – *Annals of Botany*. 94 (4): 593-603.

Newmaster S. G., Bell F. W. 2002. The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in the boreal-mixedwood forest. – *Canadian Journal of Forest Research*. 32 (1): 38-51.

Schmalholz M., Hylander K. 2009. Succession of bryophyte assemblages following clear-cut logging in boreal spruce-dominated forests in south-central Sweden – does retrogressive succession occur? – *Canadian Journal of Forest Research*. 39 (10): 1871–1880.

Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Kunafin A. M. 2013. Experience in syntaxonomic and ordination analysis of progressive succession in cutover areas of boreal light conifer forests in the Southern Urals. – *Russian Journal of Ecology*. 44 (3): 185–192.