

МОХООБРАЗНЫЕ – ИНДИКАТОРЫ БИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ЛЕСОВ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

© Э.З. Баишева

Рассмотрены особенности охраны разнообразия мохообразных лесных экосистем. В старых ненарушенных лесах часто находятся микро- и мезоместообитания, которые очень долгое время были доступны для непрерывной колонизации бриофитов. При рассмотрении данной проблемы можно выделить два аспекта – выявление индикаторов старовозрастных лесов и индикаторов девственных лесов. Зачастую эти два понятия смешиваются, что не вполне правомерно, учитывая различия в жизненных стратегиях мохообразных и длительность периода ненарушенного существования леса, которая принимается в расчет. Для охраны бриофитов исключительно важное значение приобретает выявление местообитаний, на которых нарушений экологического режима (особенно колебаний влажности и освещенности) не было в течение очень длительного времени. Такие участки называются зонами экологической непрерывности. Не все участки старовозрастных лесов подходят для этих целей. Старовозрастный лес – это лес, в котором возраст доминирующей породы древостоя составляет 120-260 лет (в зависимости от доминирующей древесной породы и района произрастания). В то же время, для выживания реликтовых популяций мохообразных, имеющих дизъюнктивный ареал, ограниченные способности к расселению и высокие требования к стабильности экологического режима местообитаний, необходимо, чтобы они существовали в так называемых девственных лесах. Показано, что в Башкортостане индикаторами старовозрастных лесов являются эпифитные и эпиксильные виды со стратегией членников и колонистов, а девственных лесов – напочвенные и эпилитные виды со стратегией стайеров. Повышенное разнообразие и обилие мохообразных характерно для лесов, которые на территории Башкортостана отмечены в долинах горных рек. Эти леса характеризуются слабой степенью нарушенности и высоким разнообразием представителей всех субстратных групп мохообразных (эпифитов, растущих на старых деревьях, эпиксилов, поселяющихся на гнилой древесине последних стадий разрушения, эпилитов и напочвенных видов). Приведен список видов мохообразных, являющихся индикаторами биологически ценных лесов Башкортостана с указанием особенностей размножения, типа жизненной стратегии и причин уязвимости.

Ключевые слова: мохообразные, лес, Южный Урал, охрана природы.

Биоразнообразие лесных экосистем крайне уязвимо вследствие интенсивного вовлечения лесов в хозяйственную деятельность, загрязнения окружающей среды, рекреационной нагрузки и прочих изменений растительного покрова, вызванных деятельностью человека. В связи с этим, особую актуальность приобретают исследования, направленные на выявление лесов, представляющих природоохранную ценность [1]. В разных странах существует множество подходов к выделению таких участков [2], к которым относятся леса высокой природоохранной ценности, мало нарушенные лесные территории, биологически ценные леса, старовозрастные леса и др. Термин «биологически ценные леса» был предложен для обозначения лесных участков со значительной концентрацией находящихся под угрозой элементов биологического разнообразия. Это сообщества со свойствами и элементами, которые не воспроизводятся или значительно изменяются при рубке леса и восстановительных сукцессиях: ме-

стообитания видов, не способных выжить после лесозаготовок; старовозрастные и девственные леса; зрелые леса, относящиеся к редким в регионе типам или включающие редкие для региона местообитания – водопады, скальные выходы и др. Условием сохранения таких участков является отказ от лесохозяйственной деятельности, кроме тех случаев, когда это необходимо для поддержания экологического режима некоторых специфических местообитаний [1].

В отношении мохообразных, распространение которых, в основном, определяется наличием и качеством подходящих для них субстратов и местообитаний выявление таких территорий, безусловно, имеет особое значение [3]. В старых ненарушенных лесах часто находятся микро- и мезоместообитания, которые очень долгое время были доступны для непрерывной колонизации бриофитов. При рассмотрении данной проблемы можно выделить два аспекта – выявление индикаторов старовозрастных лесов и индикаторов

девственных лесов. Зачастую эти два понятия смешиваются, что не вполне правомерно, учитывая различия в жизненных стратегиях мохообразных и длительность периода ненарушенного существования леса, которая принимается в расчет.

В лучшей степени разработаны вопросы, касающиеся использования мохообразных в качестве биоиндикаторов старовозрастных лесов. Исследования показали, что существует положительная взаимосвязь между обилием видов, высоким богатством бриофлоры и крупными участками старовозрастных лесов, которые длительное время не страдали от таких крупномасштабных нарушений, как, например, пожары или рубки. Утрата старовозрастных лесов угрожает существованию ряда видов, что особенно актуально для сообществ мохообразных и лишайников, сменяющихся вдоль сукцессионного градиента. Чаще всего в качестве индикаторов старовозрастных лесов используют эпиксильные печеночники, распространение которых связано с наличием гнилой древесины различных степеней разрушения и размером самого участка старовозрастных лесов [4].

Учитывая древность и консерватизм мохообразных, а также высокую долю видов, имеющих ограниченные способности к расселению, для охраны бриофитов исключительно важное значение приобретает выявление местообитаний, на которых нарушений экологического режима (особенно колебаний влажности и освещенности) не было в течение очень длительного времени. Такие участки называются зонами экологической непрерывности (ecological continuity) [5]. Не все участки старовозрастных лесов подходят для этих целей. Старовозрастный лес – это лес, в котором присутствуют биологически старые, еще живые деревья и крупномерная мертвая древесина, образовавшаяся в результате гибели старых деревьев. Для того, чтобы отнести лес к категории старовозрастного, необходимо, чтобы возраст древостоя был более 120–260 лет, в зависимости от доминирующей древесной породы и района произрастания [1]. В то же время, для выживания реликтовых популяций мохообразных, имеющих дизъюнктивный ареал, ограниченные способности к расселению и высокие требования к стабильности экологического режима местообитаний, необходимо, чтобы они существовали в так называемых девственных лесах («ancient forest», «primeval forest»). Речь идет о естественных лесах, не испытавших заметного антропогенного

воздействия и изменяющихся на протяжении многих поколений лесообразующих древесных пород только вследствие природных процессов [1, 5]. В настоящее время эти леса сохранились лишь в виде небольших фрагментов в труднодоступных для человека местах в окружении более или менее антропогенно трансформированной лесной растительности [6]. Также следует отметить, что некоторые естественные леса, для которых характерны периодические возникающие в силу природных причин пожары, например, сосняки, для выживания реликтовых видов мохообразных не подходят.

Анализ жизненных стратегий мохообразных, считающихся индикаторами старовозрастных лесов [1], показал, что среди них представлены виды как с высокой, так и с низкой активностью размножения. Так, например, стратегию колонистов имеют *Homalia trichomanoides*, *Orthotrichum affine*, *Haplocladium microphyllum*, стратегию членков – *Neckera pennata*, *Leucodon sciurooides*, *Frullania bolanderi*, *Lejeunea cavifolia*. Есть виды, которые по системе Дюринга [7] должны быть отнесены к стайерам (в связи с редким спороношением и мелким, до 20 мкм, размером спор), но имеют специализированные органы вегетативного размножения (*Dicranum viride*, *Anomodon longifolius*, *Barbilophozia attenuata* и др.). В основном, перечисленные таксоны относятся к эпифитно-эпиксильному комплексу и, в принципе, способны расселяться из близлежащих участков леса, но их разрастания нужны специфические субстраты – стволы старых широколиственных деревьев или сильно перегнившая древесина. Эти виды могут считаться индикаторами старовозрастных лесов, но не подходят для выявления зон экологической непрерывности местообитаний.

Те виды, которые имеют стратегию стайеров и отсутствующее вегетативное размножение, в основном, растут на почве или камнях. По всей видимости, именно они могут служить индикаторами как старовозрастных, так и девственных лесов. Это такие виды, как *Euryhynchium angustirete*, *Dicranum drummondii*, *Entodon schleicheri*, *Plagiomnium confertidens*, *Pseudobryum cinclidiodes* и др. На территории Башкортостана они, в основном, встречаются в горных районах, особенно на крутых склонах по берегам горных рек: Большой и Малый Инзер, Кужа, Зилим, Нукус, Ик, Уфа, Юрзянь, Урюк, Тюльма, Большая Манышта, верховья Белой и др. Эти леса характеризуются слабой степенью

Т а б л и ц а

Гемерофобные виды мохообразных лесов Башкортостана

Название вида	Тип стратегии	Особенности размножения	Причина уязвимости
<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener	Ps	4	3
<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) Hartm.	Ps	4	3
<i>Anomodon rugelii</i> (Muell.Hal.) Keissl.	Ps	4	1
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor	Ps	4	3
<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske	Ps	3	
<i>Brachythecium erythrorrhizon</i> Bruch et al.	Ps	4	3
<i>Brachythecium geheebii</i> Milde	Ps	4	1,3
<i>Bryhnia scabrida</i> (Lindb.) Kaurin	Ps	4	1
<i>Calypogeia integristipula</i> Steph.	Ps	3	3
<i>Campylium calcareum</i> (Crundw. & Nyholm) Ochyra	Ps	4	1,3
<i>Dicranum bergeri</i> Blandow ex Hoppe	D	4	
<i>Dicranum drummondii</i> Muell.Hal.	Ps	4	1
<i>Dicranum fragilifolium</i> Lindb.	L	2	
<i>Dicranum viride</i> (Sull. & Lesq.) Lindb.	Ps	3	1,3
<i>Entodon concinnus</i> (De Not.) Paris	Ps	4	1
<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J.Kop.	Ps	4	1
<i>Frullania bolanderi</i> Austin	L	3	3
<i>Haplocladium microphyllum</i> (Hedw.) Broth.	C	1	3
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Bruch et al.	C	1	3
<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Bruch et al.	Ps	4	1
<i>Hylocomiastrum umbratum</i> (Hedw.) M.Fleisch.	Ps	4	
<i>Iwatsukiella leucotricha</i> (Mitt.) W.R.Buck & H.A.Crum	Ps	4	1
<i>Crossogyna autumnalis</i> (DC.) Schljakov	Ps	4	2
<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	L	3	1
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	Ps	4	2
<i>Leucodon sciurooides</i> (Hedw.) Schwaegr.	L	3	3
<i>Lophozia longidens</i> (Lindb.) Konstant. & Vilnet	C	3	2
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	L	3	3
<i>Mnium spinosum</i> (Voit) Schwaegr.	D	4	
<i>Myurella sibirica</i> (Muell.Hal.) Reimers	Ps	4	1
<i>Neckera besseri</i> (Lobarz.) Jur.	Ps	4	1,3
<i>Neckera pennata</i> Hedw.	L	1	3
<i>Orthohecium intricatum</i> (Hartm.) Bruch et al.	Ps	4	1
<i>Orthotrichum affine</i> Brid.	C	1	3
<i>Orthotrichum pallens</i> Bruch ex Brid.	L	2	3
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A.Evans	Ps	3	
<i>Plagiomnium confertidens</i> (Lindb. & Amell) T.J.Kop.	Ps	4	1
<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) A.Jaeger	Ps	4	1
<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	Ps	4	
<i>Polytrichastrum longisetum</i> (Sw. ex Brid.) G.L.Sm.	D	4	
<i>Polytrichastrum pallidisetum</i> (Funck) G.L.Sm.	Ps	4	
<i>Pseudobryum cinctidoides</i> (Huebener) T.J.Kop.	D	4	
<i>Rhynchosstegium arcticum</i> (I.Hagen) Ignatov & Huttunen	C	1	3
<i>Sphenolobus minutus</i> (Schreb.) Berggr.	Ps	3	
<i>Taxiphyllum wissgrilli</i> (Garov.) Wijk & Margad.	Ps	3	3
<i>Tritomaria exsectiformis</i> (Breidl.) Loeske	Ps	3	3
<i>Tritomaria quinquedentata</i> (Huds.) H.Buch	Ps	3	3

Примечание. 1 – Тип стратегии: Ps – многолетний стайер, D – доминант, L – многолетний челнок, C – колонист. 2 – **Особенности размножения:** 1 – виды с частым спороношением и отсутствием специализированных органов вегетативного размножения, 2 – виды с частым спороношением и наличием органов вегетативного размножения, 3 – виды с редким (или отсутствующим в регионе) спороношением, но интенсивно размножающиеся вегетативно; 4 – виды с редким (или отсутствующим в регионе) спороношением и отсутствующими специализированными органами вегетативного размножения. 3 – **Причина уязвимости:** 1 – редкие виды, растущие на границе ареала (или с дизьюнктивным ареалом), чувствительные к воздействию человека, 2 – виды, заселяющие сильно разрушенную древесину крупных упавших стволов деревьев, которые обычно отсутствуют в регулярно расчищаемых лесах, 3 – сциофитные и гигрофильные виды, исчезающие при рубке и расчистке леса.

нарушенности и высоким разнообразием представителей всех субстратных групп – эпифитов старых широколиственных деревьев, эпиксилов, эпилитов карбонатосодержащих пород и напочвенных видов. В них отмечены редкие неморальные виды мохообразных с дизъюнктивным ареалом, которые являются реликтами третичных лесов. Леса данного типа имеют высокую ценность для охраны. В таблице представлены виды, которые, по мнению автора, в Башкортостане являются гемерофобными (чувствительными к различным видам антропогенного воздействия) и могут служить региональными индикаторами участков лесов с высокой природоохранной ценностью.

Выявление и сохранение биологически ценных лесов является необходимым условием для обеспечения устойчивости лесных экосистем, что особенно важно для фрагментированных лесных ландшафтов, находящихся в хозяйственном использовании. В Башкортостане необходимо продолжение исследований по выделению видов-индикаторов биологически ценных лесов среди других таксономических групп растений и животных.

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

Литература

1. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России: учеб. пособие: в 2 т. Кол. Авторов / под ред. Андерссон Л., Алексеевой Н.М., Кузнецовой Е.С. СПб.: Победа, 2009. Т. 1. 238 с.; Т. 2. 258 с.
2. Башиева Э.З., Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Биологическое разнообразие экосистем: подходы к изучению и охране // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 5. С. 456-466.
3. Pharo E.J., Beattie A.J. The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in eastern Australian forests // The Bryologist. 2002. V. 105. №1. P. 11-26.
4. Newmaster S.G., Belland R.J., Arsenault A., Vitt D.H. Patterns of bryophyte diversity in humid coastal and inland cedar-hemlock forests of British Columbia // Environ. Rev. 2003. V. 11. P.159-185.
5. Norden B., Appelqvist T. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators // Biodiversity and Conservation. 2001. № 10. P. 779-791.
6. Trass H., Vellak K., Ingerpuu N. Floristical and ecological properties for identifying primeval forests in Estonia // Ann. Bot. Fennici. 1999. V.36. P. 67-80.
7. During H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment / J.W. Bates, A.M. Farmer (eds). Oxford: Clarendon Press, 1992. P. 1-31.

BRYOPHYTES – INDICATORS OF THE BIOLOGICALLY VALUABLE FORESTS IN THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

© E.Z. Baisheva

The peculiarities of the bryophytes conservation in the forest ecosystems are discussed. In the old undisturbed forests, the micro- and mezohabitats are available for continuous colonization of bryophytes for a long time. In considering this issue, we can distinguish two aspects – the identification of indicator species of old-growth and primeval forests. Often, these two concepts are confused, that is not quite justified due to the differences in the life strategies of bryophytes and duration of the undisturbed existence of forests, which are taken into consideration. The identification of areas where ecological regime of habitats (especially humidity and light) was not changed for a very long time is very important for the conservation of bryophytes. Such areas are called zones of ecological continuity. Not all old-growth forests are suitable for this purpose. It is believed that old-growth forest is a forest in which the age of tree stand is more than 120-260 years (depending on the dominant tree species and the region). At the same time, for the survival of relict populations of bryophytes having a disjunctive area, limited capacity for distribution, and high demands on the stability of ecological regime in habitats, it is necessary that these species has existed in the so-called ancient or primeval forests. In Bashkortostan, the indicators of old-growth forests are the epiphytic and epixylic bryophyte species with shuttles and colonists life strategy, the indicators of ancient forests are the epilithic and ground species with the strategy of perennial stayers. The increased diversity and abundance of bryophytes has been revealed in the forests located in the Southern Urals mountain river valleys. These forests are characterized by a low degree of disturbance and high diversity of all substrate groups of bryophytes (epiphytes, growing on old trees, epixylic species growing on rotten wood of later stages of decaying, epilithic and forest floor species). The list of species of bryophytes that are indicators of biologically valuable forests of Bashkortostan is presented. For every bryophyte species the characteristics of reproduction, life strategy and the reasons for vulnerability are given.

Keywords: bryophytes, forest, the Southern Ural, nature conservation.