

УДК 582.32

## К БРИОФЛОРЕ ЗАРАСТАЮЩИХ ЛЕСОМ СЕЛЬХОЗУГОДИЙ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

© Э.З. Байшева, П.С. Широких

Проведено изучение состава мохообразных в сукцессионных сообществах, сформировавшихся в результате естественного лесовозобновления на месте заброшенных сельхозугодий в трех природных районах Республики Башкортостан: в зоне широколиственных и широколиственно-темнохвойных лесов (1), в подзоне сосново-березовой лесостепи (2) и районе горных светлохвойных лесов Южного Урала (3). В каждом районе были изучены по 2 типа сообществ зарастающих березой и сосной с разреженным (до 5–10 %) и сомкнутым (более 75 %) древесным ярусом. Для каждой группы сообществ было выполнено по 20 геоботанических описаний на площадках размером 100 кв.м. Состав мохообразных изученных сообществ очень беден. На всех пробных площадях выявлено 30 видов, в том числе 29 видов мхов и 1 печеночник. Редких видов выявлено не было. Самое высокое постоянство отмечено у *Brachythecium salebrosum* и *Amblystegium serpens* – видов с широкой экологической амплитудой, способных расти на разных типах субстратов (почве, основаниях стволов, гнилой древесине и др.). На залежах начальных стадий зарастания основная часть бриофлоры представлена светолюбивыми напочвенными видами, которые в естественных сообществах наиболее характерны для лугов и степей. Лесные виды в основном появляются в сообществах с сомкнутым древостоем через 10–12 лет после начала зарастания. На залежах в районах 1 и 2 преобладают виды, не имеющие узкой субстратной специализации (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciuro-hypnum reflexum* и др.), в районе 3 повышена доля напочвенных видов. По сравнению с ранее полученными результатами по восстановительным сукцессиям на вырубках РБ, количество видов бриофитов на зарастающих лесом залежах значительно ниже, что связано с низким разнообразием субстратов (почти полным отсутствием гнилой древесины и камней) и микроместообитаний.

Ключевые слова: мохообразные, заброшенные поля, естественное лесовозобновление, Южно-Уральский регион.

На территории Республики Башкортостан (РБ) в настоящее время происходит естественное лесовозобновление на месте заброшенных сельхозугодий (залежей), которые в 1990-начале 2000 годов перестали использоваться по назначению. После прекращения распашки залежи использовались как сенокосы и пастбища, а в дальнейшем, в результате снижения поголовья скота и отсутствия выпаса, начали зарастать деревьями. Эти участки могут служить естественными полигонами для изучения восстановительных сукцессий. Подобные исследования проводятся в различных регионах России, но в основном направлены на выявление закономерностей динамики сообществ сосудистых растений [1]. Изменение состава мохообразных, входящих в состав сукцессионных сообществ, формирующихся на заброшенных сельхозугодьях, практически не изучено.

### Материал и методы исследования.

Объект исследования – бриофлора полей, выведенных из сельскохозяйственного использования на территории Иглинского, Караидельского, Мишкинского, Белокатайского и Белорецкого административных районов РБ, а также близлежащих

районов Челябинской области. В соответствии с геоботаническим и природным районированием РБ [2, 3], исследования проводились в 3 районах:

1. Широколиственно-лесная зона и подзона смешанных широколиственно-темнохвойных лесов хвойно-лесной зоны [2], Забельский район широколиственных лесов [3] – табл. 1, сообщества 1 и 2. Рельеф района – пологоволнистые и холмистые равнины. Преобладают серые лесные почвы. Климат теплый, средне- и хорошо увлажненный. Среднегодовое количество осадков 550–600 мм/год [4]. Условно-коренные сообщества – мезофитные широколиственные леса из дуба, липы и клена.

2. Подзона южной сосново-березовой лесостепи [2], Северо-восточный лесостепной и лесной район [3] – табл. 1, сообщества 3 и 4. Расположен в холмисто-грядоватой Прирайской равнине и западных отрогах Южного Урала. Преобладают серые, темно-серые лесные почвы и обыкновенные черноземы. Климат умеренно-теплый, средне- и хорошо увлажненный. Среднегодовое количество осадков 500–550 мм/год [4]. Условно-коренные лесные сообщества – гемибореальные травяные сосновые и березовые леса.

БАИШЕВА Эльвира Закирьяновна – д.б.н., Уфимский Институт биологии РАН, e-mail: elvbai@anrb.ru  
ШИРОКИХ Павел Сергеевич – к.б.н., Уфимский Институт биологии РАН, e-mail: shirpa@mail.ru

Сокращенная таблица постоянства видов деревьев и мохообразных в сообществах зарастающих лесом сельхозугодий Республики Башкортостан, в %

Номер сообщества	1	2	3	4	5	6	Тип стратегии	
ОПП древесного яруса, %	5	75	5	85	10	75		
Средняя высота древесного яруса, м	2	5	2	4	1	3		
ОПП травяного яруса, %	45	15	40	5	65	20		
Средняя высота травяного яруса, см	35	45	65	55	60	90		
ОПП напочвенных мхов, %	3	<1	2	<1	3	5		
Время от начала зарастания лесом	5-7	10-12	5-6	10-12	5-8	9-12		
Количество видов мхов	11	15	6	5	7	17		
Доля эпилитных бриофитов, %	18.2	–	–	–	–	–		
Доля напочвенных бриофитов, %	27.3	26.7	16.7	20	50	58.8		
Доля бриофитов, растущих на основаниях стволов, %	–	20	–	20	–	–		
Доля бриофитов, не имеющих узкой субстратной специализации, %	54.5	53.3	83.3	60	50	41.2		
Древесный ярус								
<i>Betula pendula</i>	65 <sup>r-1</sup>	100 <sup>3-5</sup>	10 <sup>r-1</sup>	85 <sup>4-5</sup>	60 <sup>r-1</sup>	100 <sup>2-5</sup>		
<i>Pinus sylvestris</i>	50 <sup>r-1</sup>	55 <sup>r-3</sup>	5 <sup>++1</sup>	60 <sup>r++</sup>	50 <sup>r++</sup>	95 <sup>++3</sup>		
<i>Salix caprea</i>	25 <sup>r++</sup>	90 <sup>r++</sup>		55 <sup>r++</sup>	10 <sup>r++</sup>	55 <sup>r++</sup>		
<i>Abies sibirica</i>	5 <sup>r++</sup>	25 <sup>r++</sup>						
<i>Betula pubescens</i>	15 <sup>r++</sup>	45 <sup>r++</sup>			25 <sup>r++</sup>	45 <sup>++3</sup>		
<i>Sorbus aucuparia</i>	25 <sup>r++</sup>	80 <sup>r++</sup>		5 <sup>r++</sup>				
<i>Populus tremula</i>	5 <sup>r++</sup>	60 <sup>r++</sup>						
<i>Ulmus glabra</i>		40 <sup>r-1</sup>						
<i>Quercus robur</i>		30 <sup>r</sup>						
<i>Tilia cordata</i>		10 <sup>r</sup>						
<i>Picea obovata</i>		25 <sup>r</sup>		5 <sup>r</sup>		25 <sup>r++</sup>		
<i>Padus avium</i>		30 <sup>r</sup>		10 <sup>r</sup>	10 <sup>r</sup>	30 <sup>r</sup>		
<i>Larix sukaczewii</i>					5	5		
Мохообразные								
<i>Brachythecium salebrosum</i>	45	80	25	35	20	25	C	
<i>Amblystegium serpens</i>	5	75	15	5	20	20	C	
<i>Ceratodon purpureus</i>	15	15	10			10	C	
<i>Bryum caespiticium</i>	5	5	10				C	
<i>Brachythecium mildeanum</i>	10	5			5	20	Ps	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	15					15	Ps	
<i>Climacium dendroides</i>	5	5				20	Ps	
<i>Hygroamblystegium humile</i>	5				10	10	C	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>		5		5	5		L	
<i>Oxyrrhynchium hians</i>		5					Ps	
<i>Hylocomium splendens</i>		5				5	Ps	
<i>Pleurozium schreberi</i>				5	5	5	Ps	
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>						10	Ps	
<i>Abietinella abietina</i>			15		5	10	Ps	
<i>Rhytidium rugosum</i>						5	Ps	
<i>Brachythecium albicans</i>			5				Ps	
<i>Breidleria pratense</i>						15	Ps	
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>						5	Ps	
<i>Calliergonella lindbergii</i>						5	Ps	
<i>Thuidium recognitum</i>						5	Ps	
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	5	10					C	
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>		15					Ps	
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>		20					Ps	
<i>Campylidium sommerfeltii</i>		5					C	
<i>Lophocolea heterophylla</i>		5					C	
<i>Pohlia nutans</i>		5					C	
<i>Stereodon pallescens</i>				5			C	
<i>Sanionia uncinata</i>						5	C	
<i>Schistidium strictum</i>	5						C	
<i>Weissia sp.</i>	5						C	

Примечание. Типы стратегий: C – колонист, Ps – стайер, L – челнок. Для деревьев в числителе указано варьирование обилия вида на пробных площадях.

3. Южно-Уральская горная провинция [2], район светлохвойных лесов центральной части Южного Урала [3] – табл. 1, сообщества 5 и 6. Занимает центральную часть горной полосы Южного Урала. Рельеф хребтово-увалистый, с межгорными понижениями. Преобладают горно-лесные серые почвы. Климат умеренно теплый, повышено увлажненный. Среднегодовое количество осадков 550–650 мм/год [4]. Преобладающие типы условно-коренной лесной растительности – травяные и травяно-зеленомошные сосновые, сосново-лиственничные и светлохвойно-березовые леса.

Для каждого типа сообществ выполнено по 20 геоботанических описаний на пробных площадях размером 100 кв.м. Проективное покрытие видов определялось по шкале Браун-Бланке: г – единично; ± – менее 1%; 1 – 1–5%; 2a (a) – 6–15%; 2b (b) – 16–25%; 3 – 26–50%; 4 – 51–75%; 5 – 76–100%. Бриокомпонент выявляли на всех типах субстрата в пределах пробной площади: стволах и комлях деревьев, почве, камнях и др. Возраст древостоя определялся по стандартной дендрохронологической методике: отбирались керны возрастным буром и подсчитывалось число годовых колец. Эколого-фитоценологические стратегии мохообразных даны по системе Н. During [5]. Названия видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [6], мохообразных – по сводке М.С. Игнатова и др. [7].

**Результаты и обсуждение.** На обследованных залежах массово возобновляются береза (*Betula pendula*) и сосна (*Pinus sylvestris*). С высоким постоянством, но низким обилием (<1%) встречается *Salix caprea*. В районе 1 широколиственные и темнохвойные деревья встречаются единично, несмотря на то, что поля граничат с лесными участками, где эти породы представлены в значительном количестве.

Все сообщества изученных залежей характеризуются полидоминантным флористическим составом, высоким фитоценологическим разнообразием и гетерогенностью. С высоким обилием и постоянством в травяном ярусе представлены преимущественно луговые виды (*Bromopsis inermis*, *Agrostis tenuis*, *Trifolium medium*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Fragaria viridis* и др.). Опушечные и синантропные виды (*Veronica chamaedrys*, *Knautia arvensis*, *Hieracium vaillantii*, *Cirsium setosum*, *Artemisia vulgaris*, *Potentilla argentea*, *Elytrigia repens*, *Phalacrolooma septentrionale*, *Tussilago farfara*, *Taraxacum officinale* и др.)

встречаются с высоким постоянством, но незначительным обилием (<1%).

Сообщества открытых и слабозалесенных участков (до 7–8 лет с момента начала зарастания) с общим проективным покрытием древесного яруса (ОПП) до 10% и высотой деревьев до 2–2,5 м характеризуются высокой сомкнутостью травяного яруса – 40–65%. Через 10–12 лет от начала зарастания, вследствие увеличения сомкнутости древостоя до 75% и более, проективное покрытие травяного яруса снижается до 5–20%, усиливаются ценотические позиции лесных видов. Однако даже при сильном затенении древостоем синантропные и луговые виды составляют большую долю участия во флористическом составе и сохраняют свое присутствие довольно длительное время (15 и более лет) [1].

Состав мохообразных изученных сообществ очень беден. На всех пробных площадях выявлено 30 видов, в том числе 29 видов мхов и 1 печеночник – *Lophocolea heterophylla*. Наибольшее разнообразие бриофитов отмечено на залежах, расположенных в районах 1 (19 видов) и 2 (18 видов), наименьшее – на залежах в районе 3 (9 видов).

Самое высокое постоянство отмечено у *Brachythecium salebrosum* и *Amblystegium serpens* – видов с широкой экологической амплитудой, способных расти на разных типах субстратов (почве, основаниях стволов, гнилой древесине и др.). На залежах начальных стадий зарастания основная часть бриофлоры представлена светолюбивыми напочвенными видами, которые в естественных сообществах наиболее характерны для лугов и степей (*Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticium*, *Brachythecium mildeanum*, *Abietinella abietina*, *Hygroamblystegium humile*, *Climacium dendroides*, *Brachythecium albicans* и др.). Лесные виды в основном появляются в сообществах с сомкнутым древостоем, где заселяют основания стволов молодых деревьев (*Stereodon pallescens*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Campylidium sommerfeltii*, *Lophocolea heterophylla*, *Sanionia uncinata*) или почву (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и др.).

Результаты анализа спектра жизненных стратегий видов, выделенных по системе Н. During [5], показал, что по мере увеличения сомкнутости древесного яруса видов со стратегией колонистов, нацеленных на освоение новых местообитаний немного снижается, а в районах 1 и 2 одновременно увеличивается доля видов-стайеров,

имеющих низкую репродуктивную активность и типичных для лесных сообществ (рис.).

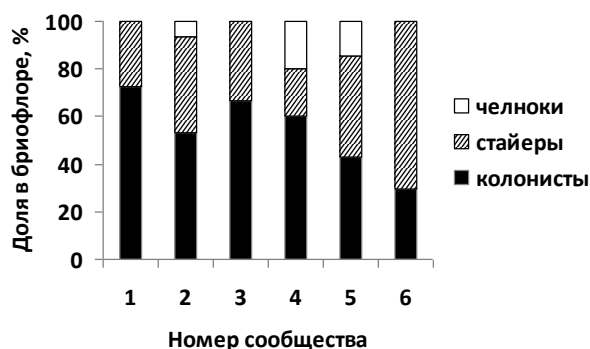


Рис. Спектр жизненных стратегий бриофитов заброшенных сельхозугодий РБ

Почти на всех залежах преобладают виды, не имеющие узкой субстратной специализации (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciurohypnum reflexum* и др.), доля напочвенных видов немного повышена на залежах в горно-лесной зоне (табл.).

В целом, в разнообразии бриофитов на залежах Башкортостана невысокое, но сопоставимо данными по зарастающим в течение 7-9 лет полям с доминированием *Betula pendula* (17 видов) и *Populus tremula* L. × *Populus tremuloides* Michx (34 вида), изученных в Эстонии [8]. По сравнению с древостоями аналогичного возраста, сформировавшимися в результате естественного лесовозобновления на вырубках РБ, количество видов бриофитов на зарастающих лесом сельхозугодьях значительно меньше, что связано с низким разнообразием субстратов и микроместообитаний, так как на вырубках сохраняются пни и порубочные остатки, на которых могут выживать эпиксильные виды, а также каменистые субстраты. Например, в молодых вторичных березняках, сформировавшихся на месте рубок травяно-зеленомошных сосновых лесов Южного Урала было выявлено 22 вида бриофитов на 8 пробных площадях через 5–10 лет после рубки, и 34 вида на 14 пробных площадях через 10–15 лет после рубки [9]. Во вторичных осинниках, образовавшихся на месте рубок широколиственных вязово-кленово-липовых лесов Башкирского Предуралья через 5–7 лет после рубки на 20 пробных площадях было отмечено 18 видов бриофитов, а через 10–12 лет после рубки – 21 вид. Аналогичная закономерность – более бедный видовой состав мохообразных на плантациях, возникающих на месте неиспользуемых сельхозугодий, по сравнению с

плантациями на вырубках, была отмечена и в других регионах мира [10].

В настоящее время сложно сказать, через какой период времени состав и структура лесных сообществ, формирующихся на зарастающих полях в результате естественного лесовосстановления, приблизятся к субклимаксовому типу лесной растительности, характерному для данных природных районов. Продолжение исследований позволит выявить закономерности динамики бриокомпонента сукцессионных сообществ и условия, при которых древостои, возникшие на сельхозугодьях, станут пригодны для существования редких видов лесных мохообразных, требовательных к стабильности условий увлажнения и терморезима местообитаний.

*Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00985-а.*

#### Литература

1. Широких П.С., Мартыненко В.Б., Зверев А.А., Бикбаев И.Г., Ибрагимов И.И., Бикбаева Г.Г., Каримова Л.Д., Баишева Э.З. Растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья // Вестн. Том. гос. унта. Биология. 2017. № 37.С. 66–104.
2. Жудова П.П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа: Башкирское книжное издательство, 1966. 123 с.
3. Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа, 2010. 414 с.
4. Атлас Республики Башкортостан / Под ред. И.М. Япарова. Уфа, 2005. 420 с.
5. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment / Ed. by J.W. Bates, A.M. Farmer. Oxford, 1992. P. 1–31.
6. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
7. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Checklist of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.
8. Tullus T., Tullus A., Roosaluuste E., Tullus H. Bryophyte vegetation in young deciduous forest plantations // Baltic forestry. 2012. V. 18. № 2. P. 205–213.
9. Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B. Effect of clear-cutting on bryophytes in the pine forests of the South Urals // Arctoa. 2015. V. 24. P. 547–555.
10. Ross-Davis A.L., Frego K.A. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features // Can. J. Bot. 2002. V. 80. P. 21–33.

### References

1. Shirokikh PS, Martynenko VB, Zverev AA, Bikbaev IG, Ibragimov II, Bikbaeva GG, Karimova LD, Baisheva EZ. Vegetation of abandoned fields in the Bashkir Cis-Urals. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology. 2017. V. 37. P. 66–104.
2. Zhudova PP. Geobotanicheskoe rayonirovanie Bashkirskoy ASSR [Geobotanical zoning of the Bashkir ASSR]. Ufa: Bashkir book Publ.; 1966. 123 p.
3. Reestr osobo okhranaemykh prirodnykh territoriy Respubliki Bashkortostan [Registry of nature protected areas of Republic of Bashkortostan]. Ufa, 2010. 414 pp.
4. Atlas Respubliki Bashkortostan. Pod red. I.M. Yaparova [Atlas of the Republic of Bashkortostan. I.M. Yaparov (ed.)]. Ufa, 2005. 420 pp.
5. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment / Ed. by J.W. Bates, A.M. Farmer. Oxford, 1992. P.1–31.
6. Czerepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR)]. Moscow: World and Family-95 Ltd.; 1995. 992 p. (In Russian).
7. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V.15. P. 1–130.
8. Tullus T., Tullus A., Roosaluuste E., Tullus H. Bryophyte vegetation in young deciduous forest plantations // Baltic forestry. 2012, V. 18. № 2. P. 205–213.
9. Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B. Effect of clear-cutting on bryophytes in the pine forests of the South Urals // Arctoa. 2015. V. 24: 547–555.
10. Ross-Davis A.L., Frego K.A. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features // Can. J. Bot. 2002. V. 80. P. 21–33.



## ON THE BRYOPHYTE FLORA OF ABANDONED AGRICULTURAL LANDS OVERGROWN WITH FOREST IN THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

© E.Z. Baisheva, P.S. Shirokikh

The bryophyte composition of the successional communities arising due to natural reforestation in the abandoned agricultural lands in the Republic of Bashkortostan was studied. The study area includes three natural regions: the zone of broad-leaved forests and subzone of broad-leaved and coniferous forests (1), the subzone of pine-birch forest (2) and the mountainous light-coniferous forests of the Southern Urals (3). In each region, two types of communities dominated by birch and pine were studied, i.e. with sparse (up to 5-10%) and closed (more than 75%) cover of trees. For each group of communities, 20 geobotanical releves of sample plots (100 sq.m) were made. The bryophyte diversity in the studied communities is very low. In total, 30 species were revealed, including 29 moss species and 1 liverworts. No rare species of bryophytes were found. The most common taxa are *Brachythecium salebrosum* and *Amblystegium serpens* – the species with a wide ecological range, that could grow on different types of substrates (on soil, on bases of tree trunks and rotten wood, etc.) In the communities of initial stages of natural reforestation, the light-demanding meadows and steppe species have more constancy. Typical forest species appear in communities with dense tree cover after 10-12 years from the beginning of the overgrowth. In the regions 1 and 2, the species that have no narrow substrate specialization (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, etc.) are more frequent. In the bryophyte flora of region 3, the epigeic species have the increased proportion. In comparison with previously investigated in Bashkortostan tree stands of the same age that have developed as a result of natural regeneration after felling, the species number in the abandoned agricultural lands is considerably less, probably due to a low variety of substrates (absence of rotten wood) and microhabitats.

Key words: bryophytes, abandoned agricultural lands, natural reforestation, Southern Urals region.