

ТРАВЯНАЯ СТАДИЯ СУКЦЕССИИ ПОСЛЕ ВЫРУБКИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ КАК ВАЖНЫЙ ЭТАП ВСПЛЕСКА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

А. А. Каплевский, Н. Г. Уланова

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва, Россия,
e-mail: Dron_of_geobot@list.ru, Nulanova@mail.ru

GRASS STAGE OF SUCCESSION AS THE KEY STEP OF BIODIVERSITY INCREASE AFTER SALVAGE LOGGING

A. A. Kaplevsky, N. G. Ulanova

Аннотация. На примере ельника зеленчукового в зоне хвойно-широколиственных лесов Московской области выявлены отличия в динамике общего числа видов растений между сообществом, формирующемся в результате сплошной санитарной вырубki сухостоя ели после гибели от короеда-типографа, и исходным лесным фитоценозом. Мониторинговые наблюдения, проведенные в течение 7 лет на постоянных пробных площадях, выявили, что после сплошной вырубki фиторазнообразие исследуемого ельника быстро возросло во время травяной стадии сукцессии на второй год после гибели древостоя, достигало пика на третий и постепенно снижалось за счет смыкания подростa и подлеска и усиления конкуренции с его стороны. Увеличение видового разнообразия происходило вследствие небольшого увеличения числа лесных видов и вселения многих луговых, сорных, сорно-луговых, сорно-лесных и даже болотных растений. Доля лесных видов в сообществе при этом сокращалась в два раза. Причина этих изменений — появление разнообразия микроусловий из-за рубки и вывоза стволов и временное снятие конкуренции за минеральное питание и свет со стороны древостоя, подростa и подлеска.

Ключевые слова: вспышка численности короеда-типографа, ельник зеленчуковый, вырубка леса, динамика растительности, сукцессии, видовое разнообразие

Abstract. We studied the spruce forest in the zone of coniferous-broadleaved forests of the Moscow region, affected by an outbreak of typograph bark beetle. Dynamics of understory plant species richness was fundamentally different after stand salvage logging following beetle outbreaks. Monitoring observations of plant communities during 7 years on permanent sample plots revealed the main feature of the plant species succession after clear felling. For the first 6 years succession passed through the herb and the shrub stages

with a sharp increase in species and structural diversity of plant communities. Only in the forest stage the species composition characteristic of the forest was likely restored. The species richness increase rapidly during the grass stage of succession in the second year after the death of the stand, reaches a peak in the third and gradually decreases due to the closure of understory and increased competition on its part. The increase in species diversity occurs due to a small increase in the number of forest species and the rapid introduction of a number of meadow, weed, weed-meadow, weed-forest and even swamp plants. At the same time, the share of forest species in the community decreases. The reason for these changes is the diversity of micro-conditions due to logging and removal of trees and the temporary decrease of competition for mineral nutrition and light from the tree stand and understory.

Keywords: bark beetle outbreaks, spruce forests, salvage logging, vegetation dynamics, succession, species richness

С середины 90-х гг. XX в. отмечено увеличение частоты вспышек численности многих видов лубоедов в бореальных лесах Северной Америки (Kolb et al., 2016), Европы (Marini et al., 2017; Hlásny et al., 2019) и России (Маслов и др., 2014).

Последствия проведения санитарных мероприятий в лесах, где древостой погиб в результате вспышки численности лубоедов, значительно сильнее влияют на видовой состав фитоценоза и его биоразнообразие, чем гибель древостоя (Fischer et al., 2015; Waldron et al. 2014). Это связано с тем, что проводятся сплошные санитарные рубки, т. е. вырубка не только погибших елей, но и всех других деревьев. Соответственно, такие санитарные рубки ничем не отличаются от сплошных рубок (Уланова, 2018). Если лесные виды исчезли вследствие антропогенного нарушения на значительной площади, восстановление видового состава, близкого к исходному, может занять десятки лет или не произойти вовсе (Godefroid et al. 2005; Уланова, 2006).

Многие исследования показывают, что видовое разнообразие в местах, где проведена рубка, чаще всего возрастает, и отмечают большую роль в этом первых сукцессионных стадий после вырубки леса (Swanson et al., 2011; Blair et al., 2016; Fornwalt et al., 2018). Мы поставили своей целью детально рассмотреть начальные стадии развития фитоценоза после проведения сплошной санитарной рубки ельнике зеленчуковом, характерном для Подмоскovie.

Материалы и методы. Исследование проходило на территории Звенигородской биологической станции МГУ. В 2013 г. там заложены две постоянные пробные площади (ППП) одинакового размера (800 м², 20 × 40 м). Они расположены рядом, в исходно едином фитоценозе ельника зеленчукового. ППП1 (контроль) заложена на

участке с неповрежденным древостоем ели; ППП2 (вырубка) — на участке, подвергнутом сплошной санитарной рубке сухостоя ели, погибшего в результате вспышки численности короеда-типографа. Вырубка леса на ППП2 произведена зимой 2012-2013 г., вывоз древесины производился с помощью тракторов, часть порубочных остатков сжигалась прямо на ППП.

Полевые исследования проводили ежегодно с 2014 по 2020 г. по единой методике. Каждая ППП была разбита на 8 площадок размером 100 м² (10 × 10 м). Для каждой площадки выявлен полный видовой состав растений с указанием проективного покрытия каждого вида.

Вычислен спектр ценотических групп видов травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова. Метод реализован с использованием таблиц видов с привязкой их к ценотическим группам (Уланова и др., 2023). Значимость различий выборок числа видов на пробных площадях определяли с помощью Mann-Whitney U test (U-критерий Манна-Уитни) в программе R (пакет rstatix).

Результаты. Динамика развития фитоценоза на ППП2 в период исследования была значительна. В первый год после рубки число видов на исследуемых пробных площадях значимо не различалось, но среднее число видов на вырубке было на 2 меньше, чем в контроле (табл. 1). Это связано с нарушением почвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса при рубке и вывозе порубочных остатков.

Таблица 1. Динамика среднего числа видов на площадках 100 м² в 2014–2020 гг.
(СРЕДНЕЕ ± ОШИБКА СРЕДНЕГО)

ППП	Годы						
	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Контроль	16,38 ±0,18	18,13 ±0,31	17,75 ±0,28	18,25 ±0,22	17,25 ±0,23	17,25 ±0,2	17,88 ±0,3
Вырубка	14,38 ±0,46	35 ±0,94	34,75 ±0,82	28,5 ±0,88	20,5 ±0,7	19,38 ±0,73	19,38 ±0,53
U*	24,0	0,00	0,00	7,5	20,5	25,0	22,5
p**	0,40	0,00(**)	0,00(**)	0,01(**)	0,23	0,46	0,32
* Значение U-критерия Манна — Уитни.							
** p — значимость различий, выделены значения менее 0,05 (95 %).							

На второй год после рубки среднее число видов на площадках вырубки было значимо больше, чем на контрольной площади, и различалось в полтора раза, а на третий — в два (см. табл. 1). Это связано с активным вселением новых видов в местах нарушения

почвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса, повышением освещенности за счет уничтожения древостоя, подроста и подлеска.

В 2018–2020 гг. произошло смыкание подлеска и подроста, постепенно формирующего древостой, и число видов перестало значительно различаться, но осталось несколько выше, чем в контроле, сохранились различия в видовом составе и проективном покрытии видов. Изменения числа видов на контрольной пробной площади были незначительны на протяжении всего периода исследований (см. табл. 1).

Структурное разнообразие видового богатства фитоценоза вырубки рассмотрим на примере спектра ценотических групп видов травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова (рис. 1).

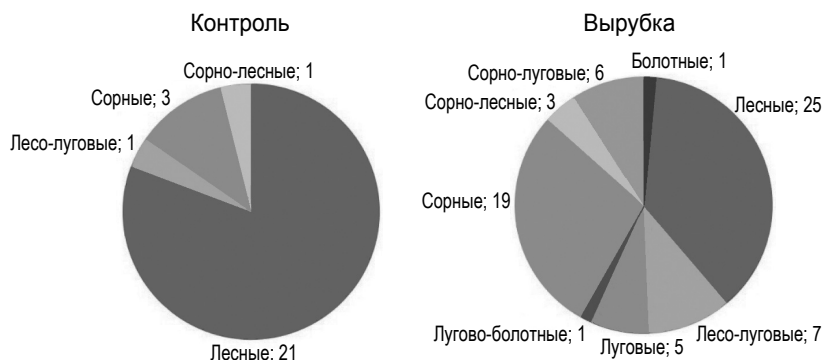


Рис. 1. Ценотический спектр пробных площадей 800 м² в контроле и на вырубке в 2016 г. (ценогруппа; число видов)

В 2016 г. вырубка (ППП2) значительно отличалась числом и составом ценотических групп. Число лесных видов увеличилось по сравнению с контролем, однако их доля сократилась в 2 раза. На ППП2, в отличие от контроля, в 2016 г. встречались *Hypericum maculatum* Crantz., *Epilobium montanum* L., *Veronica officinalis* L., *Actaea spicata* L. При этом все виды, присутствовавшие до рубки, сохранились.

Число сорных видов увеличилось в 6 раз, лесо-луговых — в 7 раз, сорно-лесных — в 3 раза. Появились болотные (*Epilobium roseum* L.), сорно-луговые (*Taraxacum officinale* Wigg., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Artemisia vulgaris* L., *Equisetum arvense* L., *Picris hieracioides* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevsky), луговые (*Campanula patula* L., *Festuca pratensis* Huds., *Ranunculus acris* L., *Poa pratensis* L., *Leontodon hispidus* L.) и лугово-болотные (*Juncus bufonius* L.) виды.

Обсуждение. По результатам мета-анализа работ, посвященных изменению биоразнообразия, ключевым фактором увеличения видового богатства растительности после масштабных нарушений лесных фитоценозов, таких как пожары, массовые ветровалы и сплошные рубки, является интенсивность происходящих нарушений (Thorn et al., 2018). На сплошных вырубках такие изменения очень значительны, что связано с рубкой и вывозом древостоя, складированием порубочных остатков, нарушении почвы колесами и гусеницами техники.

Увеличение освещенности на ранних этапах сукцессии после нарушений в ельниках с рябиной и буковых лесах (*Fagus sylvatica*) с елью (*Picea abies*) и пихтой (*Abies alba*) приводит к увеличению роли светолюбивых видов (Lehnert et al., 2013; Winter et al., 2015; Winter et al., 2017). Показано, что даже небольшие изменения освещенности и почвенных условий могут приводить к изменению видового состава травяно-кустарничкового яруса в горных ельниках (Holeska, 2003). Семена конкурентоспособных светолюбивых видов присутствуют в почве ельников и быстро прорастают (Reilly et al., 2006).

Отмечается, что на месте вырубленных лесов в России формируются травяные и кустарниковые фитоценозы, развитие которых идет в сторону лиственных лесов из березы или осины, реже ельников и сосняков (Уланова, 2018). Для вырубок сформировавшихся на базе ельников различного типа отмечается параболический тренд видового разнообразия с быстрым ростом числа видов за счет светолюбивых и синантропных видов в первые годы после рубки, сокращением видового разнообразия по мере смыкания подроста и подлеска (Крышень, 2006; Уланова, 2006; Миркин и др., 2015). На начальных этапах развития сообщества ключевыми факторами мозаичности являются микрорельеф и антропогенные факторы, с развитием сообщества растет роль взаимодействия растений. При этом размеры мозаик растительности на вырубке меньше, чем в исходном лесу, где важным фактором является влияние древостоя (Геникова, Крышень, 2018).

Наши данные согласуются с материалами, полученными другими исследователями в ельниках России: фитоценоз после рубки полностью трансформируется в травяной (Уланова, 2006; Уланова, Чередниченко, 2012; Дымов, 2017). Это связано с тем, что все элементы экосистемы меняются — полностью удаляется древостой, подрост и подлесок, сильно нарушаются верхний слой почвы, травяно-кустарничковый ярус и моховой покров. Судьба биоценоза после рубки и скорость восстановления растительного покрова

зависит от степени нарушений и их расположения, запаса семян в почве.

Развитие исследуемого нами сообщества укладывается в один из распространенных вариантов вторичной сукцессии после вырубki леса (Ulanova, 2000; Уланова, 2006). В начале развития сообщества преобладают *Stellaria nemorum* L. и *Aegopodium podagraria* L., этот этап длится в течение трех лет. На втором этапе происходит формирование кустарниковой стадии с доминированием *Rubus idaeus* L. и *Corylus avellana* L., развивается подрост *Betula pendula* Roth. и *Acer platanoides* L. В травяно-кустарниковом ярусе преобладает *Aegopodium podagraria*. Этот этап тоже длится три года. Через 7 лет происходит смыкание крон подростa и формируется лесная стадия, деревья начинают перехватывать большую часть света и в травяно-кустарниковом ярусе начинает доминировать *Galeobdolon luteum* Huds.

Заклучение. В настоящее время ученые отмечают важность первых сукцессионных стадий после вырубki леса для увеличения биоразнообразия лесов. Проведение исследований этих стадий для различных сообществ позволят выявить элементы видового разнообразия, ранее не отмечавшиеся в сообществах, существующие только ограниченный период времени, но стабильно встречающиеся после нарушений.

Фиторазнообразие исследуемого нами ельника быстро возрастает во время травяной стадии сукцессии на второй год после гибели древостоя, достигает пика на третий и постепенно снижается из-за смыкания подростa и подлеска и усиления конкуренции с его стороны. Увлечение видового разнообразия идет за счет небольшого увеличения числа лесных видов и вселения многих луговых, сорных, сорно-луговых, сорно-лесных и даже болотных растений. Доля лесных видов в сообществе при этом сокращается в два раза. Причина этих изменений — появление разнообразия микроусловий вследствие рубки и вывоза стволов и снятие конкуренции за минеральное питание и свет со стороны древостоя, подростa и подлеска.

Формирование травяной, близкой к луговой, растительности на вырубках может считаться эффективным способом увеличения биоразнообразия в лесной зоне, даже с учетом того, что это временное явление, за которым происходит формирование производного типа леса. С позиции сохранения и поддержания биоразнообразия природных экосистем такое явление стоит считать позитивным.

Финансирование. Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения

«Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6).

ЛИТЕРАТУРА

- Геникова Н. В., Крышень А. М. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки // Ботанический журнал. 2018. Т. 106. № 3. С. 364–381.
- Дымов А. А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.
- Крышень А. М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
- Маслов А. Д., Комарова И. А., Котов А. С. Динамика размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010–2013 гг. и прогноз на 2014 г. // Лесохоз. информация. 2014. Т. 1. С. 38–46.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Мартыненко В. Б., Широких П. С. Вклад синтаксономии на основе подхода Браун-Бланке в изучение сукцессий растительных сообществ // Экология. 2015. Т. 4. С. 243–248.
- Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 46 с.
- Уланова Н. Г. Основные тренды динамика биоразнообразия после природных и антропогенных «катастроф» в ельниках европейской части России // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. биология и экология. 2018. Т. 3. С. 317–335.
- Уланова Н. Г., Чередниченко О. В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1399–1402.
- Уланова Н. Г., Жмылев П. Ю., Елумеева Т. Г., Федосов В. Э. Методы анализа флористического состава и функционального разнообразия растительных сообществ. Учебное пособие. М.: МАКС Пресс, 2023. 137 с.
- Blair D. P., McBurney L. M., Blanchard W., Banks, S. C., Lindenmayer D. B. Disturbance gradient shows logging affects plant functional groups more than fire // Ecology Applications. 2016. Vol. 26. P. 2280–2301.
- Fischer A., Fischer H. S., Kopecký M., Macek M., Wild J. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests // Canadian Journal of Forest Reserch. 2015. Vol. 45. P. 1–8.
- Fornwalt P. J., Rhoades Ch. C., Hubbard R. M., Harris R. L., Faist A. M., Bowman W. D. Short-term understory plant community responses to salvage logging in beetle-affected lodgepole pine forests // Forest Ecology and Management. 2018. Vol. 409. P. 84–93.

- Godefroid S., Rucquoi S., Koedam N. To what extent do forest herbs recover after clearcutting in beech forest? // *Forest Ecology and Management*. 2005. Vol. 210 P. 39–53.
- Hlásny T., Krokene P., Liebhold A., Montagné-Huck C., Müller J., Qin H., Viiri H. Living with bark beetles: impacts, outlook and management options // *From science to policy*. 2019. Vol. 8. European Forest Institute.
- Holeska J. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest // *Plant Ecology*. 2003. Vol. 168. P. 57–67.
- Kolb T. E., Fettig C. J., Ayres M. P., Bentz B., Hicke J. A., Mathiasen R., Stewart J. E., Weed A. S. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States // *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 380. P. 321–334.
- Lehnert L. W., Bässler C., Brandl R., Burton P. J., Müller J. Conservation value of forests attacked by bark beetles: highest number of indicator species is found in early successional stages // *Journal for Nature Conservation*. 2013. Vol. 21. No 2. P. 7–104.
- Marini L., Økland B., Jönsson A. M. et al. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests // *Ecography*. 2017. Vol. 40. No 12. P. 1426–1435.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Accessed at: <https://www.R-project.org> (accessed on: 19.09.2023).
- Reilly M. J., Wimberly M. C., Newell C. L. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians // *Journal of Ecology*. 2006. Vol. 94 (1). P. 118–130.
- Swanson M. E., Franklin J. F., Beschta R. L. et al. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2011. Vol. 9. No 2. P. 117–125.
- Thorn S., Bassler C., Brandl R. et al. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis // *Journal of Applied Ecology*. 2018. Vol. 55. P. 279–289.
- Ulanova N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. 2000. Vol. 135. No 1–3. P. 155–167.
- Waldron K., Ruel J., Gauthier S., De Grandpré L., Peterson C. J. Effects of post-windthrow salvage logging on microsites, plant composition and regeneration // *Applied Vegetation Science*. 2014. Vol. 17. No 2. P. 323–337.
- Winter M.-B., Bässler C., Bernhardt-Römermann M., Krah F.-S., Schaefer H., Seibold S., Müller J. On the structural and species diversity effects of bark beetle disturbance in forests during initial and advanced early-seral stages at different scales // *European Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 136. P. 357–373.
- Winter M.-B., Ammer C., Baier R., Donato D. C., Seibold S., Müller J. Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 338. P. 32–45.