

*На правах рукописи*



Кушневская Елена Владимировна

**Сукцессии эпиксильной растительности  
в хвойных лесах северо-запада России**

03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Научный руководитель

кандидат биологических наук  
**Мирин Денис Моисеевич**

Официальные оппоненты

**Уланова Нина Георгиевна**  
доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», профессор

**Созинов Олег Викторович**  
кандидат биологических наук, доцент, Гродненский государственный университет имени Янки Купалы, заведующий кафедрой

Ведущая организация

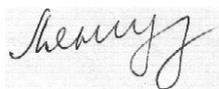
**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН**

Защита состоится 21 марта 2019 года в 14-00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул Профессора Попова, д. 2.  
Тел.: (+7 812) 372-54-43, dissovet.d002202@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан « \_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2019 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

# Введение

## **Актуальность темы.**

Мертвая древесина является важным элементом лесных экосистем (Jonsson 2005, Paillet 2009), выполняющим разнообразные экологические функции (Kimmins, 2004). Последние два десятилетия было проведено значительное число исследований функциональной роли древесных остатков в бореальных лесных экосистемах, преимущественно в Европе, США и Канаде. Европейские лесные экосистемы в подавляющем большинстве случаев подверглись глубочайшему антропогенному преобразованию, одной из черт которого было полное изъятие валежа. Это, в свою очередь, определило сферу интересов европейских исследований относительно крупных древесных остатков – большинство работ на эту тему представляют собой сравнение биоты мертвой древесины в эксплуатируемых лесах и на заповедных территориях. Большинство исследователей сходятся в том, что валеж является очагом биоразнообразия в бореальных лесах. В силу исторических причин, лесопользование на территории европейской части России не носило такого глубоко преобразующего характера. На этой территории сохранились небольшие фрагменты условно-коренных лесов, в лесах подвергшихся рубкам часто оставалось значительное количество мертвой древесины. Это позволяет исследовать ранее не изученные эпиксильные группировки в лесах северо-запада России, допуская, что их состав и структура близки к характеристикам этого в элемента коренных лесов. Эпиксильные группировки, формирующиеся на разлагающейся древесине, представляют собой умеренно обособленные элементы фитоценоза. До сих пор нет ясных представлений, чем определяется их состав, насколько он гомогенен в пределах таёжной зоны, в разных типах леса. Выявление характерных черт эпиксильной растительности затрудняется ее непрерывными динамическими изменениями. Любая эпиксильная группировка является частью динамического ряда, начинающегося с зарастания только что ствола и заканчивающегося слиянием с напочвенным покровом. Для полноценного понимания процессов формирования эпиксильных синузий, требуется описать весь сукцессионный ряд и выявить влияние факторов различного уровня на каждую стадию сукцессии. Подробное изучение эпиксильных группировок позволит лучше оценить механизмы внутриценотической дифференциации и понимать структуру фитоценоза. Также исследование актуально как источник новых сведений для экологически ориентированного лесопользования.

**Цели и задачи исследования.** Цель работы – выявление закономерностей сукцессий эпиксильной растительности в хвойных лесах северо-запада России.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав эпиксильной растительности на валеже ели и сосны, в хвойных лесах северо-запада России и его структуру.
2. Выявить закономерности влияния основных факторов среды на видовой состав эпиксильных синузий.
3. Выявить закономерности экологической структуры эпиксильной синузии на основе выделенных эколого-субстратных групп видов.
4. Описать экологическое и фитоценотическое разнообразие растительных эпиксильных группировок в хвойных лесах северо-запада России.
5. Описать сукцессионные смены в эпиксильной растительности в хвойных лесах северо-запада России и выявить связь вариантов сукцессионных смен с условиями среды.

**Научная новизна.** В результате проведенных исследований впервые были описаны состав и строение эпиксильной синузий северо-запада Европейской части России. Впервые, для материалов собранных по единой методике, рассмотрено воздействие факторов различных иерархических уровней, от географического через биогеоценотический к микронизирующему для видов, эколого-субстратных групп видов, растительных группировок. Для мхов и печеночников, отмеченных в эпиксильной синузиях, был составлен аннотированный список с определением силы воздействия, на распределение их обилий, рассмотренных факторов среды. Оценено влияние этих факторов на формирование видового пула эпиксильных микрогруппировок на уровне фитоценоза. Предложена эколого-субстратная классификация видов эпиксильных синузий. Показана нелинейная связь развития эпиксильной сукцессии со степенью разложения древесины. Описаны типы группировок, формирующихся на валеже в различных условиях на разных стадиях разложения древесины. Описан ход эпиксильных сукцессий в разных условиях.

**Практическая значимость.** Выполненная работа позволила оценить и уточнить индикаторные свойства эпиксильных видов используемых как индикаторы биологически ценных лесов. Полученные результаты позволяют улучшить методики экологически ориентированного лесопользования.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы работы в 2003-2018 гг были представлены и обсуждены на научных семинарах кафедры геоботаники и экологии растений биологического факультета СПбГУ, в лаборатории лишенологии и бриологии и группе геоботанических лабораторий БИН РАН. Также были сделаны доклады на всероссийских и международных конференциях и совещаниях: XI съезд Русского ботанического общества (Новосибирск, Барнаул, 2003), VIII Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге (2004), 9 международная Пушинская школа-конференция молодых ученых (2005), Всероссийская конференция, посвященной 80 летию кафедры геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного университета и юбилейным датам ее преподавателей (Санкт-Петербург, 2011), Forest landscape mosaics: disturbance, restoration and management at times of global change (Тарту, 2014), V Всероссийская геоботаническая школа-конференция (Санкт-Петербург, 2015), Всероссийская научно-практическая конференция "Научные исследования в заповедниках и национальных парках России" (Петрозаводск 2016), 9th International Conference on Biodiversity Research (Daugavpils, 2017), 5th European congress of conservation biology (Juväskylä, 2018).

**Публикация результатов исследования.** По результатам исследования представлены автором в 11 публикациях из них 5 статей включены в базу Web of Science, 5 статей - в Scopus и 7 опубликованы в изданиях рекомендованных ВАК.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов, списка цитируемой литературы, включающего 102 работы и приложения. Текст изложен на 163 страницах, не включая приложение, содержит 90 рисунков и 53 таблицы.

**Благодарности.** Автор выражает огромную благодарность своему научному руководителю Д.М. Мирину, а также В.С. Ипатову и О.И. Суминой за руководящие консультации. Автор сердечно благодарит Е.В. Шорохову, А.Д. Потемкина и Ф.В. Константинову за ценные советы и вдохновение. Автор искренне благодарит всех участников полевых исследований, в которых был собран материал данного исследования. За помощь в определении отдельных видов и таксономических групп автор выражает благодарность Д.Е. Гимельбранту, Н.Б. Глушковой, А.Д. Потемкину, И.С. Степанчиковой. Автор благодарит М.Ю. Смирнова за всестороннюю абсолютно неоценимую помощь.

# Глава 1. Состав, строение и сукцессионные смены эпиксильной растительности (обзор современного состояния проблемы)

Первое описание эпиксильной растительности и ее сукцессионных смен было представлено в работе McCullough (1948). Это исследование оставалось фактически уникальным до конца 80-х годов, пока пристальное внимание к ксилофильным сообществам привлек Söderström (1988, а, б) в ходе изучения эксплуатируемых и заповедных лесов Швеции. Его исследования показали принципиальные отличия в составе и строении эпиксильных группировок в лесах с интенсивным режимом лесопользования от сообществ с естественной динамикой древостоя. Это определило в значительной степени дальнейшее направление исследований, в данный момент это наиболее разработанная тема для эпиксильной растительности бореальных и неморальных лесов северного полушария, отдельные работы выполнены в тропических и субтропических лесах обоих полушарий. Признание возможности использования эпиксильных видов и их сообществ, как индикаторов биологически ценных лесов, привлекло интерес к изучению всего комплекса факторов, определяющих состав и строение эпиксильных синузий. В последующие годы, разными исследователями, был выявлен набор факторов, в той или иной степени влияющих на эпиксильные группировки, но поскольку большинство работ выполнялось локально, с большой разницей в методике, имеющиеся сведения довольно разрознены. Исключением является большая работа, выполненная под руководством Heilmann-Clausen и Ódor, по буковым лесам Европы, однако анализ в ней проведен только на основе встречаемости видов и видового богатства эпиксильных группировок.

Изучение сукцессионных смен эпиксильной растительности в большинстве случаев основывается на использовании субстратных групп видов, поскольку уже самые ранние работы (Söderström, 1988 а, б) показали значительную вариативность динамики обилия отдельных видов. Различные схемы сукцессионных смен были предложены для некоторых типов леса в Европе, Северной Америке и Австралии.

## Глава 2. Материалы и методы

Материалы диссертации были собраны в 14 локациях (рис. 1), 28 фитоценозах. Для решения задачи по выявлению влияния подзонального положения на эпиксильную растительность были выполнены описания в четырех подзонах тайги. Точки сбора охарактеризованы на основе описания ландшафтных районов с использованием классификации ландшафтов А.Г. Исаченко (1985). Границы подзон были взяты из этой же работы, с одним уточнением – описания в Двино-Пинежском массиве были отнесены к северной тайге, эта локация находится в районе границы северной и средней тайги, но ландшафт и растительность, в которых были сделаны данные описания, обладали северотаежными чертами. Расположение, климатические параметры для каждой локации представлены в табл. 1.

Мы выбирали наиболее типичные участки на мертвой древесине. Площадки для описания эпиксильной растительности заложены на лежащих отмерших стволах ели не менее 15 см в диаметре в основании ствола, по 1–3 штуки на участках ствола с разным диаметром. Длина площадок – 50 см, ширина соответствует диаметру ствола. На площадках производилось описание растительности с указанием проективного покрытия видов мхов, печеночников, лишайников и сосудистых растений. Всего в работе использованы описания 979 площадок.

Названия видов мхов приведены по Флоре мхов Средней России (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова 2003, 2004), печеночников – по сводке А.Д. Потемкина, А.В. Софроновой (2009), сосудистых растений – по сводке С.К. Черепанов (1995).

Табл. 1. Краткая характеристика точек сбора материала

|    | координаты                     | подзона  | ср. t°С | Σ осадков | адм. район                                  | описанный фитоценоз / число описаний  |
|----|--------------------------------|----------|---------|-----------|---|---|
| 1  | N65°03'10.04"<br>E41°05'18.67" | северная | -1,0    | 479       | Архангельская обл.,<br>Приморский р-н       | 1) ельник чернично-сфагновый / 43   |
| 2  | N62°59'10.03"<br>E44°04'44.62" | северная | +0,9    | 516       | Архангельская обл.,<br>Виноградский р-н     | 2) ельник чернично-зеленомошный / 37<br>3) ельник хвощево-сфагновый / 41  |
| 3  | N62°06'29.42"<br>E47°13'27.28" | средняя  | +0,9    | 613       | Архангельская обл. Крас-<br>ноборский р-н   | 4) сосняк чернично-зеленомошный / 43<br>5) ельник сфагново-черничный / 21   |
| 4  | N61°43'18.72"<br>E37°58'59.41" | средняя  | +1,5    | 593       | Архангельская обл.,<br>Кергопольский р-н    | 6) ельник черничный / 26, 7) сосняк сфагновый / 13<br>8) ельник чернично-зеленомошный / 24<br>9) ельник чернично-сфагновый / 30 |
| 5  | N60°11'56.14"<br>E35°09'40.06" | средняя  | +2,0    | 609       | Ленинградская обл.,<br>Тихвинский р-н на    | 10) ельник чернично-сфагновый / 27<br>11) ельник с осиною черничной / 9<br>12) ельник чернично-зеленомошный / 29                |
| 6  | N60°31'46.08"<br>E30°15'56.04" | средняя  | +3,9    | 727       | Ленинградская обл.,<br>Приозерский р-н      | 13) ельник чернично-зеленомошный / 48   |
| 7  | N60°25'49.10"<br>E30°05'19.61" | средняя  | +4,4    | 620       | Ленинградская обл.,<br>Выборгский р-н       | 14) ельник кислично-зеленомошный / 29<br>15) сосняк чернично-зеленомошный / 28  |
| 8  | N60°01'36.44"<br>E34°44'45.66" | южная    | +2,0    | 660       | Ленинградская обл.,<br>Тихвинский район     | 16) ельник кисличный / 22   |
| 9  | N58°43'10.46"<br>E29°49'13.31" | южная    | +5,7    | 594       | Ленинградская обл.,<br>Лужский р-н          | 17) ельник неморально-кисличный / 45  |
| 10 | N60°02'32.51"<br>E23°02'15.97" | южная    | +6,0    | 661       | провинция Уусимаа,<br>район Раселпори       | 18-20) сосняк чернично-зеленомошный / 161<br>21-22) ельник с сосной чернично-зеленомошный / 65                                  |
| 11 | N59°15'46.52"<br>E28°50'30.93" | южная    | +4,4    | 609       | Ленинградская обл.,<br>Кингисеппский р-н    | 23) ельник зеленомошно-кисличный / 34<br>24) ельник чернично-зеленомошный / 22<br>25) ельник мертвопокровный / 24               |
| 12 | N59°06'21.27"<br>E29°19'45.27" | южная    | +4,1    | 551       | Ленинградская обл.,<br>Волосовский р-н      | 26) ельник черничный / 27<br>27) ельник кисличный / 25  |
| 13 | N58°07'27.39"<br>E29°10'32.70" | подтайга | +3,7    | 555       | Псковская обл., Стру-<br>го-Крашенецкий р-н | 28) ельник травяно-кисличный / 32   |
| 14 | N56°04'28.03"<br>E28°20'27.40" | подтайга | +4,7    | 593       | Псковская обл., Себеж-<br>ский р-н          | 29) сосняк чернично-зеленомошный / 27<br>30) сосняк сфагново-травяной / 39  |

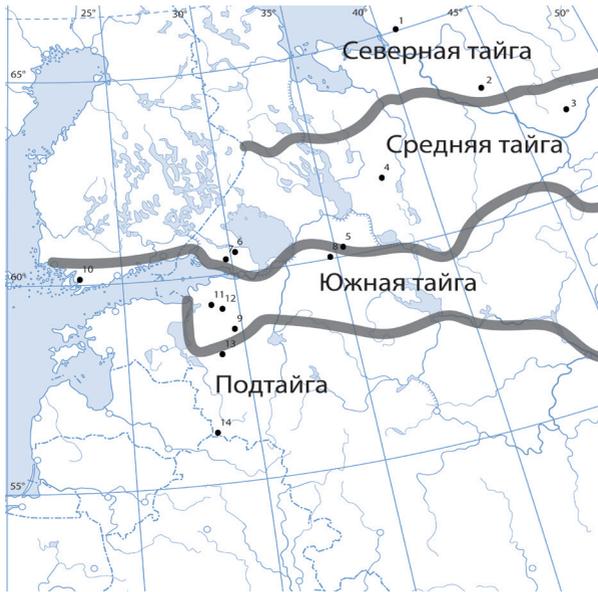


Рисунок 1. Картограмма расположения локаций исследования эпиксильной растительности. Границы подзон проведены в соответствии с работой А.Г. Исаченко (1985).

При анализе зависимостей для выделенных эколого-субстратных групп использовалось среднее суммарное проективное покрытие (СПП) которое рассчитывалось как сумма проективных покрытий всех видов отнесенных к данной группе в каждом описании.

При обработке данных были использованы следующие статистические методы:

- *Для оценки влияния факторов на варьирование обилия видов и групп видов:*

тест Краскелла-Уоллиса

теснота связи ( $\eta^2$ )

коэффициент Жаккара

обобщённые линейные модели (GZLM)

непараметрическое многомерное шкалирование (NMDS)

- *Для классификации типов группировок эпиксильной растительности и их характеристики:*

дискриминантный анализ

описательные статистики

индексы Шеннона и Пиелу

- *Для выявления закономерностей распределения типов группировок:*

множественный анализ соответствий (CCA)

анализ сопряженности

### Глава 3. Анализ видового состава эпиксильной растительности в хвойных лесах северо-запада России

Всего в материале был отмечен 161 вид: 65 видов мхов, 27 видов печеночников, 27 видов лишайников, 42 вида сосудистых растений. Для подавляющего числа видов характер-

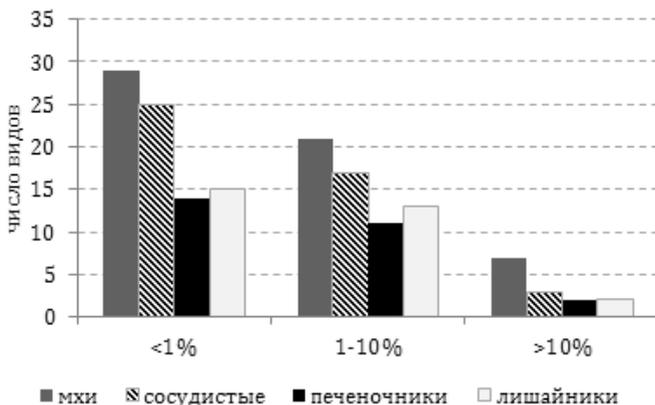


Рисунок 2. Распределение встречаемости разных групп видов.

ны низкие встречаемость и среднее проективное покрытие (ПП). На рис. 2 представлено распределение встречаемости для каждой биологической группы видов.

Только 14 видов характеризуются встречаемостью более 10%, еще 12 имеют среднее ПП более 1%. Преобладающим, по числу видов, семейством в эпиксильных группировках среди печеночников является Scapaniaceae (9 видов), что характерно для гепатикофлор европейской части бореальной зоны. Совершенно отсутствуют представители семейства Jungermanniaceae, которые часто занимают второе место по числу видов в бореальной зоне, поскольку его представители встречаются преимущественно на мелкозем. Вторым по числу видов в эпиксильных группировках является семейство Cephaloziaceae (4 вида). Похожим образом распределяются представленные семейства мхов. Первое и второе место занимают представители Dicranaceae и Brachytheciaceae, ведущие семейства для бореальных флор мхов, но почти отсутствует характерное для них Bryaceae, представители которого также более характерны для мелкозема.

Наиболее частыми видами среди печеночников являются специализированные эпиксильные виды (*Ptilidium pulcherrimum*, *Lophocolea heterophylla*), среди мхов наибольшую константность имеют напочвенный и мультисубстратные виды (*Pleurozium schreberi*). Специализированные эпиксильные виды составляют около 20% от общего списка видов.

## Глава 4. Влияние экологических факторов на распределение видов эпиксильных синузий

Анализ влияния факторов различного уровня на обилие всех встреченных мхов и печеночников был проведен независимо от их встречаемости. Результаты для каждого конкретного вида представлены в приложении 2, в виде аннотированного списка, где описаны полученные результаты и визуализированы в виде палеток с результатами комбинации теста Краскела-Уоллиса и парных сравнений.

На рисунке 3 а, б приведен пример такой аннотации. Если тест показал отсутствие статистически значимых отличий в проективном покрытии вида в различных градациях фактора, но вид был отмечен в этих градациях фактора, то они покрашены светло серым цветом (отсутствие влияния покрытия коры на рисунке 3 б). Если результат теста Краскела-Уоллиса указывают на наличие значимых различий проективного покрытия в различных градациях фактора, то дополнительно проводился анализ для определения между ка-

кими градациями фактора существуют значимые статистические отличия. Отличающиеся градации фактора покрашены на палетке разными оттенками серого. Чем темнее цвет в ячейке, тем выше проективное покрытие вида в этой градации. Но нет соответствия цвету на палетке определенному проективному покрытию. Например, проективное покрытие *Pleurozium schreberi* достоверно ниже на стволах диаметром меньше 12 см, а между двумя группами более толстых стволов достоверных отличий проективного покрытия не выявлено. На площадках разных по положению относительно земли наблюдаются статистически значимые различия проективного покрытия этого вида во всех трёх градациях, причем он

|                    |          |           |               |               |                              |                   |          |      |       |        |       |     |
|--------------------|----------|-----------|---------------|---------------|------------------------------|-------------------|----------|------|-------|--------|-------|-----|
| давность нарушения | $\eta^2$ | <60       | 60-120        | <120          | положение относительно земли | $\eta^2$          | лежит    | <20  | >20   |        |       |     |
| состав древесостя  | $\eta^2$ | ель       | ель+<br>осина | ель+<br>сосна | сосна                        | покрытие коры     | $\eta^2$ | 0-20 | 21-79 | 80-100 |       |     |
| богатство почвы    | $\eta^2$ | 3-4       | 5-6           | 7-8           |                              | стадия разложения | $\eta^2$ | 1-4  | 5-9   | 10-30  | 31-70 | все |
| влажность почвы    | $\eta^2$ | 69-72     | 73-75         | 76-78         | 79-86                        | диаметр           | $\eta^2$ | <12  | 12-35 | >36    |       |     |
| тип леса           | $\eta^2$ | сфагновый | черничный     | кисличный     |                              | порода            | $\eta^2$ | ель  |       | сосна  |       |     |

Рисунок 3а. Принятые градации рассматриваемых факторов.



Рисунок 3б. Распределение обилия *Pleurozium schreberi* по градациям рассмотренных факторов.

наиболее обилен на лежащих участках ствола. Число в начале каждого ряда палетки – это значение коэффициента детерминации ( $\eta^2$ , %) данного фактора для данного вида.

Оценку влияния подзонального положения и факторов фитоценоза на совокупность видов в целом, провели с помощью NMDS ординации (табл. 2).

Для 15 видов мхов и печеночников не было получено ни одной статистически значимой оценки влияния ни одного из рассмотренных факторов.

Анализ влияния географического положения на распределение обилия мохообразных показало, что 56 видов имеют статистически значимые отличия в проективном покрытии в различных подзонального тайги. Виды более обильные в северной и средней тайге это преимущественно специализированные эпиксильные печеночники и напочвенные мхи. Для южной части территории характерно большее обилие мультисубстратных видов. Определяемая этим фактором доля варьирования ПП для «южных» видов выше чем для «северных». Доля варьирования обилия видов, определяемая подзональным положением, составила от 0,1 до 10,6%, но для большей части видов ее значения не превышающие 1%.

В среднем, около половины видов печеночников и 60% мхов значимо реагируют на влияние факторов. Рассмотрение влияния факторов фитоценотического уровня позво-

Таблица 2. Коэффициенты детерминации полученные в результате NMDS ординации с использованием проективных покрытий видов, суммарных проективных покрытий эколого-субстратных групп видов. Уровни значимости: \* – 0,05, \*\* – 0,001, \*\*\* – < 0,001

| Рассмотренные факторы | R <sup>2</sup> , р для видов | R <sup>2</sup> , р для эколого-субстратных групп |
|-----------------------|------------------------------|--|
| Подзона тайги         | 0,10 / 0,001 ***             | 0,04 / 0,001 ***                                 |
| Давность нарушения    | 0,19 / 0,001 ***             | 0,13 / 0,001 ***                                 |
| Состав древостоя      | 0,08 / 0,001 ***             | 0,10 / 0,001 ***                                 |
| Влажность почвы       | 0,04 / 0,001 ***             | 0,04 / 0,001 ***                                 |
| Тип леса              | 0,01 / 0,004 **              | 0,06 / 0,001 ***                                 |
| Богатство почвы       | 0,01 / 0,036 *               | 0,08 / 0,001 ***                                 |

ляет сделать следующие выводы: выделяются две хорошо очерченные группы – виды, более обильные в бедных влажных сфагновых ельниках с сосной или чистых ельниках, и виды, более обильные в богатых дренированных кисличных ельниках с осинкой. Ядро первой группы составляют *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia guttulata*, *Lophozia ventricosa*, *Riccardia latifrons*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*, *Dicranum polysetum*; второй – *Calypogeia muelleriana*, *Syzygiella autumnalis*, *Lophocolea heterophylla*, *Sanionia uncinata*, *Herzogiella seligeri*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Plagiomnium cuspidatum*. Эти ядра только частично совпадают с группами, выделенными по приуроченностям к подзонам тайги (первая – «северная», вторая – «южная») и влиянию давности нарушения фитоценоза (первая – виды длительно не нарушаемых сообществ, вторая – виды фитоценозов с давностью нарушения 60-120 лет). Можно предположить, что виды первой группы объединяются приуроченностью к местообитаниям с более влажным воздухом, а второй – более богатой почвой и значительным участием осины в древостое. Тип леса – фактор, который не являясь наиболее влияющим, и не имеющий, по видимому, прямого воздействия на эпиксильные печеночники, наиболее четко разделяет описанные ранее группы, показывая индикаторные свойства типа леса в целом.

Ряд видов, например *Ptilidium pulcherrimum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Tetraphis pellucida*, *Pohlia nutans*, *Sciuro-hypnum starkei*, при их высокой встречаемости, демонстрирует индифферентность по отношению к большинству факторов фитоценоза в исследованном диапазоне, что исключает статистическую нечувствительность данных.

Степень влияния параметров субстрата намного ниже, чем фитоценологических факторов. Видовая принадлежность валежа и степень разложения древесины оказались единственными из них значимыми факторами для большого числа видов. Влияние первого фактора может быть связано как с физико-химическими особенностями субстрата, так и с разным распределением древесных пород по фитоценотическим условиям. Степень разложения древесины оказывает значительно меньшее влияние, чем предполагалось нами первоначально. Только треть видов мхов и менее 20% печеночников показали достоверно значимую реакцию на изменение этого параметра субстрата. Большинство видов растут на древесине различной степени разложения, в очень широком диапазоне данного параметра. Влияние других факторов уровня микроклимата очень слабое.

Подробное рассмотрение совокупности воздействующих факторов на *Pleurozium schreberi* и *Ptilidium pulcherrimum* – двух наиболее обильных в эпиксильных группировках видов показало, что чаще выявляется воздействие сочетаний факторов, в том числе и фак-

торов разного уровня. *Ptilidium pulcherrimum* более обилен в эпиксильных группировках в северной части рассматриваемой территории на первых этапах их формирования, но в ходе сукцессионных смен в северной части территории исчезает из группировок при меньшей степени разложения древесины, то есть стадия с доминированием этого вида короче.

Проективное покрытие *Pleurozium schreberi* более всего зависит от сочетания влияния типа леса и положения участка ствола относительно земли – он менее обилен в черничниках на зависших участках стволов, и сочетание давности нарушения древесного полога фитоценоза и богатства почвы – в молодых лесах на более богатых почвах его меньше, в старовозрастных лесах – больше.

## Глава 5. Эколого-субстратные группы видов и их распределение в эпиксильных синузиях в хвойных лесах северо-запада России

Подход с использованием функциональных групп для описания эпиксильных синузий был предложен в работе Söderström (1988), впоследствии он был использован различными авторами (Andersson, Nytteborn, 1991; Ódor, van Hees, 2004; Ódor et al., 2006 и др.). Нами была предложена двумерная система эколого-субстратных групп криптогамных видов (рис. 4), объединяющая мхи, печеночники, лишайники. Сосудистые растения были рассмотрены отдельно в силу значительных биологических отличий в экологии.

Всего было получено 12 групп криптогамных видов, разных по числу видов их представителей в эпиксильной растительности. При анализе использованы суммарные проективные покрытия для каждой группы на каждой описанной площадке. Ниже представлены их характеристики и связи с факторами среды на различных уровнях влияния на эпиксильную растительность.

В результате анализа влияния факторов на эколого-субстратные группы были получены прямые оценки влияния, также как для отдельных видов (рис 3 а, б), NMDS ординация (табл. 2, рис. 5), а для шести важнейших групп рассчитаны обобщенные модели методом GZLM моделирования. При анализе обилия эколого-субстратных групп

|                 | Эпифитные                        | Мультисубстратные                 | Эпиксильные                          | Эпигейные                         |
|-----------------|----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|
| Мезофитные      | 4<br><i>Pylaisia polyantha</i>   | 18<br><i>Sciuro-hypnum curtum</i> | 19<br><i>Lophocolea heterophylla</i> | 19<br><i>Pleurozium schreberi</i> |
| Ксеромезофитные | 11<br><i>Hypogymnia physodes</i> | 13<br><i>Cladonia chlorophaea</i> | 4<br><i>Ptilidium pulcherrimum</i>   |                                   |
| Эвритоппные     |                                  | 3<br><i>Sanionia uncinata</i>     | 4<br><i>Cephalozia bicuspidata</i>   | 4<br><i>Polytrichum commune</i>   |
| Гигрофитные     |                                  |                                   | 2<br><i>Chiloscyphus pallescens</i>  | 8<br><i>Sphagnum magellanicum</i> |

Рисунок 4. Схема выделения эколого субстратных групп видов. Цифра в ячейке – число видов отнесенных к этой группе. Название вида – типичный пример.



ты лиственных пород, более обильные на осине, поэтому вся группа в целом оказалась приурочена к южной половине рассматриваемой территории, ельникам с осиной кисличным на богатых, дренированных почвах.

**Эпифитные ксеромезофиты** – встречаемость группы 25,1%, ССПП 1,9%. Наибольшее обилие группы характерно для сосняков и ельников с сосной черничных в различных подзонах и сосняков и ельников с сосной кисличных среднетаежных с давностью нарушения менее 60 лет. На тонких участках ствола, высоко зависших над землей, самых ранних стадиях разложения древесины.

**Мультисубстратные мезофиты** – встречаемость группы 56,5%, ССПП 5,8%. Наибольшее обилие группы характерно для южнотаежных ельников с осиной на богатых дренированных почвах с давностью нарушения менее 120 лет.

**Мультисубстратные ксеромезофиты** – встречаемость группы 26,7%, ССПП 2,3%. Наиболее обильны в северотаежных ельниках и подтаежных сосняках с давностью нарушения более 60 лет, на участках ствола различной степени разложения, покрытых корой.

**Мультисубстратные эвритопные** – встречаемость группы 25,7%, ССПП 2,5%. Наиболее обильны в южнотаежных ельниках с осиной кисличных, на фрагментах ствола покрытых корой.

**Эпиксильные мезофиты** – встречаемость группы 44,8%, ССПП 5,5%. Наиболее обильны в подтаежных смешанных ельниках различных типов с давностью нарушения 60-120 лет.

**Эпиксильные ксеромезофиты** – встречаемость группы 60,3%, ССПП 12,1%. Это группа видов, занимающая ведущее положение в эпиксильных группировках на начальных этапах эпиксильной сукцессии, обилие которой ограничивается почти только степенью разложения древесины, а скорее ПП напочвенных мезофитов. Эту группу следует считать основным индикатором ранних стадий эпиксильной сукцессии в таежных лесах северо-запада России.

**Эпиксильные гигрофиты** – встречаемость группы 0,4%, ССПП 0,003%. Редкая, малообильная группа, случайный элемент в наших данных, вследствие этого факторов, определяющих обилие этой группы, выявить не удалось.

**Эпиксильные эвритопные** – встречаемость группы 13,3%, ССПП 0,9%. Группа более обильна в северной тайге и подтайге в сфагновых лесах при высокой влажности почвы с давностью нарушения не менее 60 лет на стволах среднего диаметра, на лежащих или слегка зависающих участках стволов.

**Напочвенные мезофиты** – встречаемость группы 77,3%, ССПП 31,4%. Это самая обильная группа во всех рассмотренных фитоценозах, в том числе и в тех, где они не обильны на почве. Играет наибольшую роль в чистых ельниках и ельниках с сосной с давностью нарушения более 120 лет, на лежащих стволах поздних стадий разложения древесины.

**Напочвенные гигрофиты** – встречаемость группы 7,5%, ССПП 2,0%. Наиболее обильны в северной части рассмотренной территории в сфагновых ельниках, сосняках, ельниках с сосной, на бедных влажных почвах.

**Напочвенные эвритопные** – встречаемость группы 3,2%, ССПП 0,1%. Наибольшее обилие – в северной и средней тайге в сфагновых ельниках с высокой влажностью почвы с давностью нарушения более 120 лет, на древесине максимальной степени разложения.

**Сосудистые растения** – встречаемость группы 35,1%, ССПП 7,6%. Более обильны на валеже в сфагновых лесах на влажной почве, в фитоценозах с наибольшей давностью нарушения, на стволах среднего диаметра, без коры, лежащих на земле и с максимальной степенью разложения древесины.

## Глава 6. Типы эпиксильных растительных микрогруппировок в хвойных лесах северо-запада России

Созданная нами типизация группировок одноуровневая, базируется на соотношениях ПП эколого-субстратных групп, что позволяет сравнивать группировки из отдаленных географических локаций и предназначена прежде всего для выявления связей с факторами среды. Нами было описано 20 типов микрогруппировок. В названии типа указана доминирующая эколого-субстратная группа. В тех случаях, когда в сомкнутых и несомкнутых группировках доминировала одна и та же группа видов, несомкнутые были отнесены к ранним типам. Для мезофитных эпигейных видов был также описан поздний тип группировки, отличающийся наличием сосудистых растений с проективным покрытием более 10%. Ниже приведен список выделенных типов микрогруппировок с характеристиками тех условий, в которых данной тип встречается чаще статистически ожидаемого.

1. **Инициальный тип** – К инициальному типу отнесены группировки с ОПП растений и лишайников < 15% наиболее распространен в черничниках, на средних по богатству почвах.

2. **Ксеромезофитный эпифитный тип** – в черничных лесах на бедных почвах с давностью нарушения менее 60 лет; на древесине первой стадии разложения, на высоко зависших над землей участках ствола.

3. **Мезофитный эпигейный ранний тип** – в среднетаежных сфагновых лесах на бедных почвах, на лежащих стволах средних и поздних стадий разложения.

4. **Ксеромезофитный эпиксильный ранний тип** – в северной и средней тайге, в фитоценозах старше 60 лет, на свежих и влажных почвах в лесах сфагнового и кисличного типа, на стволах ели, зависших над землей, ранних стадий разложения.

5. **Мезофитный мультисубстратный ранний тип** – в средней и южной тайге; ельники и ельники с осиной, кисличные, на богатых почвах, на средних и поздних стадиях разложения древесины.

6. **Ксеромезофитный эпиксильный тип** – в северной и средней тайге, в сфагновых ельниках и ельниках с сосной с давностью нарушения более 120 лет, на бедных, влажных почвах. Эта группировка возникает чаще статистически ожидаемого на участках ствола зависших над землей, среднего диаметра, на древесине ранних стадий разложения.

7. **Ксеромезофитно-мезофитный эпиксильный тип** – в подтайге, в ельниках с сосной и сосняках, на валеже сосны в фитоценозах с давностью нарушения 60-120 лет (самые старовозрастные фитоценозы для подтаежной подзоны).

8. **Мезофитный эпиксильный тип** – чаще встречается в подтайге, но в сосновых лесах, с давностью нарушения более 120 лет почти отсутствует, в силу отсутствия таких лесов в подтайге. Чаще ожидаемого встречается на стволах большого диаметра, более 35 см.

9. **Эвритопный эпиксильный тип** – в северотаежных сфагновых лесах на свежих почвах.

10. **Мезофитный мультисубстратный тип** – в южной тайге и подтайге, в ельниках с осиной кисличных с давностью нарушения до 120 лет, на лежащих стволах поздних стадий разложения древесины.

11. **Эвритопный мультисубстратный тип** – в южнотаежных ельниках с осиной, на дренированных почвах, с давностью нарушения менее 60 лет, на участках ствола покрытых корой.

12. **Эвритопный мультисубстратный смешанный тип** – в южнотаежных ельниках с осиной и чистых ельниках кисличных, на дренированных, средних по богатству почвах, в фитоценозах с давностью нарушения менее 60 лет, на участках ствола, зависших над землей не более чем на 20 см, с фрагментированной корой.

13. **Ксеромезофитный мультисубстратный тип** – в северной тайге и подтайге в сосняках черничных, на сосновом валеже средних стадий разложения.

14. *Эвритопно-мезофитный эпиксильный тип* – достоверно, чаще ожидаемого, встречается в подзоне северной тайги. Влияние других факторов не выявлено.

15. *Мезофитный эпигейный тип* – реже ожидаемого встречается в подтаежных ельниках с осиной, во всех остальных подзональных и ценотических условиях основной тип группировок поздних стадий зарастания.

16. *Мезофитный мультисубстратно-эпигейный тип* – чаще ожидаемого встречается в подтаежных ельниках с осиной. Влияние других факторов не выявлено.

17. *Мезофитный эпигейный поздний тип* – в северотаежных ельниках с сосной черничных, на средних по богатству почвах, на древесине поздних стадий разложения.

18. *Мезофитный эпигейный травяной тип* – в южнотаежных и подтаежных ельниках с осиной кисличных, на дренированных, богатых почвах, с давностью нарушения не более 120 лет.

19. *Мезофитно-гигрофитный напочвенный тип* – в северных и среднетаежных сфагновых лесах, на свежих и влажных почвах.

20. *Травяно-гигрофитный напочвенный тип* – в среднетаежных сфагновых лесах, на свежих и влажных почвах.

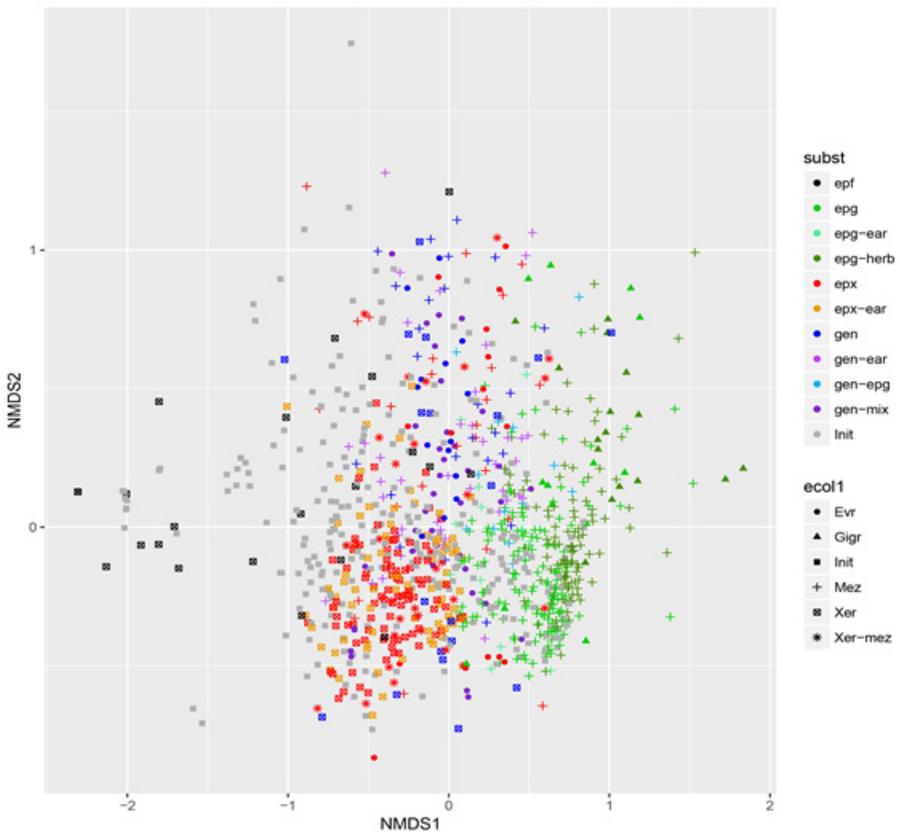


Рисунок 6. Ординационная диаграмма NMDS ординации, полученная на основе проективных покрытий видов. Показано расположение группировок видов. Цвет значков отражает субстратную характеристику доминирующей группы видов, форма – экологическую характеристику

На рис. 6 представлено расположение описаний в ординационном пространстве. Ось NMDS1 скоррелирована со стадиями сукцессии – во втором и третьем квадрантах координатной плоскости, сконцентрированы группировки ксерофитных эпифитных и эпиксильных типов, в первом и четвертом – мезофитных напочвенных. Группировки имеющие нулевые значения по этой оси совпадают с переходом от ранних к поздним стадиям. Ось NMDS2 сложнее для интерпретации, с ее направлением совпадают проекции факторных векторов «богатство почвы» и «тип леса», вдоль этой оси вытянуты площадки редких типов – мезофитных, эвритопных эпиксильных и мультисубстратных. Площадки инициального типа почти равномерно распределены в ординационном пространстве, поскольку на голый древесине могут появиться представители любой субстратной группы.

## **Глава 7. Описание сукцессионных смен эпиксильной растительности в хвойных лесах северо-запада России**

Эпиксильная растительность всегда является стадией сукцессии, поскольку валеж – коротко существующий субстрат. Относительно стабильные группировки складываются на нем только в случае, если они аналогичны напочвенным, характерным для данного фитоценоза. Невозможно описание эпиксильной растительности без построения динамических рядов. Принимая за основу схемы, предложенные ранее, мы делим весь ход сукцессии на 4 стадии:

1) Не сомкнутые группировки с общим проективным покрытием менее 50 %. Эти группировки развиваются на голый древесине, наибольшего покрытия могут достигать самые различные группы видов. К этой стадии зарастания были отнесены первые 5 типов группировок. Чаще всего встречается инициальный тип группировки.

2) Сомкнутые группировки с доминированием эколого-субстратных групп, не характерных для напочвенного покрова. Самая разнообразная по составу группировок стадия. 9 типов группировок (номера с 6 по 14) были нами отнесены к этой стадии. Доминирующими группами в этих девяти группировках являются эпиксильные и мультисубстратные виды, разные по способности переживать иссушение. Именно эти группировки специфичны для валежа в различных условиях.

3) Сомкнутые группировки с доминированием эколого-субстратных групп характерных для напочвенного покрова. Таких группировок всего две, они сменяют группировки второй стадии зарастания, имеют очень широкую экологическую амплитуду. Разнообразие растительности на третьей стадии зарастания резко падает.

4) Сомкнутые группировки с доминированием эколого-субстратных групп характерных для напочвенного покрова с значительным участием сосудистых растений. Разнообразие таких группировок опять повышается за счет формирования специфических группировок с участием напочвенных гигрофитных видов. Напочвенные гигрофитные виды разрастаются в значительном количестве вместе с сосудистыми растениями, такие эпиксильные группировки всегда довольно близки к напочвенному покрову и все были отнесены к четвертой стадии сукцессии.

В течении сукцессии закономерно меняются соотношения субстратных групп. В разных типах леса детали этой динамики могут различаться (рис.7).

Наибольшее разнообразие эпиксильной растительности на средних стадиях сукцессии было отмечено ранее (Söderström, 1988, Ódor, van Hees, 2004), наши результаты подтверждают это наблюдение. По мере прохождения сукцессии разнообразие эпиксильных групп

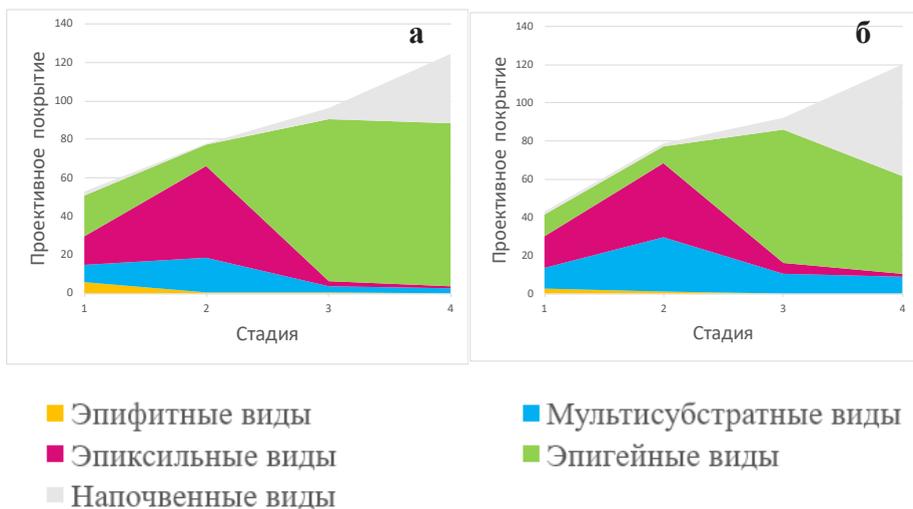


Рисунок 7. Изменение обилия субстратных групп видов в ходе сукцессии эпиксильной растительности в хвойных лесах северо-запада России  
а - основной вариант сукцессии, б - «гемибореальный» вариант сукцессии

пировок падает, что совпадает с общим представлением о сукцессиях в растительности.

На основе полученных данных по приуроченности типов группировок к определенным условиям был сделан вывод о возможности прохождения сукцессий эпиксильной растительности различными путями, с преобладанием различных типов группировок эпиксильной растительности. Были выделены следующие варианты сукцессионных смен:

1) **«Основной»**. Преобладающие типы группировок: 1 стадия – инициальный, ксеромезофитный эпиксильный ранний; 2 стадия – ксеромезофитный эпиксильный; 3 стадия – мезофитный эпигейный; 4 стадия – мезофитный эпигейный поздний (рис 8). Характерен для северной и средней тайги, черничных и сфагновых ельников, ельников с сосной, на бедных почвах.

2) **«Гемибореальный»**. Преобладающие типы группировок: 1 стадия – инициальный, мезофитный мультисубстратный ранний; 2 стадия – мезофитный мультисубстратный, мезофитно-эвритопный мультисубстратный; 3 стадия – мезофитный эпигейный, мезофитный мультисубстратно-эпигейный; 4 стадия – мезофитный эпигейно-травяной. Характерен для южной тайги и подтайги, кисличных чистых ельников и ельников с осиной, с давностью нарушения не более 120 лет, на богатых дренированных почвах. Встречается не только в южной части таежной зоны, но и в нарушенных лесах по всей территории, с повышенной долей лиственных пород.

3) **Сфагновый**. Преобладающие типы группировок: 1 стадия – инициальный, ксеромезофитный эпиксильный ранний; 2 стадия – ксеромезофитный эпиксильный, эвритопный эпиксильный; 3 стадия – мезофитный эпигейный; 4 стадия – мезофитный эпигейный поздний, гигрофитный эпигейный, мезофитно-гигрофитно эпигейный. Характерен для северной и средней тайги, сфагновых ельников, ельников с сосной, на бедных почвах, свежих и влажных почвах.

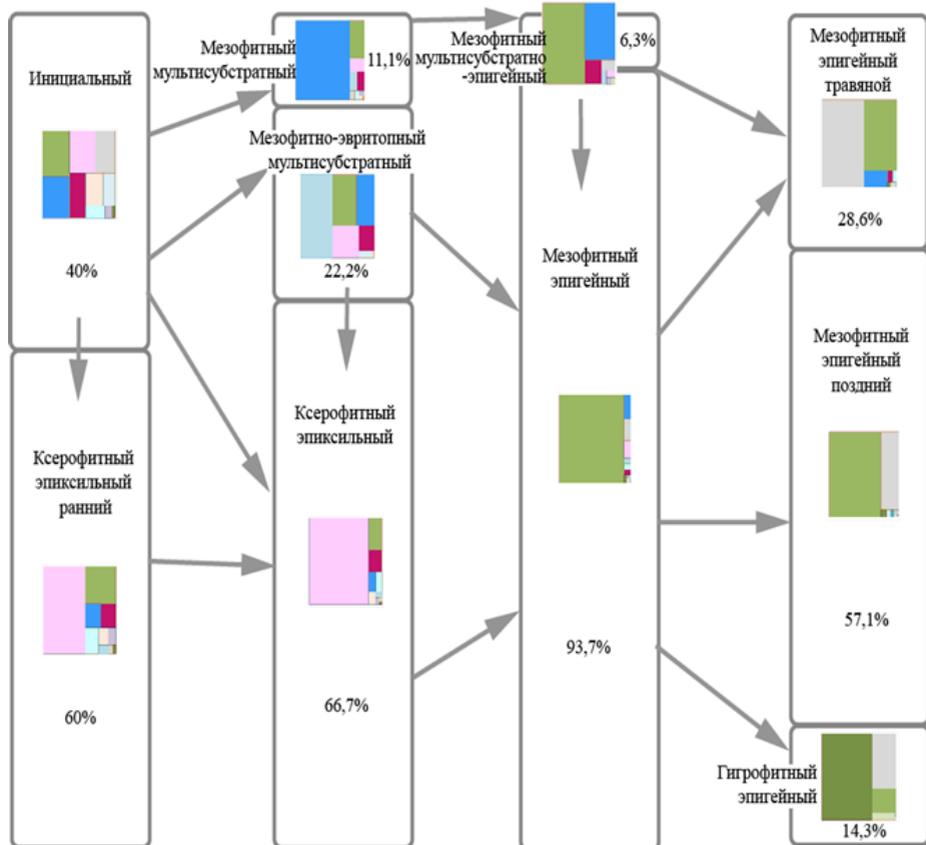


Рисунок 8. Схема основного типа сукцессий растительности на валеже хвойных пород.

## Выводы

1. Всего в эпиксильных группировках хвойных лесов на валеже хвойных пород отмечено 27 видов лишайников, 65 видов мхов, 27 видов печеночников, 42 вида сосудистых растений. Специализированных эпиксильных видов мхов, печеночников и лишайников в эпиксильных группировках около 20%. Наиболее обильные виды - *Ptilidium pulcherrimum*, на ранних стадиях зарастания и *Pleurozium schreberi*, на поздних стадиях зарастания. Специализированные эпиксильные виды сосудистых не выявлены.

2. Видовой состав мхов и печеночников эпиксильных синузид зависит от географических, биогеоценотических факторов и факторов субстрата. В зависимости от подзонального положения мхи и печеночники можно разделить на виды, более обильные в северной половине территории (северная и средняя тайга) и южной половине территории (южная тайга и подтайга). «Южные» виды сильнее зависят от географического положения. Биогеоценотические факторы воздействуют на большое число видов, самое значимое воздействие оказывают состав древостоя и давность нарушения фитоценоза. Факторы микро-

местообитания оказывают воздействие на небольшое число видов, наиболее значимые факторы – степень разложения и порода валежа.

3. В составе эпиксильных растительных группировок выделено 12 эколого-субстратных групп криптогамных видов по приуроченности к субстрату и отношению к режиму влажности. Наибольшее число включают группы мезофитных мультисубстратных, эпиксильных и эпигейных видов. Выделенные эколого-субстратные группы видов встречаются во всех исследуемых подзонах. Наиболее значимыми факторами для обилия и соотношения эколого-субстратных групп видов эпиксильных группировок являются давность нарушения древесного полога, состав древостоя, богатство почвы.

4. Процесс прохождения эпиксильной сукцессии не сильно связан с процессом разложения древесины. Степень разложения древесины коррелирована с распределением суммарного проективного покрытия большинства эколого-субстратных групп, но только для напочвенных мезофитных видов и сосудистых растений влияние этого фактора является важнейшим и определяет более 20% варьирования.

5. На основании соотношения эколого-субстратных групп видов было выделено 20 типов эпиксильных группировок. Наиболее частыми являются мезоксерофитный эпиксильный и мезофитный эпигейный типы, которые наиболее бедны видами.

Основными факторами, определяющими набор и соотношение типов эпиксильных группировок в фитоценозе, являются его подзональное положение, давность нарушения фитоценоза, тип леса и степень разложения древесины. Формирование типов группировок с доминированием эпиксильных видов слабо зависит от изученных факторов среды. Вероятно, такие типы группировок определяются биотическими взаимоотношениями.

6. Все разнообразие эпиксильных группировок в хвойных лесах северо-запада России распределяются по следующим 4 стадиям зарастания валежа: 1) Несомкнутые группировки; 2) Сомкнутые группировки с доминированием эколого-субстратных групп, не характерных для напочвенного покрова; 3) Сомкнутые группировки с доминированием эколого-субстратных групп, характерных для напочвенного покрова, с небольшим участием или отсутствием сосудистых растений; 4) Сомкнутые группировки с доминированием эколого-субстратных групп характерных для напочвенного покрова с значительным участием сосудистых растений.

7. На валеже лесобразующих пород в хвойных лесах северо-запада России выделено 3 варианта сукцессионных рядов: 1) Основной вариант - со сменой преимущественно ксеромезофитно-эпиксильных на мезофитно-эпигейные группировки. Характерен для черничных лесов на бедных, дренированных почвах с различным составом древостоя. 2) Вариант со значительным участием на ранних стадиях группировок, с доминированием мультисубстратных мезофитных и эвритопных видов, поздние стадии отличаются от основного варианта большим участием сосудистых растений. Характерен для ельников с осинной кисличных. 3) Сфагновый вариант отличается на ранних стадиях высоким участием эвритопных эпиксильных группировок и развитием на поздних стадиях группировок с доминированием гигрофитных эпигейных видов. Характерен для сфагновых лесов.

## Список статей, опубликованных по теме диссертации, в журналах, рекомендованных ВАК

1. Kushnevskaia H., Mirin D., Shorohova E. Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests // *Forest Ecology and Management*, 2007. Vol.: 250, N 1-2, P. 25-33.
2. Кушневская Е. В., Потемкин А. Д. // Новые находки печеночников в Архангельской области. *Arctoa*, 2010. С. 260-262.
3. Кушневская Е. В. Эпиксильные сукцессии в ельниках Ленинградской области // *Ботанический журнал*, 2012. Том 97, № 7, С. 917-939.
4. Кушневская Е. В., Потемкин А. Д. Печеночники востока Ленинградской области // *Ботанический журнал*, 2014. Том 99, № 1, С. 23-34.
5. Кушневская Е. В., Дорошина Г. Я. Новые находки мхов в Ленинградской области. 3. *New moss records from Leningrad Province. 3.* // *Arctoa*, 2015. Том 24, № 2, С. 586-587.
6. Кушневская Е. В., Потёмкин А. Д., Дорошина, Г. Я. Новые находки печеночников в Ленинградской области. 4. *New liverwort records from Leningrad Province. 4.* // *Arctoa*, 2015. Том 24, № 2, С. 585-586.
7. Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // *Forest Ecology and Management*, 2016. Vol.: 377, P. 36-45.
8. Дорошина Г. Я., Кушневская Е. В., Гинзбург Э. Г. Новые находки мхов в Ленинградской области. 4. *New moss records from Leningrad Province. 4.* // *Arctoa*, 2016. Том 25, № 1, С. 186.
9. Ellis L.T., Afonina O.M., ... Kushnevskaia E.V., ... New national and regional bryophyte records, 53. // *Journal of Bryology*, 2017. Vol.: 39, N 4, DOI: 10.1080/03736687.2017.1384204.
10. Kushnevskaia H., Shorohova E. Presence of bark influences the succession of cryptogamic wood-inhabiting communities on conifer fallen logs // *Folia Geobotanica*, 2018. Vol.: 53, N 2, DOI: 10.1007/s12224-018-9310-y.
11. Ruokolainen A., Shorohova E., Penttilä R., Kotkova V., Kushnevskaia H. A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*, 2018. Vol.: 137, N 5. DOI: 10.1007/s10342-0181135-y.