

Восстановление сосняков лишайниковых на карьерах среднетаёжной подзоны Северо-Востока европейской части России

© 2021. И. А. Лиханова¹, к. б. н., н. с., Т. Н. Пыстина¹, к. б. н., с. н. с.,
Г. С. Шущпанникова², к. б. н., доцент, Г. В. Железнова¹, д. б. н., в. н. с.,

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

²Сыктывкарский государственный университет
имени Питирима Сорокина,

167001, Россия, г. Сыктывкар, Октябрьский пр., д. 55,
e-mail: likhanova@ib.komisc.ru

Проведено изучение динамики растительных сообществ в ходе восстановления сосняков лишайниковых на песчаных карьерах среднетаёжной подзоны Северо-Востока европейской части России. Из-за неблагоприятных свойств субстрата формирование соснового древостоя происходит медленно, что приводит к его разновозрастности. Отмечены три стадии первичного сукцессионного ряда сосняков лишайниковых: 1 стадия закрепления субстрата за счёт роста пионерных мхов (стадия *Polytrichum piliferum*, возраст сукцессии 8–19 лет); 2 стадия возобновляющихся сосняков с напочвенным покровом из пионерных бокальчатых и шиловидных лишайников рода *Cladonia* (стадия *Cladonia verticillata* и *C. subulata*, 26–38 лет); 3 стадия молодняков сосны с доминированием в напочвенном покрове кустистого лишайника *C. mitis* (стадия *Cladonia mitis*, 45–55 лет). В лишайниковом покрове средневозрастных сосняков преобладают *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*; в спелых – *C. stellaris*. На основе анализа динамики видового состава сообществ и встречаемости видов в сукцессионном ряду сосняков лишайниковых предлагается выделить новую ассоциацию *Polytricho piliferi–Pinetum sylvestris*, характеризующую слабосомкнутые возобновляющиеся сосняки с преобладанием в напочвенном покрове пионерных мхов и лишайников.

Ключевые слова: средняя тайга, сосняки лишайниковые, песчаные карьеры, сукцессия.

Reforestation of lichen pine forests at the open pits in the middle taiga of the North-East of European part of Russia

© 2021. I. A. Likhanova ORCID: 0000-0001-8781-4768¹, T. N. Pystina ORCID: 0000-0003-2215-4724¹,
G. S. Shushpannikova ORCID: 0000-0003-0421-3452², G. V. Zheleznova ORCID: 0000-0002-8208-0838¹

¹Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 167982,
²Pitirim Sorokin Syktyvkar State University,

55, Oktyabrskij St., Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 167001,
e-mail: likhanova@ib.komisc.ru

In the subzone of the middle taiga of the North-East of European part of Russia, plant communities of sand pits with different durations of primary succession (8–19, 26–38, 45–55 years), as well as lichen pine forests in the territories adjacent to the pits, were studied. 55 geobotanical descriptions were completed and analyzed on sites of 100 m². The objects of study are located on the pine forest terraces of the Vychegda River with powerful ancient alluvial sands. It was revealed that the tree stand of pits is formed by pine. Due to the adverse properties of the sandy substrate, the process of introducing pine into the territory of the quarries is slowed down, which leads to an age difference of the stand. During the development of ground cover, a regular change in dominants occurs. At a 8–19-year pit, the substrate is fixed thanks to pioneer mosses (stage *Polytrichum piliferum*); at the age of 26–38, pioneer mosses co-dominate with primary horn-shaped and styloid lichens (stage *Cladonia verticillata* and *C. subulata*); on the 45–55-year-old, bushy lichens begin to dominate (*Cladonia mitis* stage). *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* co-dominate in the lichen cover of middle-aged pine trees surrounding quarries. In ripe lichen pines *C. stellaris* dominates. Based on the analysis of the species composition of the communities and the occurrence of species in the succession series of lichen pine forests, a new association *Polytricho*

piliferi – *Pinetum sylvestris* was identified, which characterizes weakly closed communities of young pine forests with a predominance of pioneer mosses and lichens in the ground cover. *Ceratodon purpureus*, *Cladonia gracilis* subsp. *turbinata*, *C. fimbriata*, *C. subulata*, *C. verticillata*, *Niphotrichum canescens*, *Peltigera malacea*, *Polytrichum piliferum*, *Salix acutifolia*, *Stereocaulon tomentosum* are diagnostic species.

Keywords: middle taiga, lichen pine forests, sand pits, succession.

Добыча минеральных и топливно-энергетических ресурсов в таёжной зоне сопровождается уничтожением лесов и формированием растительности техногенных местообитаний. Сукцессионные ряды восстановления растительности после антропогенных нарушений изучены недостаточно, в том числе сукцессионный ряд сосняков лишайниковых. Сосняки лишайниковые приурочены к самым сухим и бедным почвам. Возможность существования данных сообществ связана с эффективным использованием ресурсов среды слагающих их видов [1]. Анализ данных литературы показывает, что внимание исследователей направлено больше на изучение вторичных сукцессий восстановления сосняков лишайниковых, в том числе послепожарных [2–6], чем первичных.

Цель данной работы – выявить закономерности динамики растительных сообществ в ходе восстановления сосняков лишайниковых на песчаных карьерах среднетаёжной подзоны Северо-Востока европейской части России.

Материалы и методы исследований

Исследования проводились в Ленском районе Архангельской области и Сыктывдинском районе Республики Коми. По ботанико-географическому районированию [7] район исследований расположен в полосе среднетаёжных лесов Кольско-Печорской подпровинции Североевропейской таёжной провинции Евразийской таёжной (хвойнолесной) области. Обширные массивы сосновых лесов покрывают древнеаллювиальные террасы крупных рек и их притоков, конечные песчаные морены и заболоченные междуречья.

Изучена растительность песчаных (содержание физической глины 3–6%) карьеров – № 3 (62°05'26" с. ш., 48°43'56" в. д., площадь 4 га) и № 6 (61°57'35" с. ш., 50°36'22" в. д., 8 га), а также сосняков лишайниковых на прилегающих к карьерам ненарушенных территориях. Объекты исследования расположены на борových террасах р. Вычегды, характеризующихся мощными древнеаллювиальными песками. Разработка и основная добыча грунта проводилась в карьере № 6

в 1960-х гг., в карьере № 3 – в начале 1980-х гг. Постепенно объёмы добычи падали, и карьеры были оставлены на самозарастание (№ 6 – в 1970-х гг., № 3 – в начале 1990-х гг.).

Исследования растительности проводили в 2000–2019 гг. Проанализировано 55 геоботанических описаний. Площадь описаний 100 м². Определены количество деревьев на площадках, их возраст, высота, диаметр [8]. Выявлен видовой состав и обилие сосудистых растений, мхов и напочвенных лишайников. При статистической обработке данных использован регрессионный анализ. Ординация сообществ выполнена с помощью метода неметрического многомерного шкалирования – NMS в программе ExcelToR. Классификация растительности проведена по методу Браун-Бланке [9]. Образцы мхов и лишайников хранятся в УНУ «Научный гербарий Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO)».

Результаты и обсуждение

В ходе открытой добычи карьерного песка полностью уничтожается почвенный и растительный покровы. Песчаный субстрат подвергается ветровой и водной эрозии. Освещённость поверхности увеличивается. Колебания влажности и температуры грунта становятся экстремальными.

В первом-втором десятилетиях сукцессии (карьер № 3, геоботанические описания 2000 г.) начинает возобновляться сосновый древостой. Высота сосны (*Pinus sylvestris*) – 0,6 м, густота – 1,1 тыс. шт./га. Медленное внедрение и рост сосны обусловлены неблагоприятными гидро-термическими условиями песчаного субстрата. Разреженный кустарниковый ярус представлен *Salix acutifolia*. Травяно-кустарничковый покров не развит, отмечаются единичные экземпляры *Festuca ovina*, *Chamaenerion angustifolium*. Песчаный субстрат постепенно закрепляется за счёт роста пионерных мхов (*Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus*). Из лишайников первыми появляются виды рода *Peltigera*, *Stereocaulon*, автотрофный компонент которых представлен цианобактериями, а также виды рода *Cladonia*. По преобладающему виду в напочвенном покрове

стадия закрепления песчаного субстрата названа стадией *Polytrichum piliferum*.

В третьем-четвертом десятилетиях сукцессии (карьер № 3, геоботанические описания 2018 и 2019 гг.) общее количество сосны достигает 1,85 тыс. шт./га. В среднем высота древостоя – 4 м, диаметр – 4,8 см, возраст – 26 лет. Сомкнутость крон составляет 0,1–0,3. Разреженный кустарниковый ярус формирует *Salix acutifolia*. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется увеличением видового разнообразия. Проективное покрытие (ПП) его незначительно (не более 10%). С высоким постоянством отмечены ксерофильные (*Antennaria dioica*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*, *Pilosella officinarum*) и характерные для техногенных местообитаний (*Agrostis tenuis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Hieracium umbellatum*) виды. В напочвенном покрове (ПП 20–80%) пионерные мхи (*Polytrichum piliferum*) содоминируют с пионерными шиловидными и бокальчатыми лишайниками, адаптированными к резким колебаниям влажности (*Cladonia subulata*, *C. verticillata* и *C. gracilis* ssp. *turbinata*). Отмечены пятна лишайников родов *Peltigera*, *Stereocaulon*. На поверхности почвы характерны корочки, состоящие из грибов, цианобактерий, водорослей и протонемы мхов. Появляются кустистые лишайники, среди которых наиболее обильны *Cladonia mitis* и *C. uncialis*. По характерным видам данная стадия названа стадией *Cladonia verticillata* и *C. subulata*. За счёт формирования растительного сообщества песчаный субстрат закреплён и экологические условия становятся более стабильными.

В пятом-шестом десятилетиях сукцессии (карьер № 6, геоботанические описания 2018 и 2019 гг.) общее количество сосны достигает 2,4 тыс. шт./га. В среднем высота древостоя – 4,7 м, диаметр – 6,4 см, возраст – 34 года. Сомкнутость крон – до 0,3. Изменения в слабо выраженных кустарниковом и травяно-кустарничковом ярусах, по сравнению ранее описанными сообществами стадии *Cladonia verticillata* и *C. subulata*, незначительны. Наиболее существенные различия между сообществами карьеров третьего-четвертого и пятого-шестого десятилетий сукцессии отмечены в структуре напочвенного покрова. Проективное покрытие пионерных видов мхов, шиловидных и бокальчатых лишайников снижается, напочвенный покров становится более однородным, в нем явно доминирует кустистый лишайник *C. mitis*, характерный для слабосомкнутых древостоев (стадия *Cladonia mitis*).

На прилегающих к карьере территориях со средневозрастными сосняками лишайниковыми (средний возраст древостоя 60 лет, максимальный 120) общее количество сосны составляет 3,1 тыс. шт./га. Средняя высота древостоя – 12 м диаметр – 14 см. Сомкнутость крон – 0,3–0,6. Подлесок не развит. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 1–50%) высокое постоянство имеет *Vaccinium vitis-idaea*. Лишайниковый покров сплошной, в нём содоминируют кустистые лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, более толерантные к тени, чем *C. mitis*.

В спелых сосняках лишайниковых (средний возраст древостоя 90–100 лет, максимальный 180) общее количество сосны – 1,6 тыс. шт./га. Средняя высота древостоя – 17 м, средний диаметр – 22 см. Сомкнутость крон – 0,3–0,6. Подлесок не развит. Травяно-кустарничковый ярус либо развит слабо, либо представлен *Vaccinium vitis-idaea*. Абсолютный доминант в напочвенном покрове – *Cladonia stellaris*. Среди мхов с высоким постоянством отмечены *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*.

Таким образом, начальные стадии возобновления древостоя на карьерах характеризуются медленным внедрением сосны и увеличением её биометрических показателей (рис. 1). В средневозрастных сосняках лишайниковых (средний возраст древостоя 60 лет) отмечено большее количество деревьев, чем в молодняках на карьерах. В спелых сосняках (возраст древостоя 90–100 лет) параметр снижается в связи с дифференциацией древостоя, подтверждающейся максимальными значениями высоты и диаметра.

Для возобновляющихся древостоев сообществ карьеров, как и древостоев спелых сосняков лишайниковых, характерна разновозрастность (рис. 2). Что, по-видимому, связано с медленным внедрением и значительной гибелью сосны из-за неблагоприятных свойств песчаного субстрата.

В ходе сукцессии на карьерах происходит увеличение видовой насыщенности сообществ: в 8–19-летних сообществах в среднем отмечено 15 ± 1 видов/100 м²; 26–28-летних – 34 ± 2 ; 45–55-летних – 37 ± 2 . В средневозрастных сосняках лишайниковых окрестностей карьеров отмечено 29 ± 2 видов/100 м², в спелых – 27 ± 1 .

Анализ встречаемости видов в исследуемых сообществах позволил выделить три группы растений. I группа включает пионерные виды сосудистых растений (*Chamaenerion*

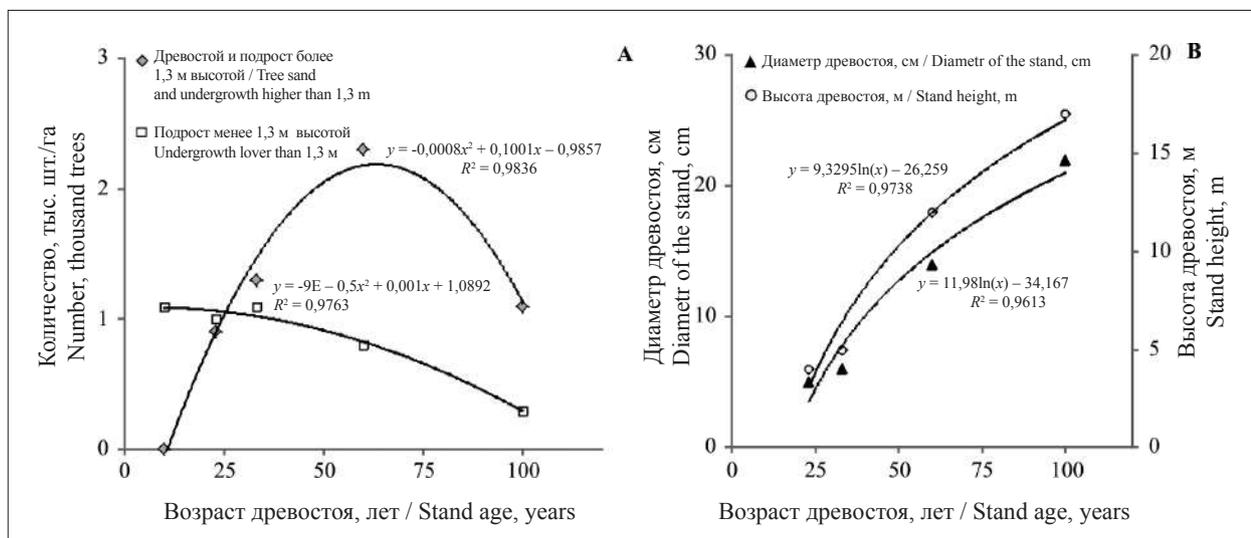


Рис. 1. Количество (А) и биометрические показатели (В) сосны в зависимости от возраста древостоя
 Fig. 1. The number (А) and biometric indications (В) of pine, depending on the age of the stand

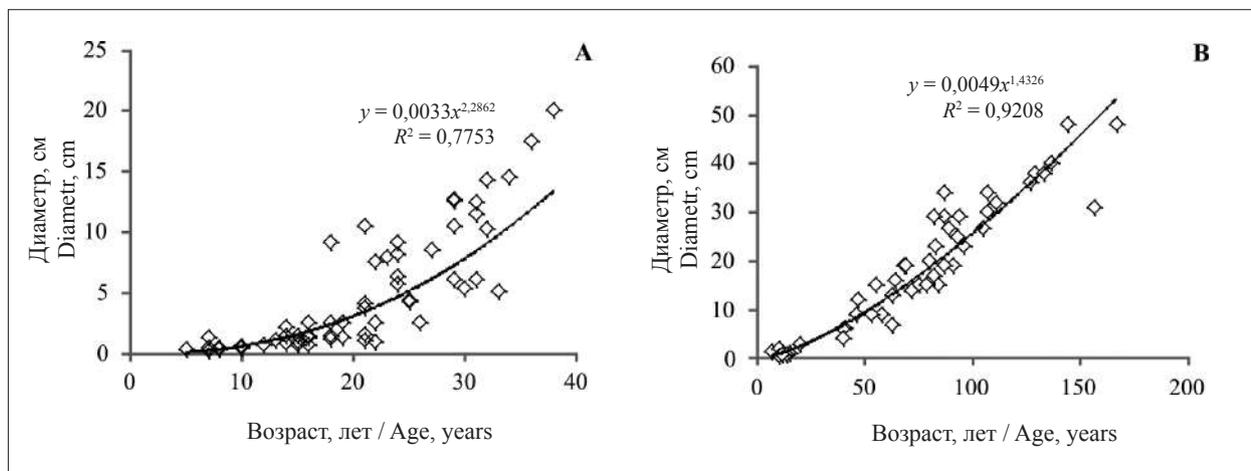


Рис. 2. Возрастная структура сосны: А – в 26–38-летних сообществах карьера № 3;
 В – в спелом сосняке лишайниковом
 Fig. 2. Age structure of pine: А – in 26–38-year-old communities of the quarry No. 3;
 В – in a ripe pine lichen forest

angustifolium, *Hieracium umbellatum*, *Salix acutifolia*) и мхов (*Ceratodon purpureus*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*), снижающие свою встречаемость в ходе первичной сукцессии на территории карьеров и практически отсутствующие в зрелых сосняках лишайниковых. Виды II группы во временной промежуток первичной сукцессии 0–55 лет увеличивают встречаемость, а в средневозрастных и спелых сосняках – уменьшают. Среди них сосудистые виды растений (*Agrostis tenuis*, *Antennaria dioica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*, *Erigeron acris*, *Festuca ovina*, *Luzula multiflora*, *Pilosella officinarum*, *Solidago*

virgaurea и др.), лишайники (*Cladonia coccifera* group, *C. crispata*, *C. fimbriata*, *C. gracilis* subsp. *turbinata*, *C. mitis*, *C. subulata*, *C. sulphurina*, *C. verticillata*, *Peltigera malacea*, *Stereocaulon tomentosum*, *Trapeliopsis granulosa* и др.). Виды III группы характеризуются максимальной встречаемостью в сообществах сосняков лишайниковых окрестностей карьеров (*Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. stellaris*, *Dicranum fuscescens*, *D. polysetum*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium vitis-idaea* и др.). По-видимому, для их успешного роста необходима лесная среда.

Северо-Европейские сосновые леса с преобладанием лишайников в напочвенном по-

кроме включены в субассоциацию *typicum* ассоциации *Cladonio arbusculae–Pinetum sylvestris* (Kielland-Lund 1967) Ermakov et Morozova 2011 союза *Cladonio stellaris–Pinion sylvestris* Kielland-Lund ex Ermakov et Morozova 2011 порядка *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957 класса *Vaccinio – Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 [10–12]. Учитывая существенную разницу между сформированными сосняками лишайниковыми и возобновляющимися сосняками на территории карьеров, подтверждающуюся NMS-ординацией (рис. 3), предлагаем первые включить в субассоциацию *Cladonio arbusculae–Pinetum sylvestris typicum*, вторые – в новую ассоциацию *Polytrichum piliferi–Pinetum sylvestris*, с диагностирующими видами *Ceratodon purpureus*, *Cladonia gracilis* subsp. *turbinata*, *C. fimbriata*, *C. subulata*, *C. verticillata*, *Niphotrichum canescens*, *Peltigera malacea*, *Polytrichum piliferum*, *Salix acutifolia*, *Stereocaulon tomentosum*.

Заключение

Формирование соснового древостоя в ходе первичных антропогенных сукцессий в средне-таёжной подзоне Северо-Востока европейской

части России происходит медленно из-за неблагоприятных свойств песчаного субстрата, что приводит к разновозрастности древостоя. В первые два десятилетия сукцессии формирование напочвенного покрова происходит в основном за счёт раннесукцессионных мхов, в последующем уже – лишайников. В ходе сукцессии пионерные бокальчатые и шиловидные лишайники рода *Cladonia* (*C. verticillata*, *C. subulata*, *C. gracilis* subsp. *turbinata* и др.) сменяются на кустистые (*C. mitis* и *C. uncialis*), появляются *C. arbuscula*, *C. rangiferina* и поздне-сукцессионный вид *C. stellaris*, за счёт которых сформирован лишайниковый покров средневозрастных и спелых сосняков лишайниковых. Отмечены три стадии первичного сукцессионного ряда сосняков лишайниковых: 1 стадия *Polytrichum piliferum* (8–19 лет); 2 стадия *Cladonia verticillata* и *C. subulata* (26–38 лет); 3 стадия *Cladonia mitis* (45–55 лет). На основе анализа видового состава сообществ и встречаемости видов в сукцессионном ряду предлагается выделить новую ассоциацию *Polytrichum piliferi–Pinetum sylvestris*, характеризующую слабосомкнутые сообщества возобновляющихся сосняков с преобладанием в напочвенном покрове пионерных мхов и лишайников.

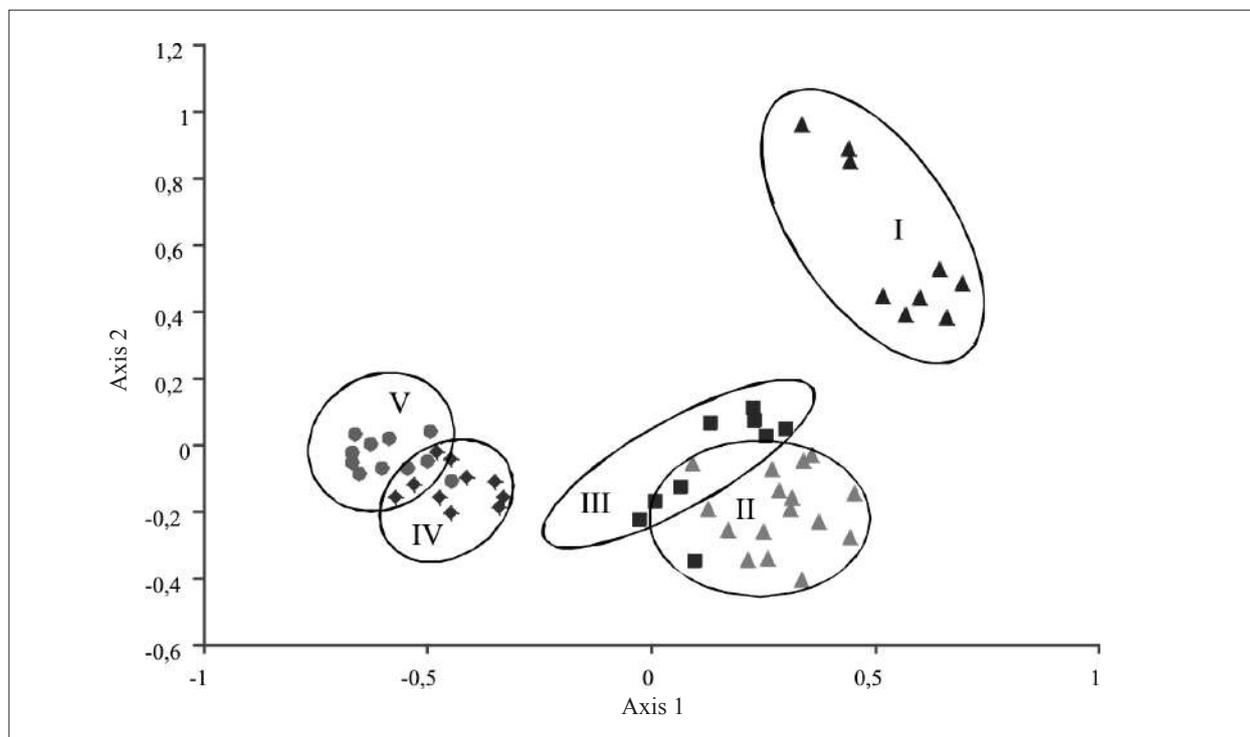


Рис. 3. NMS – ординация сообществ карьеров и прилегающих в них территорий: I – 8–19-летние сообщества карьеров, II – 26–38-летние сообщества карьеров, III – 45–55-летние сообщества карьеров, IV – средневозрастные сосняки лишайниковые, V – спелые сосняки лишайниковые
Fig. 3. NMS – ordination of quarry communities and adjacent territories: I – 8–19-year quarry communities, II – 26–38-year-old quarry communities, III – 45–55-year-old quarry communities, IV – middle-aged lichen pine forests, V – ripe lichen pine forests

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН (номера гос. регистрации: АААА-А17-117122290011-5 и АААА-А19-119011790022-1).

Большую помощь в проведении полевых исследований оказали А. В. Лиханов, Н. А. Кодорова, В. Б. Кожевников, Д. С. Терентьев, Ю. В. Холопов, О. А. Останина.

References

1. Golovko T.K., Shelyakin M.A., Pystina T.N. Ecological and biological, and functional traits of lichens in Taiga zone of European Northeast of Russia // Theoretical and Applied Ecology. 2020. No. 1. P. 6–13 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013
2. Johnson E.A. Vegetation organization and dynamics of lichen woodland communities in the Northwest Territories Canada // Ecology. 1981. V. 62. No. 1. P. 200–215. doi: 10.2307/1936682
3. Foster D.R. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black Spruce) – Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada // J. Ecol. 1985. V. 73. P. 517–534. doi: 10.2307/2260491
4. Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. V. 86. P. 39–70. doi: 10.1007/BF00045134
5. Gorshkov V.V. Characteristics of restoration of forest ecosystems after fires // Doklady AN Rossii. 1993. V. 333. No. 6. P. 111–114 (in Russian).
6. Gorshkov V.V., Bakkal I.Ju. Features of postfire recovery dynamics of communities with domination of lichens // Izvestiya Samarskogo NTs RAN. 2012. V. 14. No. 1 (5). P. 1223–1227 (in Russian).
7. Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980. 429 p. (in Russian).
8. Methods of studying forest communities. Sankt-Petersburg: NIИhimii SPbGU, 2002. 240 p. (in Russian).
9. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wien; New York, 1964. 865 p. doi: 10.1007/978-3-7091-8110-2
10. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. 1981. V. 9. No. 1/2. P. 53–250. doi: 10.1127/phyto/9/1981/53
11. Ermakov N., Morozova O. Syntaxonomical survey of boreal oligotrophic pine forests in northern Europe and Western Siberia // Appl. Veg. Sci. 2011. V. 14. P. 524–536. doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01155.x
12. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. V. 19. Suppl. 1. P. 3–264. doi: 10.1111/avsc.12257