

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЫРУБКАХ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА: ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ УФИМСКОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ

П.С. Широких, В.Б. Мартыненко, Э.З. Баишева, И.Г. Бикбаев

Ключевые слова

классификация
восстановительная сукцессия
динамика
вырубки
лесная растительность
Южно-Уральский регион

Аннотация. Представлены основные результаты изучения динамики растительности на вырубках Южно-Уральского региона, которые проводились на протяжении многих лет коллективом Уфимской геоботанической школы под руководством Бориса Михайловича Миркина. Разработана классификация растительности вырубок и выявлены основные закономерности формирования растительности в ходе восстановительных сукцессий на месте вырубленных лесов классов *Quercus-Fageteta*, *Brachypodio-Betuletea*, *Vaccinio-Piceetea* и *Asaro-Abietetea*.

Поступила в редакцию 08.08.2018

Роль лесных экосистем как источника биологических ресурсов, мест повышенной концентрации биологического разнообразия и регуляторов газового и гидрологического режимов биосферы общеизвестна. Влияние человека на лесные экосистемы имело место уже в неолите и возрастало по мере увеличения численности народонаселения и повышения технологической вооруженности человечества. Основной антропогенный фактор, воздействующий на лесные экосистемы – рубка древостоя и пожары. В настоящее время в развитых странах интенсивность посадки леса сопоставима или выше скорости его подготовки. Однако во многих странах и, особенно, в Российской Федерации, значительная часть вырубленных лесов восстанавливается естественным путем в ходе вторичных автогенных сукцессий (Лукина и др., 2015). Изучение этих восстановительных сукцессий является важным разделом восстановительной экологии [restoration ecology] (Palmer et al., 1997).

Ключевым моментом при изучении восстановительных сукцессий является классификация серийных сообществ, разработка которой осложнена континуальной природой растительности. В этом случае на континуум в пространстве накладывается континуум во времени, и каждой точке экологического гиперпространства соответствует свой хронолин сукцессионных изменений в направлении к формированию климакса. Это соответствует представлениям Р. Уиттекера о климакс-континууме (climax-pattern, Whittaker, 1953). Таким образом, построению сукцессионной системы – совокупности климаксового типа растительности и всех формирующихся в дальнейшем вторичных сообществ, служащих стадиями ее восстановления (Разумовский, 1981), предшествует редукция растительного континуума не только на уровне типов растительных сообществ [стадии сукцессии], но и на уровне сочетаний сообществ [серий сукцессий]. Для установления серий и стадий

© 2018 Широких П.С. и др.

Широких Павел Сергеевич, канд. биол. наук, с.н.с. лаб. геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН; 450054, Россия, Уфа, просп. Октября, 69; shirgra@mail.ru; *Мартыненко Василий Борисович*, докт. биол. наук, г.н.с. лаб. геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН; vasmag@anrb.ru; *Баишева Эльвира Закирьяновна*, докт. биол. наук, в.н.с. лаб. геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН; elvbai@mail.ru; *Бикбаев Ильнур Гатнатович*, аспирант лаб. геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН; ilnur.bikbaev.90@mail.ru

сукцессии необходим анализ структуры растительного покрова и их полного флористического состава, который эффективно проводится на основе эколого-флористической классификации (Миркин и др., 2004; Миркин, Наумова, 2012, 2014).

За последние три столетия площадь лесов Южно-Уральского региона сократилась почти в два раза вследствие интенсивного лесопользования и трансформирования лесных территорий в земли сельскохозяйственного назначения. Значительная часть лесов региона в настоящее время представлена относительно молодым древостоем (50–80 лет). Начиная с 2010 г. в Уфимской геоботанической школе под руководством Бориса Михайловича Миркина организованы работы по изучению восстановительных сукцессий в лесах Южно-Уральского региона с использованием эколого-флористического подхода.

На основе 980 геоботанических описаний, выполненных на месте рубок лесной растительности, и созданной ранее базы данных условно-коренных лесов Южно-Уральского региона (Martyntenko et al., 2012), была разработана классификация растительности вырубков в соответствии с общими установками направления Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Миркин, Наумова, 2012) и дедуктивного метода К. Копечки и С. Гейни (Корецьку, Нејну, 1974), который позволяет не строить полную синтаксономическую иерархию, а подчинять синтаксоны сразу двум или даже трем высшим единицам, переход между которыми они представляют.

В настоящее время растительность изученных вырубков включает в себя 7 классов, 8 порядков, 8 союзов, 5 подсоюзов, 13 ассоциаций (асс.), 22 субассоциации (субасс.), 39 вариантов, 6 сообществ и 25 базальных сообщества (б.с.).

ПРОДРОМУС СООБЩЕСТВ ВЫРУБОК ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Класс *VACCINIO-PICEETEA* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядок *PICEETALIA EXCELSAE* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 192

Союз *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaugolnova et al. 2009

Асс. *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martyntenko 2009 prov. [коренные и условно коренные сообщества]

Субасс. *B.m.-P.o. betuletosum pubescentis* Shirokikh et al. 2012 prov.

Вариант *typica*

Вариант *Geum rivale*

Субасс. *B.m.-P.o. aconogonietosum alpini* Martyntenko 2009 prov.

Вариант *typica*

Вариант *Betula pubescens*

Субасс. *B.m.-P.o. dianthetosum superbutis* Shirokikh et al. 2012 prov.

Вариант *Juniperus sibirica*

Вариант *Myosotis sylvatica*

Асс. *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* Martyntenko et Zhigunova 2004

Субасс. *E.s.-P.o. galietosum borealis* Martyntenko et Zhigunova 2004

Вариант *Cerastium utalense* [коренные и условно коренные сообщества]

Вариант *typica* [коренные и условно коренные сообщества]

Б.с. *Galeopsis bifida-Picea obovata*

Б.с. *Calamagrostis obtusata-Picea obovata*

Б.с. *Equisetum scirpoides-Picea obovata*

Порядок *PINETALIA SYLVESTRIS* Oberd. 1957

Союз *Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris* all. nov. prov.

Асс. *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris* Martyntenko et al. 2003

Субасс. *P.u.-P.s. anemonastretosum biarmiensis* subass. nov. prov.

Вариант *typica* [коренные и условно-коренные сообщества]

Вариант *Betula pendula*

Б.с. *Carex montana-Pleurozium schreberi* [Brachypodio-Pinion]

Б.с. *Pulsatilla patens-Pleurozium schreberi* [Brachypodio-Pinion]

Б.с. *Vaccinium vitis-idaea-Betula pendula* [Brachypodio-Pinion]

Б.с. *Vaccinium vitis-idaea-Pinus sylvestris* [Brachypodio-Pinion]

Класс BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991

Порядок CHAMAECYTISO RUTHENICI-PINETALLA SYLVESTRIS Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

Союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Б.с. *Melampyrum pratense-Betula pubescens* [Brachypodio-Pinion/Trollio-Pinion]

Б.с. *Aegopodium podagraria-Betula pubescens* [Brachypodio-Pinion/Trollio-Pinion]

Б.с. *Anemonastrum biarmense-Betula pendula* [Brachypodio-Pinion/Trollio-Pinion]

Б.с. *Lycopodium annotinum-Betula pendula* [Brachypodio-Pinion/Trollio-Pinion]

Асс. *Bupleuro longifoliae-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Martynenko et al. 2003 [коренные и условно коренные сообщества]

Субасс. *B.l.-P.s. betuletosum pendulae* subass. nova. prov.

Сообщество *Calamagrostis arundinacea-Betula pendula*

Сообщество *Brachypodium pinnatum-Populus tremula*

Класс ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICAE Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016¹

Порядок ABIETETALLA SIBIRICAE (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008

Подсоюз *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008

Асс. *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. 1993 in Martynenko et al. 2008

[коренные и условно коренные сообщества]

Субасс. *C.p.-P.o. betuletosum pubescentis* Shirokikh et al. 2012

Субасс. *C.p.-P.o. populetosum tremulae* Shirokikh et al. 2012

Вариант *typica*

Вариант *Stachys sylvatica*

Сообщество *Betula pubescens-Campanula glomerata*

Асс. *Carici pilosae-Betuletum pubescentis* ass. nova prov.

Субасс. *C.p.-B.p. typicum* subass. nova prov.

Вариант *typica*

Вариант *Betula pendula*

Вариант *Salix caprea*

Вариант *Tilia cordata*

Вариант *Populus tremula*

Субасс. *C.p.-B.p. caricetosum rhizinae* subass. nova prov.

Вариант *Betula pubescens*

Вариант *Betula pendula*

Вариант *Tilia cordata*

Вариант *Populus tremula*

Асс. *Crepido sibiricae-Populetum tremulae* ass. nova prov.

¹ Описание этого класса и его валидизация представлена в работе В. Вильнера с соавторами (Willner et al., 2016)

- Асс. *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2007
 Субасс. *C.a.-P.o. diplazietosum sibirici* subass. nova prov. [**коренные и условно коренные сообщества**]
 Субасс. *C.a.-P.o. populetosum tremulae* subass. nova prov.
 Вариант *Rubus idaeus*
 Вариант *Geum rivale*
 Вариант *Campanula latifolia*
 Б.с. *Milium effusum-Ajuga reptans* [Carici-Crepidetalia/Abietetalia sibiricae]
 Б.с. *Chrysosplenium alternifolium-Rubus idaeus* [Carici-Crepidetalia/Abietetalia sibiricae]
 Асс. *Brachypodio sylvaticae-Abietetum sibiricae* Martynenko et Zhigunova 2007 [**коренные и условно коренные сообщества**]
 Субасс. *B.s.-A.s. populetosum tremulae* subass. nova prov.
 Вариант *Rubus saxatilis*
 Вариант *Frangula alnus*
 Б.с. *Arctium tomentosum-Rubus idaeus* [Carici-Crepidetalia/Abietetalia sibiricae]
 Б.с. *Senecio jacobaea-Carex pilosa* [Carici-Crepidetalia/Abietetalia sibiricae]
- Класс QUERCO-FAGETEA** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937
 Порядок *FAGETALIA SYLVATICAE* Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928
 Союз *Aconito lycoctoni-Tilion cordatae* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016
 Подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* Martynenko et Shirokikh suball. nov. prov.
 Асс. *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2007 [**коренные и условно коренные сообщества**]
 Субасс. *E.v.-P.s. tilietosum cordatae* subass. nova prov.
 Подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae* Martynenko 2009 prov.
 Асс. *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae* Grigorjev ex Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005
 Субасс. *B.p.-T.c. betuletosum pendulae* subass. nova prov.
 Асс. *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005
 Субасс. *S.s.-T.c. typicum* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005
 Вариант *Corylus avellana* [**коренные и условно-коренные сообщества**]
 Субасс. *S.s.-T.c. coryletosum avellanae* subass. nova prov.
 Субасс. *S.s.-T.c. populetosum tremulae* subass. nova prov.
 Вариант *typica*
 Вариант *Filipendula ilaria*
 Субасс. *S.s.-T.c. betuletosum pendulae* subass. nova prov.
 Субасс. *S.s.-T.c. pinetosum sylvestris* subass. nova prov.
 Субасс. *S.s.-T.c. piceetosum obovatae* subass. nova prov.
 Асс. *Aegopodio podagrariae-Piceetum obovatae* ass. nova prov.
 Б.с. *Atriplex hastata-Ulmus glabra* [Stellarietea mediae/Querco-Fagetea]
 Б.с. *Urtica dioica-Corylus avellana* [Artemisietalia vulgaris/Fagetalia sylvaticae]
 Б.с. *Aegopodium podagraria-Amaranthus retroflexus* [Artemisietalia vulgaris/Fagetalia sylvaticae]
 Б.с. *Lactuca serriola-Cirsium setosum* [Stellarietea mediae/Querco-Fagetea]
 Вариант *Tripleurospermum perforatum*
 Вариант *Carduus acanthoides*
 Вариант *Stellaria holostea*
 Б.с. *Aegopodium podagraria-Corylus avellana*
 Вариант *Arctium tomentosum*

Вариант *Leonurus quinquelobatus*

Вариант *Urtica dioica*

Б.с. *Pulmonaria obscura-Aegopodium podagraria* [Polygonion krascheninnikovii/Aconito-Tilion]

Б.с. *Aegopodium podagraria-Populus tremula* [Polygonion krascheninnikovii/Aconito-Tilion]

Класс ALNETEA GLUTINOSAE Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Порядок *ALNETALIA GLUTINOSAER*. Tx. 1937

Союз *Alnion glutinosae* Malcuit 1929

Сообщество *Alopecurus glaucus-Betula pubescens*

Вариант *Lathyrus pratensis*

Вариант *Sphagnum capillifolium*

Класс MOLINIO-ARRHENATHERETEA R. Tx. 1937

Порядок *CARICI MACROURAE-CREPIDETALIA SIBIRICAE* Ermakov et al. 1999

Б.с. *Carex pallescens-Populus tremula* [Abietetalia sibiricae/Carici-Crepidetalia]

Союз *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985

Подсоюз *Polygonenion krasheninnikovii* Mukhamediarova ex Yamalov et Sultangareeva 2010

Асс. *Anemonastro biarmiensis-Calamagrostietum arundinaceae* Shirokikh et al. 2018.

Вариант *Milium effusum*

Вариант *Leucanthemum vulgare*

Сообщество *Filipendula ulmaria-Calamagrostis arundinacea*

Класс EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII Tüxen et Preising ex von Rochow 1951

Порядок *GALEOPSIO-SENECIONETALIA SYLVATICI* Passarge 1981

Союз *Epilobion angustifolii* Oberd. 1957

Сообщество *Chamerion angustifolium-Rubus idaeus*

Несмотря на высокое разнообразие лесной растительности Южно-Уральского региона (Мартыненко, 2009, 2013), вырубкам подвержены, в основном, леса четырех ассоциаций: мезофитные гемибореальные сосново-березовые травяные леса ассоциации *Bupleuro-Pinetum* (союз *Trollio-Pinion* класса *Brachypodio-Betuletea*), мезофитные неморальнотравные елово-шихтовые леса ассоциации *Cerastio-Piceetum* (союз *Aconito-Piceion* класса *Asaro-Abietetea*), мезофитные липово-кленово-вязовые широколиственные леса ассоциации *Stachyo-Tilietum* (союз *Aconito-Tilion* класса *Quercu-Fagetea*), ксеромезофитные чернично-зеленомошные сосновые и сосново-лиственничные леса ассоциации *Pleurospermo-Pinetum* (союз *Brachypodio-Pinion* класса *Vaccinio-Piceetea*).

По итогам исследований разработаны подробные сукцессионные системы и выяв-

лены основные закономерности формирования растительности на месте вырубленных лесов этих ассоциаций (Кунафин и др., 2011; Кунафин, 2012; Мартыненко, 2012; Широких, 2012; Широких и др., 2013а, 2013б, 2018; Мартыненко и др., 2014а, 2014б, 2016; Баишева и др., 2015; Миркин и др., 2015; Baisheva et al., 2015). Установлено, что наибольшей трансформации в результате рубки древостоя подвергаются сообщества бореальных зеленомошных лесов класса *Vaccinio-Piceetea*. В зависимости от времени года, степени воздействия и ряда других факторов, на их месте может формироваться большое разнообразие сообществ, относящихся к пяти классам лесной и нелесной растительности: *Alnetea glutinosae*, *Brachypodio-Betuletea*, *Molinio-Arhenatheretea*, *Epilobietea angustifolii*, *Vaccinio-Piceetea* (табл.).

Таблица. Синтаксономическое разнообразие растительности на вырубках лесов Южно-Уральского региона

Syntaxonomic diversity of vegetation on the Southern Ural region felling

Единицы растительности	Сообщества вырубок лесной растительности классов			
	<i>Asaro-Abietetea</i>	<i>Quercus-Fagetea</i>	<i>Vaccinio-Piceetea</i>	<i>Brachypodio-Betuletea</i>
Класс	1	1	5	3
Порядок	1	1	6	3
Союз	1	1	5	3
Подсоюз	–	2	2	1
Ассоциация	5	4	5	2
Субассоциация	7	8	6	1
Вариант	16	9	12	2
Сообщество	1	–	2	4
Базальное сообщество	4	8	13	–

На основе полученного материала проведен сравнительный анализ построенных сукцессионных систем. Выявлено, что на месте сплошных рубок, осуществленных в летнее время, происходит сильное нарушение почвенного покрова. В первые годы после рубки основные виды травяного яруса лесов сохраняются, но в последующие 2–5 лет, в регенерационные ниши, возникшие при нарушениях, «устремляется» большое число синантропных видов. В результате резко возрастает проективное покрытие травяного яруса и видовое богатство сообществ (Мартыненко и др., 2016). Большая их часть представляет рудеральные дву- и многолетние виды класса *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in R. Tx. 1950 (*Taraxacum officinale*, *Cirsium setosum*, *Picris hieracioides*, *Artemisia absinthium* и др.) и сегетальные виды класса *Stellarietea mediae* R. Tx. et al. ex von Rochow 1951 (*Sonchus arvensis*, *Lactuca tatarica*, *L. serriola*, *Erigeron acris*). Их спутниками являются виды сообществ вырубок класса *Epilobietea angustifolii* Tüxen et Preising ex von Rochow 1951, вторичных послелесных сенокосных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea*, луговых пастбищ класса *Polygono-Poëtea* Rivas-Martínez 1975 corr. Rivas-Martínez et al. 1991, а также виды влажных и термофильных опушек классов *Galio-Urticetea* Passarge ex

Кореcký 1969 и *Trifolio-Geranietea* Th. Müller 1962.

В последующие годы, по мере возобновления древостоя и смыкания крон, «чужеродные» виды вытесняются видами естественной флоры лесов, фиторазнообразие сообществ снижается. Таким образом имеет место так называемый параболический тренд изменения видового богатства (рис.), который отмечен в работах о вторичных восстановительных сукцессиях в темнохвойных лесных сообществах других регионов (Крышень, 2006; Уланова и др., 2008; Геникова, Крышень, 2018).

Отличительной особенностью восстановительных сукцессий на сплошных вырубках светлохвойных зеленомошных лесов является снижение видового разнообразия, которое заключается в выпадении из флористического состава бореальных видов в результате резкого осветления (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Orthilia secunda*, *Platanthera bifolia*) и снижении проективного покрытия почвенных мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*). Такие виды, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Lycopodium annotinum*, а также некоторые бореальные мхи,

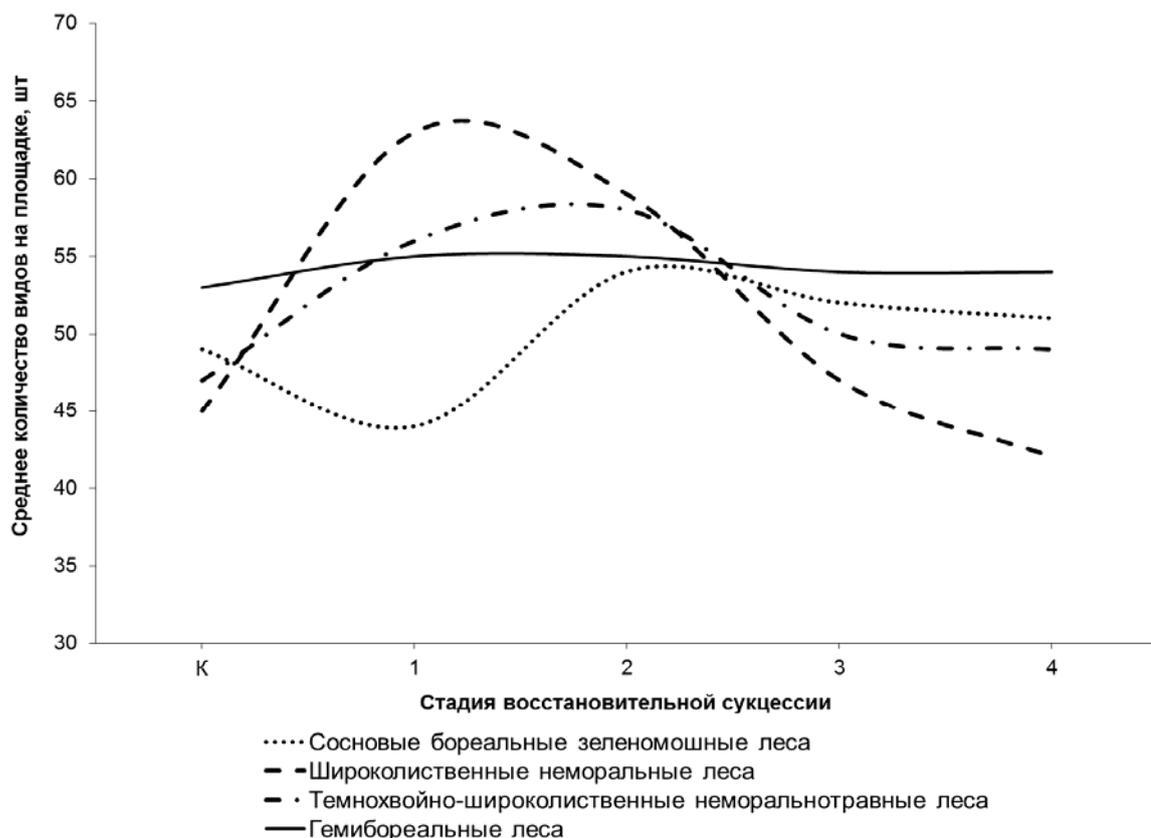


Рис. Примеры изменения видового богатства на сплошных вырубках различных типов лесов при сильном нарушении напочвенного покрова. К – условно-коренной лес
 Examples to species diversity changes in the clear-cutting of different forest types with high disturbance of ground cover. К – native forest

в незначительном количестве иногда сохраняются между корневыми лапами оставшихся после рубки пней и на приствольных возвышениях. В то же время увеличивается видовое разнообразие формирующихся после вырубki сообществ за счет внедрения луговых и опушечных видов и усиливаются ценогенетические позиции видов травяных гемибореальных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*, которые на Южном Урале непосредственно контактируют со светлохвойными бореальными зеленомошными лесами. Обильно разрастаются *Rubus saxatilis*, *Carex rhizina* и, в первую очередь, *Calamagrostis arundinacea*. Постепенно вейник занимает все свободное пространство, что препятствует возобновлению сосны, таежного мелкотравья и бореальных мхов. На последней стадии сукцессии после сплошных рубок формируются длительнопроизводные гемибореальные злаково-разнотравные леса с доминированием *Betula*

pendula и *Betula pubescens*, относящиеся к классу *Brachypodio-Betuletea*. Переход этих сообществ в исходный тип естественным путем практически не происходит.

Восстановление исходного зеленомошного леса возможно если изначально проводить не сплошные, а выборочные или узколесосечные рубки (Мартыненко, 2012), либо рубки в зимний период, когда минимизировано повреждение травяно-мохового покрова. Таким образом, в составе сообществ сохраняется основная часть бореального напочвенного покрова, создающий благоприятные условия для возобновления семенных всходов сосны и оставшегося после вырубki подроста разных генераций. В дальнейшем формируются исходные светлохвойные зеленомошные леса ассоциации *Pleurospermo-Pinetum*.

В сообществах на сплошных вырубках гемибореальных лесов (класс *Brachypodio-Betuletea*) отмечена иная тенденция. Основ-

ной фон в их напочвенном покрове создает *Calamagrostis arundinacea*, который в условно-коренных лесах также является доминантом. После вырубки древостоя вейник проявляет черты эксплерентности, начинает разрастаться и захватывать освобожденные ресурсы. Благодаря высокой скорости развития данный вид на вырубках занимает большую часть пространства и препятствует внедрению во флористический состав сообществ чужеродных видов (Мартыненко и др., 2014б). В результате на всем протяжении восстановительной сукцессии от вырубки первого года до сообществ длительнопроизводных березняков и осинников в травяном пологе преобладает *Calamagrostis arundinacea*. Подобную реакцию проявляют и другие виды рода *Calamagrostis* (*C. epigeios*, *C. canescens*), причем в широком диапазоне условий среды, благодаря чему формируются вейниковые вырубки (Уланова и др., 2008). Это происходит даже в тех случаях, когда вейник не являлся основным доминантом в коренном типе леса (Уланова и др., 2008). Для большинства гемибореальных лесов Урала разрастание вейника на вырубках является характерным (Иванова, 2007). Флористический состав сообществ вырубок приближается к условно-коренным лесам на конечной стадии восстановительной сукцессии, когда формируется взрослый древесный полог. Лишь на этой стадии вновь появляются виды бореального мелкотравья (*Orthilia secunda*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и др.).

Подобный эффект линейного изменения видового богатства выявлен при выборочных, узколесосечных рубках или рубках в зимний период, когда напочвенный покров нарушен слабо. Он отмечен в сукцессионных рядах всех четырех изученных классов лесной растительности (*Quercus-Fagetea*, *Brachypodio-Betuletea*, *Vaccinio-Piceetea* и *Asaro-Abietetea*). В ряду **условно коренной лес – вырубка – вторичный лес** изменяется только ценотическая роль естественных видов лесной растительности. Участие чужеродных видов незначительно.

Следует также отметить, что после вырубки различных типов лесов древостой начинает возобновляться по-разному. На месте рубок светлохвойных бореальных (класс *Vaccinio-Piceetea*), гемибореальных (класс *Brachypodio-Betuletea*) и темнохвойных неморально-травяных (класс *Asaro-Abietetea*) лесов восстанавливаются преимущественно мелколиственные вторичные древесные породы, такие как *Betula pendula*, *B. pubescens* и, реже, *Populus tremula*. В то же время, переход березовых и осиновых лесов в условно-коренные типы светлохвойных лесов естественным путем практически не происходит. Он возможен только под влиянием низового пожара или искусственного пала (Романов, 1970; Санников, 1992; Мартыненко, 2002). Без влияния этих факторов сосна не возобновляется.

После рубок широколиственных лесов полный флористический состав сообществ и древостой восстанавливается практически за 30–40 лет. Такие породы как *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Acer platanoides* обладают активным восстановительным потенциалом и возобновляются посредством образования поросли от оставшихся пней.

Таким образом, важнейшее значение при естественном восстановлении лесных экосистем имеет время и способ вырубки древостоя, и степень нарушения напочвенного покрова. В зависимости от особенностей исходного типа сообщества и вариантов нарушений возможны две модели сукцессионных систем.

1. Линейная сукцессионная система. В этом случае растительные сообщества одной сукцессионной серии выстраиваются в один сукцессионный ряд. Это возможно, например, при щадящем варианте рубки (в зимнее время), когда напочвенный покров нарушается слабо и быстро начинается возобновление видов древесного яруса. Такая сукцессионная система характерна для широколиственных неморальных лесов и очень редко встречается в светлохвойных бореальных зеленомошных лесах.

2. Дивергентно-конвергентная сукцессионная система. При этом возможно несколько вариантов дивергенции:

а) на начальной стадии сукцессии. Пример такой дивергенции – влияние на характер сукцессии начальной стадии, отражающей характер нарушения: сильное нарушение напочвенного покрова при летней рубке, уплотнение почвы, сжигание порубочных остатков. При этом на первой стадии сукцессии в состав растительного сообщества внедряется большое число синантропных видов, которые вытесняются впоследствии лесными видами. Формируется несколько вариантов серийных сообществ, которые на последнем этапе сливаются в одну терминальную стадию;

б) на средней стадии сукцессии. Причиной дивергенции является проявление мелких экологических различий, которые ранее нивелировались мощным доминантом-эдификатором, например, елью или пихтой. При этом, образуется несколько вариантов сообществ с близким флористическим составом, но разными вторичными доминантами – осинники, березняки, липняки и ивняки. Однако под их пологом начинают возобновляться темнохвойные виды (ель и пихта) и после выхода их в первый ярус происходит конвергенция в одну терминальную стадию.

Существенному изменению при вырубке древостоя также подвергается разнообразие бриокомпонента лесной растительности. Состав мохообразных условно-коренных и спелых вторичных лесов, формирующихся на месте их рубки, имеет значительные различия. Изменения затрагивают как общее видовое богатство бриоценофлор, так и количественную представленность видов разных субстратных групп (Баишева и др., 2015).

Во всех изученных сукцессионных сериях отмечено обеднение видового состава бриоценофлор. В большей степени снижение разнообразия мохообразных характерно для производных лесов, замещающих широколиственно-темнохвойные и темнохвойные леса классов *Asaro-Abietetea* и *Vaccinio-Piceetea*, характеризующиеся наибольшим богатством

мохообразных, в меньшей – для сосновых гемибореальных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*, которые подвержены влиянию периодических естественных нарушений, особенно низовых пожаров. Бриокомпонент сосновых лесов адаптирован к нарушениям и, с одной стороны, включает значительное количество видов с высокой активностью размножения, с другой – характеризуется низкой долей редких видов, чувствительных к нарушениям (Баишева и др., 2015; Baisheva et al., 2015).

В первые 20–30 лет после рубки всех типов лесных сообществ видовое богатство мохообразных резко сокращается (в некоторых случаях в 2–3 раза). Особенно интенсивно процесс обеднения бриокомпонента происходит в случае летней рубки. В дальнейшем, при возобновлении древостоя и увеличении затенения со стороны деревьев, разнообразие бриофитов начинает повышаться, но даже через 60–90 лет после рубки уровень сходства бриокомпонента вторичных лесов и исходного типа леса остается довольно низким (значения коэффициента Жаккара не превышают 0,42–0,75).

Во вторичных березовых и осиновых лесах, формирующихся на месте рубки условно-коренных разнотравно-зеленомошных пихтово-еловых лесов класса *Vaccinio-Piceetea*, а также елово-пихтовых высокотравных вейниково-папоротниковых лесов класса *Asaro-Abietetea*, отмечено относительно небольшое снижение видового богатства мохообразных (на 8–10%), но состав их бриокомпонента существенно отличается, так как приблизительно 30–40% видов, встречаемых в сообществах условно-коренных лесов, замещаются на другие таксоны. Во вторичных березняках происходит снижение количества напочвенных видов, в осинниках возрастает доля эпифитов, снижаются такие показатели, как среднее количество видов в описании и доля печеночников в синтаксоне.

Во вторичных лесах, возникающих на месте рубок вязово-кленово-липовых лесов класса *Quercu-Fagetea* видовое богатство бриокомпонента сопоставимо с разнообразием

мохообразных в условно-коренных лесах, но сходство не очень высокое (значение коэффициента Жаккара 0,73). Различия в основном связаны с исчезновением или очень низким обилием неморальных эпифитных и напочвенных мхов (*Leucodon sciuroides*, *Anomodon longifolius*, *Oxyrrhynchium hians* и др.), а также редко встречающихся видов, не типичных для сообществ широколиственных лесов (Баишева и др., 2015; Baisheva et al., 2018).

В состав эпифитно-эпиксильного комплекса входят виды, существенно различающиеся по экологии. К первой группе относятся неморальные бриофиты, которые в условиях Южно-Уральского региона, в основном, распространены в мезофитных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Это сциофитные напочвенные мхи *Oxyrrhynchium hians* и *Fissidens taxifolius*, а также эпифиты (*Neckera pennata*, *Anomodon longifolius*, *Dicranum viride*, *Homalia trichomanoides*), которые чувствительны к колебаниям температуры и влажности местообитания и предпочитают расти на старых липах и вязах с неровной и гигроскопичной корой. Во вторую группу входят ксеромезофильные виды эпифитных (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*), эпиксильных (*Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Stereodon pallescens* и др.) и напочвенных (*Plagiomnium cuspidatum*) мхов, которые могут встречаться в широком спектре растительных сообществ лесной и лесостепной зон. Они растут на коре и гнилой древесине деревьев разных пород, плотно прилегают к стволу, имеют формы роста, способствующие накоплению и удержанию влаги, и толерантны к изменению режима увлажнения местообитаний.

Виды первой группы сильно страдают при рубке и во вторичных лесах представлены довольно слабо, а виды второй группы после рубки резко снижают постоянство, но уже через 3–4 года начинают активно разрастаться на пнях и порубочных остатках, а впоследствии и на основаниях стволов молодых деревьев. Во вторичных лесах они восстанавли-

вают или даже увеличивают свое постоянство, например, *Amblystegium serpens* и *Sciuro-hypnum reflexum* (Baisheva et al., 2015, 2018).

Обеднение видового богатства бриоценофлор происходит за счет видов, которые не являются массовыми в сообществах условно-коренных лесов. Учитывая то, что значительная доля видов мохообразных в составе лесных бриоценофлор имеет низкое обилие и рассеянное распространение, не всегда представляется возможным достоверно доказать, является ли исчезновение каждого конкретного таксона следствием вырубki или каких-то других причин. Тем не менее, была выделена группа видов, которые являются индикаторами старовозрастных лесов и отсутствуют либо крайне редко встречены во вторичных лесных сообществах, в эту группу входят: редкие виды, растущие на границе ареала (или с дизъюнктивным ареалом) [*Dicranum drummondii*, *Iwatsukiella leucotracha*, *Entodon schleicheri* и др.]; виды, предпочитающие расти на старых широколиственных деревьях [*Anomodon longifolius*, *A. viticulusus*, *Dicranum viride* и др.]; виды, заселяющие сильно разрушенную древесину крупных упавших стволов деревьев, которые обычно отсутствуют во вторичных лесах [*Lejeunea cavifolia*, *Haplocladium microphyllum* и др.], а также сциофитные и гигрофильные напочвенные виды, исчезающие при рубке и расчистке леса [*Dicranum undulatum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Pseudobryum cinclidioides* и др.] (Баишева и др., 2015).

Изучение динамики растительности на протяжении многих лет оставалось в поле научных интересов Бориса Михайловича. Исследования сукцессий растительности речных пойм, сукцессий в травосмесьях, фиторекультивационных сукцессий, динамики рудеральной растительности, восстановительных сукцессий зарастания заброшенных населенных пунктов всегда сопровождалось глубоким анализом дифференциации ценопопуляций и типов стратегий видов, статистическим анализом, анализом видового разнообразия и другими подходами (Миркин, 1974; Миркин и др., 1987, 2009; Сайфулина и др., 2008 и

др.). При изучении восстановительных сукцессий лесов Южно-Уральского региона Б.М. Миркин участвовал в обработке материалов экспедиционных исследований и, особенно, в интерпретации результатов, был инициатором и идейным вдохновителем данного направления исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байшева Э.З., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Мохообразные лесных экосистем Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2015, 352 с.
- Геникова Н.В., Крышень А.М. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки. *Бот. журн.*, 2018, т. 103, № 3, с. 364–381.
- Иванова Н.С. Динамика продуктивности травяно-кустарничкового яруса в лесах западных низкогорий Южного Урала. *Бот. журн.*, 2007, т. 92, № 9, с. 1427–1442.
- Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006, 262 с.
- Кунафин А.М., Широких П.С., Мартыненко В.Б. Оценка эффективности восстановительной сукцессии после рубок с использованием фитосоциологических спектров. *Изв. Самарск. НЦ РАН*, 2011, т. 13, № 5(2), с. 86–89.
- Кунафин А.М. Анализ видового богатства и ординация сообществ вырубок светлохвойных зеленомошных лесов Южного Урала. *Изв. Самарск. НЦ РАН*, 2012, т. 14, № 1(5), с. 1296–1299.
- Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирин А.А., Гагарин Ю.Н., Бартаев С.А. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами. *Лесоведение*, 2015, № 4, с. 243–254.
- Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974, 174 с.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Янтурин С.И., Григорьев И.Н. Опыт анализа сукцессии в травосмесьях. Уфа: БФАН СССР, 1987, 120 с.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. О месте классификации растительности в современной экологии. *Журн. общей биологии*, 2004, т. 65, № 2, с. 167–177.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012, 488 с.
- 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, № 4, с. 243–248.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ. *Журн. общей биологии*, 2009, т. 70, № 4, с. 285–295.

Работы по изучению динамики лесов Южно-Уральского региона, включая их бриокомпонент, в настоящее время выполняются при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 16-04-00985-а и № 18-04-00641-а).

REFERENCES

- Baisheva E.Z., Martynenko V.B., Shirokih P.S. Bryophytes of forest ecosystems of the Republic of Bashkortostan. Ufa, 2015, 352 p. (in Russian)
- Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B. Effect of clear-cutting on bryophytes in pine forests of the South Urals. *Arctoa*, 2015, no. 24, pp. 547–555.
- Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Mirkin B.M. Influence of clear felling on the bryophyte component of the broad-leaved forests of the Bashkir Cis-Ural region. *Russian Journal of Ecology*, 2018, vol. 49, no. 1, pp. 1–9.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien-New York: Springer-Verlag, 1964, 865 S.
- Genikova N.V., Kryshen A.M. Dynamics of ground cover in Piceetum myrtillosum in northern taiga during the first years after clear-cutting. *Botanical Journ.*, 2018, vol. 103, no. 3, pp. 364–381. (in Russian)
- Ivanova N.S. Dynamics of productivity of herb-subshrub layer in the forests of the western foothills of the South Urals. *Botanical Journ.*, 2007, vol. 92, no. 9, pp. 1427–1442. (in Russian)
- Kopečky K., Hejny S. A new approach to the classification of antropogenic plant communities. *Vegetatio*, 1974, vol. 29, pp. 17–20.
- Kryshen A.M. Plant communities of Karelian felling. Moscow; Nauka, 2006, s. 262. (in Russian)
- Kunafin A.M. The analyses of the species richness and ordination of clear-cuts communities light-coniferous boreal forests of the South Ural. *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1(5), pp. 1296–1299. (in Russian)
- Kunafin A.M., Shirokikh P.S., Martynenko V.B. The estimation of successional processes of the reforestation after felling with using phytocoenological spectra. *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2011, vol. 13, no. 5(2), pp. 86–89. (in Russian)
- Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Yu. N., Bartalev S.A. Research priorities in forest science - the basis of sustainable forest management. *Russian Journal of Forest Science*, 2015, no. 4, pp. 243–254. (in Russian)
- Mirkin B.M. Regularities of vegetation development of river floodplains. Moscow: Nauka, 1974, 174 p. (in Russian)
- Mirkin B.M., Gorskaya T.G., Yanturin S.I., Grigor'yev

- Мартыненко В.Б. Низовые пожары как фактор сохранения сосново-лиственничных лесов Южного Урала. *Экология*, 2002, № 3, с. 228–231.
- Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2009, 33 с.
- Мартыненко В.Б. Влияние осветления в результате вырубки на напочвенный покров зеленомошных сосняков центрально возвышенной части Южного Урала. *Изв. Самарск. НЦ РАН*, 2012, т. 14, № 1(6), с. 1493–1496.
- Мартыненко В.Б. Синтаксономия коренных зональных лесов Южно-Уральского региона и их горных аналогов. *Разнообразие и динамика лесных экосистем России*. В 2-х кн. Кн. 2. Под ред. А.С. Исаева. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013, с. 67–128.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С., Баишева Э.З., Хазиахметов Р.М. Особенности восстановительной динамики на вырубках Уфимского плато. *Изв. Самарск. НЦ РАН*, 2014а, т. 16, № 5, с. 150–157.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С., Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Синтаксономический анализ восстановительных сукцессий после вырубки светлохвойных лесов Южно-Уральского региона. *Журн. общей биологии*, 2014б, т. 75, № 6, с. 478–490.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С., Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Баишева Э.З., Мулдашев А.А. Синтаксономический анализ влияния инициальной стадии на вторичную автогенную сукцессию широколиственного леса. *Журн. общей биологии*, 2016, т. 77, № 4, с. 303–313.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С., Султангареева Л.А., Миркин Б.М. Вклад экотонного эффекта в фиторазнообразии широколиственных лесов Южного Урала. *Бюллетень МОИП*, 2007, т. 112, № 4, 37–41.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981, 231 с.
- Романов В.Е. Естественное возобновление в сосняках, пройденных пожарами. *Лесное хозяйство*, 1970, № 11, с. 24–27.
- Сайфуллина Н.М., Ямалов С.М., Шайхисламов Э.Ф., Миркин Б.М. Статистический анализ восстановительных сукцессий зарастания заброшенных населенных пунктов в горно-лесной зоне Республики Башкортостан. *Экология*, 2008, № 5, с. 385–389.
- Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов. *Экология*, 1981, № 6, с. 36–45.
- Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и березы, растущих совместно. *Журн. общей биологии*, 2008, т. 69, № 6, с. 478–494.
- Широких П.С. Синтаксономический анализ восстановительных сукцессий сплошных вырубок на месте светлохвойных гемибореальных лесов Южного Урала. *Изв. Самарск. НЦ РАН*, 2012, Т. 14, № 1(5), 1.Н. Experience in analysis of succession in grass mixtures. Ufa, 1987, 120 p. (in Russian)
- Mirkin B.M., Martynenko V.B., Naumova L.G. The meaning of vegetation classification for ecology. *Zhurnal obshchei biologii*, 2004, vol. 65, no. 2, pp. 167–177. (in Russian)
- Mirkin B.M., Naumova L.G. The modern state of the basic concepts of vegetation science. Ufa: Gilem, 2012, 488 p. (in Russian)
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Martynenko V.B., Shirokikh P.S. Contribution of the Braun-Blanquet syntaxonomy to research on successions of plant communities. *Russian Journal of Ecology*, 2015, vol. 46, no. 4, pp. 303–308. (in Russian)
- Mirkin B.M., Yamalov S.M., Bayanov A.B., Naumova L.G. Contribution of the Brown-Blanquet method to the explanation of species richness of the plant communities. *Zhurnal obshchei biologii*, 2009, vol. 70, no. 4, pp. 285–295. (in Russian)
- Martynenko V.B. Ground fires as a factor of maintenance of pine-larch forests in the Southern Urals. *Russian Journal of Ecology*, 2002, vol. 33, no. 3, pp. 212–215. (in Russian)
- Martynenko V.B. Syntaxonomy of the forests of the Southern Urals as a theoretical basis for the development of their protection system: Abstract of diss. Dr. biol. sci. Ufa, 2009, 33 pp. (in Russian)
- Martynenko V.B. Effect of post-deforestation light amplification to the ground cover of green moss pine forests in the central highlands of the Southern Urals. *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1(6), pp. 1493–1496. (in Russian)
- Martynenko V.B. Syntaxonomy of the primary zonal forests of the South Ural region and their mountain analogues. *Variety and dynamics of forest ecosystems in Russia*. In 2 books. Book. 2. A.S. Isaev (ed.). Moscow, 2013, p. 67–128. (in Russian)
- Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Baishcheva E.Z., Khaziahmetov R.M. The features of succession dynamic of secondary forest after clear-cutting in Ufa Plateau. *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2014а, vol. 16, no. 5, pp. 150–157. (in Russian)
- Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Mirkin B.M., Naumova L.G. Syntaxonomic analysis of restorative successions after cutting down light coniferous forests of South Ural Region. *Zhurnal obshchei biologii*, 2014б, vol. 75, no. 6, pp. 478–490. (in Russian)
- Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Mirkin B.M., Naumova L.G., Bayisheva E.Z., Muldahev A.A. A syntaxonomic analysis of initial stage effect on secondary autogenous succession of broad-leaved forest. *Zhurnal obshchei biologii*, 2016, vol. 77, no. 4, pp. 303–313. (in Russian)
- Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Sultangareeva L.A., Mirkin B.M. The input of the ecotoneous effect to phytodiversity of the South Ural broad leaved forests. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 2007,

- с. 1407–1411.
- Широких П.С., Кунафин А.М., Мартыненко В.Б.* Синтаксономия вторичных лесов средних стадий сукцессий центрально-возвышенной части Южного Урала. *Растительность России*, 2012, № 20, с. 109–134.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б., Кунафин А.М.* Опыт синтаксономического и ординационного анализа восстановительной сукцессии на вырубках светловойных бореальных лесов Южного Урала. *Экология*, 2013а, № 3, с. 169–176.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б., Салихов Д.М.* Флористические особенности различных стадий восстановительных сукцессий в гемибореальных лесах ассоциации Bupleuro-Pinetum. *Изв. Самарск. НЦ РАН*, 2013б, т. 15, № 3(5), с. 1522–1525.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б., Баишева Э.З., Бикбаев И.Г.* О новой ассоциации лугов на вырубках светловойных бореальных лесов Южного Урала. *Изв. Уфимск. НЦ РАН*, 2018, № 3, с. 67–78.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien-New York: Springer-Verlag, 1964, 865 S.
- Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B.* Effect of clear-cutting on bryophytes in pine forests of the South Urals. *Arctoa*, 2015, no. 24, pp. 547–555.
- Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Mirkin B.M.* Influence of clear fellings on the bryophyte component of the broad-leaved forests of the Bashkir Cis-Ural region. *Russian Journal of Ecology*, 2018, vol. 49, no. 1, pp. 1–9.
- Kopečky K., Hejny S.* A new approach to the classification of antropogenic plant communities. *Vegetatio*, 1974, vol. 29, pp. 17–20.
- Martynenko V., Shirokikh P., Solomeshch A., Muldashev A.* Vegetation database forest of Southern Ural. *Biodiversity & Ecology*, 2012, vol. 4, p. 289.
- Palmer M.A., Ambrose R.F., Poff N.L.* Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 1997, no. 5, pp. 291–300.
- Whittaker R.H.* A consideration of climax theory: The climax as population patterns. *Ecol. Monogr.*, 1953, no. 23, pp. 41–78.
- Willner W., Solomeshch A., Čarni A., Bergmeier E., Ermakov N., Mucina L.* Description and validation of some European forest syntaxa – a supplement to the EuroVegChecklist. *Hacquetia*, 2016, vol. 15, no. 1, pp. 15–25.
- vol. 112, no. 4, pp. 37–41. (in Russian)
- Martynenko V., Shirokikh P., Solomeshch A., Muldashev A.* Vegetation database forest of Southern Ural. *Biodiversity & Ecology*, 2012, vol. 4, p. 289.
- Palmer M.A., Ambrose R.F., Poff N.L.* Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 1997, no. 5, pp. 291–300.
- Razumovskiy S.M.* Regularity of biocenosis dynamics. Moscow, 1981, 231 p. (in Russian)
- Romanov V.E.* Natural renewal in pine forests, covered by fires. *Forest management*, 1970, no. 11, pp. 24–27. (in Russian)
- Sannikov S.N.* Forest fires as a factor in the transformation of the structure, renewal and evolution of biogeocenoses. *Russian Journal of Ecology*, 1981, no. 6, pp. 36–45. (in Russian)
- Sayfulina N.M., Yamalov S.M., Shaikhislamov E.F., Mirkin B.M.* Statistical analysis of regenerative successions of overgrowing of abandoned settlements in the mountain forest zone of the Republic of Bashkortostan. *Russian Journal of Ecology*, 2008, no. 5, pp. 385–389. (in Russian)
- Shirokikh P.S.* Syntaxonomical analysis of restoration successions of clear-cutting light-coniferous gemiboreal forests of the Southern Urals. *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1(5), pp. 1407–1411. (in Russian)
- Shirokikh P.S., Kunafin A.M., Martynenko V.B.* Syntaxonomy of middle successional stages secondary forests of central elevated part of the Southern Urals. *Vegetation of Russia*, 2012, no. 20, pp. 109–134. (in Russian)
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Kunafin A.M.* Experience in syntaxonomic and Ordination Analysis of Progressive Succession in Cutover Areas of Boreal Light Conifer Forests in the Southern Urals. *Russian Journal of Ecology*, 2013а, vol. 44, no. 3, pp. 185–192.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Salikhov D.M.* Floral features of the different stages of restorative successions in gemiboreal forest of associate Bupleuro-Pinetum. *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2013b, vol. 15, no. 3(5), pp. 1522–1525. (in Russian)
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Baisheva E.Z., Bikbaev I.G.* On a new association of meadows on felling of light coniferous boreal forests of the Southern Urals. *Proceedings of the Ufa Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences*, 2018, no. 3, pp. 67–78. (in Russian)
- Ulanova N.G., Belova I.N., Logofet D.O.* On the competition among discrete-structured populations: A matrix model for population dynamics of woodreed and birch growing together. *Zhurnal obshchei biologii*, 2008, vol. 69, no. 6, pp. 478–494. (in Russian)
- Whittaker R.H.* A consideration of climax theory: The climax as population patterns. *Ecol. Monogr.*, 1953, no. 23, pp. 41–78.
- Willner W., Solomeshch A., Čarni A., Bergmeier E., Ermakov N., Mucina L.* Description and validation of some

European forest syntaxa – a supplement to the EuroVegChecklist. *Hacquetia*, 2016, vol. 15, no. 1, pp. 15–25.

VEGETATION DYNAMICS ON FELLING IN THE SOUTHERN URAL REGION: MAIN RESULTS OF STUDIES OF THE UFA GEBOTANICAL SCHOOL

Shirokikh Pavel Sergeevich

Cand. biol. sci., Senior Researcher; Dept. of geobotany and vegetative resources; Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences; 69, Oktyabrya Av., Ufa, 450054, Russia; shirpa@mail.ru

Martynenko Vasiliy Borisovich

Doctor of Biology, Chief Researcher; Dept. of geobotany and vegetative resources; Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences; vasmar@anrb.ru

Baisheva Elvira Zakiryanovna

Doctor of Biology, Leading Researcher; Dept. of geobotany and vegetative resources; Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences; elvbai@mail.ru

Bikbaev Ilnur Gatiatovich

Post-graduate Student; Dept. of geobotany and vegetative resources; Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences; ilnur.bikbaev.90@mail.ru

Key words

classification
restorative succession
dynamics, felling
clear-cutting
forest vegetation
Southern Ural region

Abstract. The main results of the study of restorative successions on the felling areas in the Southern Ural region carried out for many years by researchers of Ufa geobotanical school under the leadership of Boris Mikhailovich Mirkin are presented. The classification of clear-cutting vegetation is developed and presented the main regularities of vegetation communities formed in course of restorative successions after clear-cutting forests belonged to the classes *Quercus-Fagetea*, *Brachypodio-Betuletea*, *Vaccinio-Piceetea* and *Asaro-Abietetea*.

Received for publication 08.08.2018