

УДК 581.5

ОСОБЕННОСТИ ПОСТАГРОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ (НА ПРИМЕРЕ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ)

В.М. Телеснина, Е.Ю. Климович

Изучено изменение растительности в ходе демуляции в подзоне южной тайги (Костромская обл.) на примере двух хронорядов – зарастающего сенокоса и зарастающей пашни. Хроноряды отличаются историей освоения и особенностями почв – первый образован на суглинистой дерново-подзолистой почве, второй – на песчаной подзолистой. В ходе естественного лесовосстановления по пашне и сенокосу флористическое богатство постагrogenных фитоценозов достигает максимума через 12–13 лет после прекращения использования. Более отчетливая смена сорно-рудеральных, луговые нитрофильных и луговых мезофильных свит мелколиственно-опушечными и бореальными наблюдается для зарастающей пашни. В ходе лесовосстановления по пашне на подзолистой почве наблюдается выраженная олиготрофизация растительности. Это особенно заметно на стадии полного смыкания древостоя, что отражается снижением средневзвешенных баллов трофности (по Раменскому) от 12–14 до 3,5–5,0. При лесовосстановлении по сенокосу тенденция к олиготрофизации наблюдается только на поздних стадиях (еловый лес). Результаты оценки условий местообитаний по шкале Цыганова в целом совпадают с результатами исследования химических свойств почв – при демуляции увеличивается кислотность почвы, уменьшается обеспеченность азотом и элементами питания. Особенно четкая взаимосвязь выявлена для балла отношения к кислотности и рН почвы, а также для балла по шкале трофности и содержания подвижного фосфора. Для ряда, соответствующего зарастающему сенокосу, подобных закономерностей не выявлено. Надземная фитомасса травяного (травяно-кустарничкового) яруса уменьшается в ходе лесовосстановления как по пашне, так и по сенокосу по причине смены злаков и рудерального высокотравья кустарничками и бореальными видами, существенное снижение биомассы происходит уже через 10–13 лет.

Ключевые слова: постагrogenная сукцессия, демуляция, залежи, южная тайга.

В настоящее время на территории России большая площадь пахотных земель выведена из использования, причем основной массив залежей расположен в подзоне южной тайги и занимает около 20% территории (Люри и др., 2010). На месте агроценозов возникают постагrogenные фитоценозы, характеризующиеся составом и структурой растительности, отличающимися от зональных. В связи с возрастанием площади заброшенных угодий становится актуальным изучение процесса восстановления растительного покрова во взаимосвязи с эволюцией почв после прекращения распашки. При большом числе работ, посвященных эволюции почв в ходе постагrogenеза (Люри и др., 2010; Литвинович, 2005; Рыбакова, Сорокина, 2013), гораздо меньше работ посвящено демуляционной динамике растительности, при том что изменение свойств и режимов почв в ходе постагrogenеза обусловлено в высокой степени именно сменой состава и структуры растительных сообществ. С.Ф. Сушков (1974) при изучении залежей Ленинградской обл. установил, что демуляционная динамика растительности идет в направлении обеднения видового

состава, причем число стадий сукцессии зависит от гранулометрического состава почв. В.С. Ипатовым и А.А. Кириковой (1997) указаны основные стадии демуляционной сукцессии по пашне для северо-запада Русской равнины: бурьянистая, корневищная, рыхлокустовая, плотнокустовая – сорно-рудеральные виды постепенно сменяются разными группами злаков. А.Я. Гульбе (2009) рассмотрены закономерности формирования по пашне вторичного мелколиственного леса – так, состав древостоя на ранних стадиях сукцессии определяется как условиями увлажнения, так и особенностями прошлого освоения почвы. Д.А. Шахиным с соавторами (2001) изучены закономерности изменения флористического состава суходольных лугов долины среднего Енисея при разных видах использования (кошение, выпас) – для каждого типа угодья выявлено разное соотношение ботанических и кормовых групп. Д.И. Люри с коллективом авторов (2010) изучены закономерности лесовосстановления в разных подзонах на разных почвообразующих породах. Выявлено существенное влияние характера почвообразующей породы на скорость

восстановления древесного яруса и его видовой состав, а также на динамику диапазона варьирования влажности и трофности. В работе С.В. Москаленко и М.В. Бобровского (2012) показана роль способа расселения растений (мирмекохория, анемохория) в успешности их распространения при зарастании пашни. Есть также ряд зарубежных работ, посвященных демутиационным сукцессиям травяных сообществ (Yamamoto, 2001; Questad, Bryan, 2008). При этом сравнительно мало работ посвящено сравнению естественного лесовосстановления на сенокосах и пашнях в подзоне южной тайги, остаются открытыми вопросы о скорости восстановления древостоя в разных условиях. Мало изучены и вопросы взаимосвязи демутиационной динамики растительности с почвенными условиями. Особенно слабо к настоящему времени исследована демутиационная динамика травяного яруса при естественном лесовосстановлении, большее внимание уделяется возобновляющемуся древостою (Гульбе, 2009; Морозов, Николаева, 2013), тогда как именно травяно-кустарничковый покров наиболее четко отражает смену экологический условий (Копчик и др., 2001).

Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей демутиационной динамики растительных сообществ при разном хозяйственном использовании в предыдущие годы на примере двух хронорядов – зарастающего сенокоса и зарастающей пашни. Для этого мы поставили следующие задачи:

1) определить флористическое сходство между разными стадиями сукцессии внутри отдельного хроноряда, а также между сходными по времени стадиями в хронорядах;

2) определить соотношение экологических групп растений для разных стадий демутиации в разных хронорядах, сопоставляя результаты исследований с физико-химическими и химическими свойствами почв и их постагрогенной динамикой;

3) изучить динамику биомассы (преимущественно напочвенного покрова) в ходе демутиационного лесовозобновления.

Физико-географические условия района исследования

Мантуровский р-н Костромской обл. характеризуется большим разнообразием почвообразующих пород, что обусловлено четвертичной историей р. Унжа. Согласно ботанико-географическому районированию (Огуреева, 1991), его территория вхо-

дит в подзону южнотаежных лесов Северо-европейской провинции Евразийской таежной области. Коренными типами лесов являются темнохвойные еловые, сосново-еловые и пихтово-еловые леса бореального и суббореального типов. Территория Костромской обл. относится к северо-восточной подобласти атлантико-континентальной лесной области. Среднегодовая температура воздуха 2,1°C, среднегодовое количество осадков 564 мм. Почвообразующие породы представляют собой разнообразные ледниковые и водно-ледниковые отложения (Болысов, Фузеина, 2001). Чаще всего встречаются двучленные породы – пески, залегающие на глинистой морене.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования представляют собой два хроноряда – зарастающую пашню (Унжинский участок) и зарастающий сенокос (Масловский участок).

Масловский участок, расположенный в 7 км от русла р. Унжа недалеко от экологической станции ИПЭЭ РАН, представляет собой луг, со всех сторон окруженный лесом. Почвообразующие породы – опесчаненные отложения, подстилаемые моренными суглинками на глубине 30–35 см. Основную часть территории распахивали в 70–80-е годы, а затем долго использовали как сенокос (устное сообщение сотрудников ИПЭЭ РАН). Площадь покоса постепенно сокращалась, в результате чего происходило зарастание луга лесом. Выделены четыре стадии зарастания:

луг, который последний раз косили в 2010 г. – «сенокос»;

луг, который последний раз был выкошен в 1998–1999 г. – «заброшенный сенокос», в 2012 г. уже сформирован древостой высотой до 2,5 м (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Alnus incana*);

сомкнутый ивово-березовый лес 20–22 лет¹;

березово-еловый лес примерно 85–90-летнего возраста (фон).

Возраст деревьев определяли с помощью кернения. «Фоновый» лес не является климаксовым, однако на изучаемой территории такой лес наиболее приближен по возрасту и строению к климаксовому сообществу. Почва «фонового» леса – дерново-подзолистая (Классификация..., 2004), ивово-березового леса – дерново-подзолистая постагрогенная, остальные – агродерново-подзолистые. При этом

¹Возраст всех залежей и лесов дан на момент лета 2012 г.

расстояние между сенокосом и 85–90-летним лесом не превышает 50–60 м.

Унжинский участок расположен в 1–2 км от русла р. Унжа недалеко от дер. Выползово. Почвообразующие породы – пески, подстилаемые на разной глубине тяжелыми глинами. На Унжинском участке выделены следующие стадии зарастания: пашня с посевами овса (0–стадия) – распашка осуществляется как минимум 15–20 лет; залежь с 2005 г. – «молодая залежь»; залежь примерно с 2000 г. («старая залежь»), на которой к 2012 г. сформирован несомкнутый молодой древостой высотой 1,5–3 м из *Salix caprea*; осиново-березовый лес 35–40 лет; старовозрастный березово-еловый лес примерно 90–100 лет (фон). Почва ненарушенного леса – подзолистая, 35–40-летнего леса – дерново-подзолистая постагрогенная, остальные – агродерново-подзолистые. Фитоценозы разных стадий расположены в непосредственной близости, так что расстояние между «крайними точками» составляет всего 50–60 м. Отличие от предыдущего хроноряда, помимо истории освоения, состоит в том, что Унжинский участок расположен недалеко от поселения (700 м от дер. Выползово, через шоссе Москва–Шарья).

На Унжинском участке изучали динамику растительности также на бывшем огороде (дер. Выползово), расположенном недалеко от зарастающей пашни. Огород, который перестали использовать более 15–20 лет назад, является альтернативным вариантом постагрогенного фитоценоза при условии интенсивного окультуривания. Огород, в отличие от пашни, много лет удобряли навозом, его почва – агродерново-подзолистая, переходная к агрозему. Таким образом, изучаемые хроноряды различаются: 1) историей освоения; 2) особенностями почв; 3) степенью удаленности от поселения как источника семян рудеральных растений. В 2009–2012 гг. в середине вегетационного периода (июль) проводили исследования на площадках мониторинга, соответствующих перечисленным участкам. Их площадь составляла 10×10 м для лугов, 20×20 – для лесов (где это возможно). Протяженность фитоценозов, соответствующих промежуточным стадиям, была ограничена.

Методом укосов отбирали надземную биомассу травяного или травяно-кустарничкового яруса (пять повторностей на площадке) с разбором по видам и определением массовой доли каждого вида в укосе (площадь укоса составляла 50×50, в некоторые годы – 100×100 см). Использовали также метод монолитов – подземную массу травяно-кустарничкового яруса отбирали на глубинах 0–10, 10–20 и

20–30 см на площади 10×10 см. Травяной ярус исследован наиболее подробно, в том числе в лесных экосистемах, потому что травянистые растения более отзывчивы на смену экологических условий (Копчик и др., 2001). Исследован флористический состав разных стадий постагрогенного лесовосстановления, проведено сравнение всех изученных площадок на основе матрицы флористического сходства по Жаккару. Изучена эколого-ценотическая структура сообществ по классификации А.А. Ниценко (1969). Для сравнительной оценки условий местообитаний использованы шкалы Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) – отношение к богатству почвы (NS) и Д.Н. Цыганова (1983) – показатели трофности, отношения к кислотности почвы и к обеспеченности азотом (Tr, Rc и Nt). Каждому виду из травяно-кустарничкового яруса, встречающемуся на площадке и составляющему 1% и более по массе, присвоены баллы по перечисленным шкалам. Для каждого укоса в пределах фитоценоза вычислен балл трофности по Раменскому методом средневзвешенной середины интервала (Заугольнова и др., 1995). По шкалам Цыганова для каждого фитоценоза методом пересечения большинства интервалов (Заугольнова и др., 1995) найден интервал или балл пересечения. Химические анализы почв (определение подвижного фосфора и калия, общего азота, рН водной суспензии) проводили по общепринятым методам (Аринюшкина, 1970). Содержание общего азота мало отражает обеспеченность растений, и авторы использовали соотношение углерода и азота. Данные обрабатывали с помощью программ Excel, Statistica, GRAPHS.

Результаты

Флористический состав

На Унжинском участке максимальное число видов соответствует стадии старой залежи (12 лет). То же относится к другому ряду – заброшенный 10–13 лет назад сенокос характеризуется максимальным флористическим разнообразием. В целом фитоценозы почти всех стадий зарастания сенокоса по сравнению с фитоценозами аналогичных стадий зарастания пашни флористически более богаты (табл. 1).

На молодой залежи по пашне, в отличие от заброшенного сенокоса, есть виды, более типичные для агроценозов (*Cirsium arvense*, *Sonchus arvense*). Отдельного обсуждения заслуживает вопрос о возможности проникновения семян таких растений с огородов. Семена сложноцветных в силу своих особенностей хорошо распространяются ветром, однако площадки Унжинского участка расположе-

Т а б л и ц а 1

Состав напочвенного покрова постагрогенных растительных сообществ

Стадия сукцессии	Доминант		Содоминанты		Число видов в напочвенном покрове		Общее число видов	
	2009	2012	2009	2012	2009	2012	2009	2012
Унжинский участок								
Залежь с 2005 г.	<i>Phleum pratense</i>	<i>Stellaria graminea</i>	<i>Festuca rubra</i> , <i>Dactylus glomerata</i>	<i>Hieracium umbellata</i> , <i>Festuca rubra</i>	16	24	16	24
Залежь с 2000 г.	<i>Festuca pratense</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Juncus filiformis</i> , <i>Festuca rubra</i>	24	28	25	29
Осиново-березовый лес	<i>Pyrola rotundifolia</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Stellaria holostea</i>	<i>Angelica sylvestris</i> , <i>Festuca rubra</i>	16	19	18	21
Контроль (фон)	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Sphagnum Girgensohnii</i>	<i>Sphagnum Girgensohnii</i>	12	15	20	23
Масловский участок								
Сенокос	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Centaurea jaceae</i>	<i>Phleum pratense</i> , <i>Dactylus glomerata</i>	<i>Hypericum perforatum</i>	27	21	27	21
Заброшенный сенокос	<i>Centaurea jaceae</i>	<i>Hieracium umbellata</i>	<i>Phleum pratense</i> , <i>Juncus filiformis</i>	<i>Centaurea jaceae</i>	29	32	30	38
Ивово-березовый лес	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Veronica chamaedris</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i>	27	23	29	25
Контроль (фон)	<i>Pyrola rotundifolia</i>	<i>Hieracium umbellata</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Rubus saxatilis</i>	<i>Pyrola rotundifolia</i>	24	16	27	19

ны на некотором отдалении от деревни и их разделяет шоссе, направление которого соответствует преобладающему направлению ветра. Вероятность проникновения семян с огородов, конечно, есть, но еще выше вероятность того, что со времен распашки в почве сохранился запас семян сорняков. Возможность проникновения семян лесных видов на залежи для обоих участков одинакова. При зарастании и сенокоса, и пашни число видов увеличивается с началом возобновления древостоя. После окончательного смыкания древостоя число видов в травяном ярусе резко сокращается. На рис. 1 изображена степень флористического сходства разных постагрогенных фитоценозов. Чем ближе находятся точки, обозначающие фитоценозы, тем выше сходства, обозначенное цифрами в процентах.

Видно, что в 2009 г. наибольшее флористическое сходство наблюдается между сенокосным лугом и заброшенным сенокосом (41%).

В 2012 г. это сходство резко уменьшилось одновременно с появлением на заброшенном сенокосе деревьев. На косимом и недавно косимом лугу доминируют *Hypericum perforatum*, *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata*, через 1–2 года после прекращения кошения злаки уходят из доминантов, уступая *Centaurea jaceae* и *Veronica chamaedris*. Сходство двух «фоновых» лесов составляет 27%. Сходство заброшенного сенокоса с ивово-березовым лесом сравнительно высокое (20–35%), тогда как сходство старой залежи по пашне с мелколиственным лесом составляет всего 8–10%. Заброшенный огород на обоих дендритах расположен обособленно – в оли-

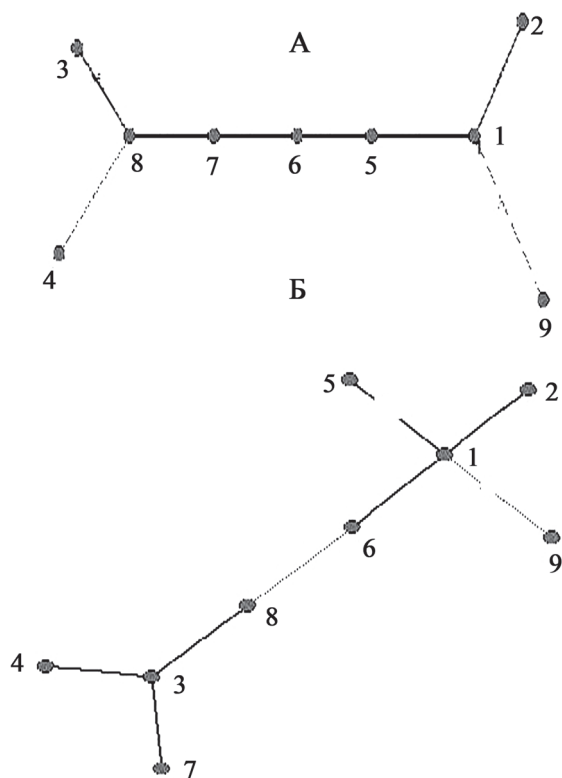


Рис. 1. Флористическое сходство изученных стадий демуляции при зарастании сенокоса и пашни (А – 2009 г., Б – 2012 г.); зарастающая пашня: 1 –залежь с 2005 г. по пашне, 2 – залежь с 2000 г. по пашне, 3 – осиново-березовый лес, 4 – старовозрастный лес (контроль); зарастающий сенокос: 5 – сенокос, 6 – заброшенный сенокос, 7 – лес ивово-березовый, 8 – старовозрастный лес (контроль); 9 – заброшенный огород

годоминантном фитоценозе доминирует *Bromopsis inermis* (2009) или *Arctium lappa* (2012).

Эколого-ценотические группы (свиты)

В табл. 2 представлено соотношение числа видов разных свит. Фитоценоз заброшенного огорода отличается от других преобладанием сорно-рудеральных и луговых нитрофильных свит (в 2009 г. более 70%). Следует отметить различия по этим показателям для Унжинского участка в 2009 и 2012 гг. На залежи (7 лет) при том же соотношении луговых групп в 2012 г. появляются виды опушечной свиты (*Veronica chamaedris*, *Hypericum perforatum*), а также возрастает число эвритопов, что связано, несомненно, с постепенным подавлением луговых видов.

Показательно исчезновение *Milium effusum* (неморальный вид) на молодой залежи к 2012 г., что может говорить об изменении обогатенности почвы элементами питания – последнее подтверждается почвенными исследованиями (см. ниже). На старой залежи по сравнению с молодой уменьшается число сорно-рудеральных видов при увели-

чении числа видов колосковой группы и эвритопов, а также появлении видов еловых свит (*Linnea boreale*, *Pyrola rotundifolia*). На следующей стадии сукцессии исчезают сорно-рудеральные и луговые нитрофильные виды, и по числу видов доминирует еловая свита. Стадия мелколиственного леса отличается высоким эколого-ценотическим разнообразием травяного яруса, несмотря на его низкое покрытие. При лесовосстановлении по сенокосу соотношение свит меняется следующим образом: сокращается число луговых видов, через несколько лет после прекращения кошения появляются опушечные и лесные. В 20-летнем лесу луговые и лесные свиты встречаются в равном соотношении. Нитрофильных и рудеральных мало – не более 8%. Мелколиственно-опушечные виды при зарастании сенокоса появляются довольно рано и в большем числе, чем при зарастании пашни.

Динамика соотношения экологических групп растений по богатству почвы (по экологическим шкалам)

В соответствии с категориями индицируемых почв «очень бедные», «бедные», «небогатые», «довольно богатые» и «богатые» (Раменский и др., 1956), виды были, соответственно, отнесены к категориям «олиготрофные», «олигомезотрофные», «мезотрофные», «мезоэвтрофные» и «эвтрофные» (рис. 2, 3).

В обоих хронорядах в ходе демуляции происходит повышение доли биомассы мезотрофов и олигомезотрофов за счет уменьшения эвтрофов и мезоэвтрофов. Результаты динамики средневзвешенных значений балла трофности по Раменскому представлены на рис. 4. Наиболее резкое снижение баллов по шкале отношения к богатству почвы в процессе зарастания пашни происходит после смыкания древостоя – средневзвешенный балл уменьшается почти в два раза. Заметна также тенденция к увеличению олиготрофности травостоя при переходе от молодой залежи к старой. На стадии демуляции, соответствующей хвойному лесу (для обоих хронорядов) диапазон варьирования баллов сужается. На зарастающем сенокосе между стадиями зарастания статистически значимого различия по средневзвешенному баллу трофности не наблюдается, кроме слабой тенденции к олиготрофизации уже на заключительной стадии сукцессии. Очень широкий диапазон баллов характерен для стадии ивово-березового леса, при том что общее покрытие травяно-кустарничкового яруса низкое. Шкала Цыганова показывает те же закономерности, что и шкала Раменского. В ходе лесовосстановления по

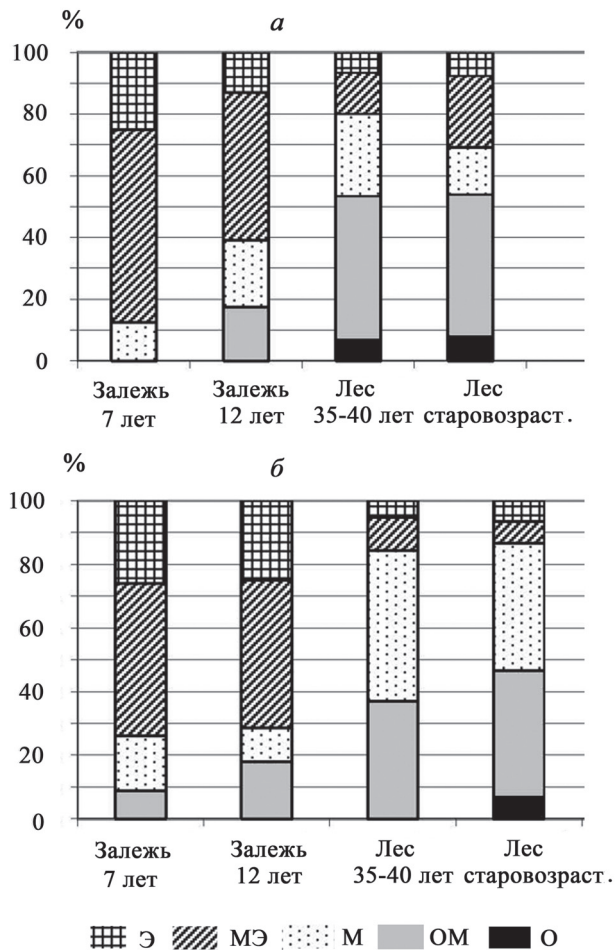


Рис. 2. Соотношение экологических групп растений на Масловском участке, выделенных по шкале Раменского, в постагрогенных фитоценозах (*a* – 2009 г., *b* – 2012 г.): о – олиготрофные, ом – олигомезотрофные, м – мезотрофные, мэ – мезоэвтрофные, э – эвтрофные

пашне в целом увеличивается ацидофильность, в ходе сукцессии по сенокосу степень ацидофильности практически не меняется – среди видов нет выраженных ацидофилов или анацидофилов. Что касается обеспеченности почвы азотом (шкала Nt), в процессе сукцессии по пашне характерно сужение интервала, а также сдвиг в сторону преобладания видов, предпочитающих обедненные азотом почвы. Есть возможность сравнить данные о почве, полученные экспериментально, с результатами экологической оценки местообитания по шкалам Цыганова (табл. 3). В ходе демутации кислотность почвы повышается в верхней части профиля, что особенно заметно на стадиях, соответствующих мелколистным лесам. Отчетливой динамикой уменьшения pH характеризуется ряд с зарастающей пашней. Это соответствует данным, полученным по шкале отношения растений к кислотности – коэффициент корреляции баллов Rс и pH составляет 0,97, тогда как для Масловского ряда значимый коэффициент не получен.

Большинство исследованных почв можно характеризовать как бедные и очень бедные азотом по шкале Nt, за исключением самых начальных стадий зарастания сенокоса и пашни. Действительно, наиболее низкие показатели C/N выявлены для почв сенокоса, заброшенного сенокоса и молодой залежи, что свидетельствует о сравнительно высокой их обеспеченности азотом. Однако значимых коэффициентов корреляции для баллов Nt и C/N не получено нигде, можно говорить лишь о тенденции.

Что касается трофности, это понятие менее определенное, чем кислотность или обеспеченность азотом, но, несомненно, оно связано и с кислотностью, и с C/N, и с обеспеченностью калием и фосфором. В обоих хронорядках наблюдается уменьшение содержания доступного фосфора в почве по мере зарастания лесом, однако этого нельзя сказать о динамике содержания калия. Баллы трофности значимо коррелируют с pH и содержанием фосфора, но только для Унжинского ряда. Стоит

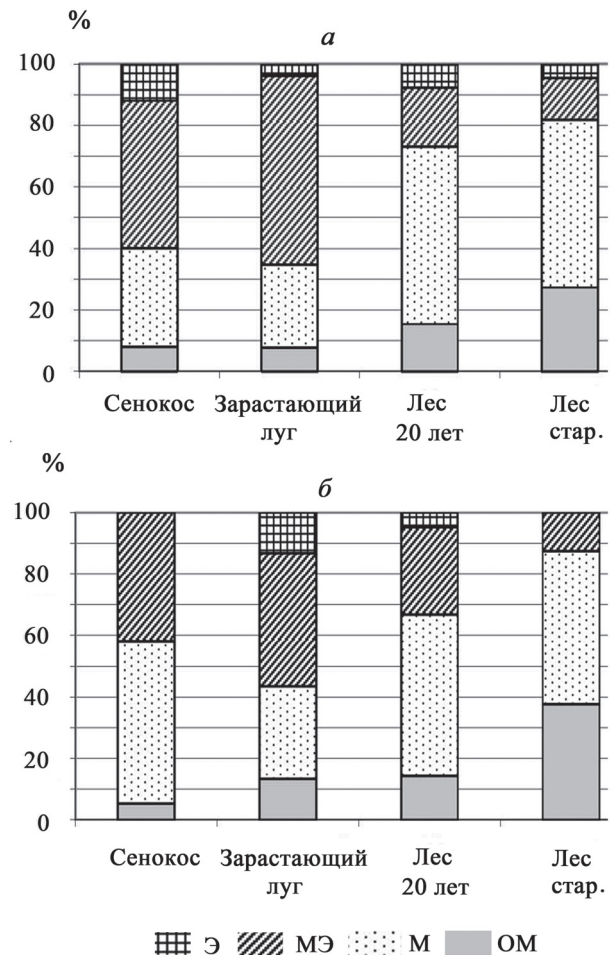


Рис. 3. Соотношение экологических групп растений на Унжинском участке, выделенных по шкале Раменского, в постагрогенных фитоценозах (*a* – 2009 г., *b* – 2012 г.): ом – олигомезотрофные, м – мезотрофные, мэ – мезоэвтрофные, э – эвтрофные

Т а б л и ц а 2

Эколого-ценотическая структура постагрогенных экосистем (соотношение экологических свит)

	Свиты	Доля видов свиты от общего числа видов (%)							
		залежь 7		залежь 12		лес 40 лет		контроль	
		2009	2012	2009	2012	2009	2012	2009	2012
Зарастающая пашня	Сорно-рудеральные	20	17	9	8	0	0	0	0
	Нитрофильно-луговая	20	9	4	12	0	0	0	0
	Луговая мезофильная и обогащенная луговая мезофильная	26	36	30	30	0	6	0	0
	Колосковая	7	4	9	8	0	0	0	0
	Гидромезофильно-луговая, торфянисто-луговая и лугово-пойменная	0	0	9	4	5	0	0	7
	Мелколиственная опушечно-полянная	0	13	9	4	26	22	0	13
	Осиновая	7	4	4	4	6	6	0	0
	Нитрофильная теневая	0	4	9	4	6	0	0	0
	Еловые	0	0	4	8	25	43	50	52
	Неморальные	7	0	0	0	6	6	17	7
	Боровые	0	0	0	0	0	6	8	7
	Водно-болотные	0	0	0	0	6	0	8	7
	Эвритопы*	13	13	13	18	20	11	17	7
Зарастающий сенокос		сенокос		зарастающий луг		лес 20 лет		контроль	
		2009	2012	2009	2012	2009	2012	2009	2012
	Сорно-рудеральные	8	5	7	3	0	0	0	0
	Нитрофильно-луговая	13	5	3	6	0	0	0	0
	Луговая мезофильная и обогащенная луговая мезофильная	34	32	25	37	24	13	13	13
	Колосковая	8	5	18	13	16	4	0	0
	Гидромезофильно-луговая, торфянисто-луговая и лугово-пойменная	0	0	10	3	0	0	0	0
	Мелколиственная опушечно-полянная	8	10	10	13	16	27	20	19
	Осиновая	4	10	10	3	4	13	21	0
	Еловые	0	10	0	3	4	13	21	37
	Неморальные	4	0	0	6	20	13	8	25
	Боровые	0	0	0	0	0	0	0	0
	Водно-болотные	0	0	0	0	0	0	0	0
Эвритопы	21	23	7	13	8	17	17	6	
Заброшенный огород		2010 г.				2012 г.			
	Сорно-рудеральные	42				23			
	Нитрофильно-луговая	33				18			
	Луговая мезофильная и обогащенная луговая мезофильная	0				23			
	Гидромезофильно-луговая, торфянисто-луговая и лугово-пойменная	17				6			
	Мелколиственная опушечно-полянная	0				6			
	Неморальные	0				12			
	Эвритопы	0				6			
Культурные растения	8				6				

*Виды, не имеющие четкой приуроченности к определенной свите.

Т а б л и ц а 3

Химические свойства почв и их корреляция с баллами Tr, Rc и Nt (по Цыганову)

Стадия демутиации	pH	P ₂ O ₅	K ₂ O	C/N среднее	Rc/pH	Nt/C/N	Коэффициент корреляции Trc			
							pH	K ₂ O	P ₂ O ₅	C/N
хроноряд зарастающая пашня										
Залежь с 2005 г.	5,6±0,02	8,0±0,67	5,0±0,2	8,7	0,96*	-0,89	0,97	0,72	0,95*	-0,54
Залежь с 2000 г.	5,1±0,01	4,4±0,22	4,7±0,5	15,1						
Лес 40 лет	4,7±0,08	3,7±0,13	4,5±0,1	17,4						
Контроль	4,0±0,01	2,1±0,2	2,6±0,3	15,4						
хроноряд зарастающий сенокос										
Сенокос	5,3±0,05	20,7±0,7	4,0±0,3	8,6	-0,80	-0,40	0,80	-0,96*	0,75	-0,59
Заброшенный сенокос	5,1±0,05	8,6±0,6	2,5±0,06	7,3						
Лес 20 лет	4,9±0,01	1,7±0,4	5,2±0,4	12						
Контроль	4,8±0,02	1,5±0,1	7,6±0,3	9,9						
Заброшенный огород	6,6±0,02	12,0±0,2	19,0±0,4	9,6	-	-	-	-	-	-

*Значимые коэффициенты корреляции.

отметить высокое содержание калия и фосфора в почве заброшенного огорода.

Динамика надземной и подземной фитомассы травяного (травяно-кустарничкового) яруса

В ходе зарастания пашни наблюдается уменьшение надземной биомассы (живой массы) травостоя почти в 6 раз. Из доминантов постепенно уходят *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata*, дающие максимальную биомассу на 5–7-летней залежи. На стадии 90–100-летнего леса биомасса снова возрастает (рис. 5) – за счет кустарничков и мхов (табл. 1).

Корневая фитомасса, характеризующаяся чрезвычайно высокой степенью пространственного варьирования, максимальна на луговых стадиях, особенно где преобладают рыхлокустовые злаки (табл. 4). Сходная динамика наблюдается при зарастании сенокоса. Через 1–2 года после прекращения кошения (2012 г.) из травостоя почти исчезают *Dactylis glomerata* и *Phleum pratense*, уступая *Hypericum perforatum*, за счет чего происходит уменьшение травяной фитомассы на 60–80 г/м². Через 7–8 лет после прекращения сенокоса надземная биомасса почти вдвое уменьшается за счет окончательного выпадения высокопродуктивных злаков. На рис. 5 видно, что биомасса травостоя сенокосного луга значимо

выше биомассы травостоя заброшенного сенокоса, а биомасса последнего превышает биомассу травостоя следующих стадий сукцессии. В другом сукцессионном ряду отличается от остальных только фитоценоз молодой залежи – биомасса на этой стадии значительно выше, чем на остальных.

Обсуждение результатов

Любое нарушение экосистемы (в частности, демутиационная сукцессия) вносит свой вклад в динамику видового разнообразия (Questad, Bryan, 2008; Weigelt et al., 2008). В обоих изучаемых хронорядах максимальное флористическое разнообразие наблюдается через 10–13 лет после прекращения использования. С одной стороны, разнообразие экологических ниш практически всегда увеличивается в ходе начальных стадий демутиации (Тишков, 1994; Житин, Парахневич, 2001). С другой стороны, световая обстановка под пологом древостоя до полного смыкания благоприятствует произрастанию как травянистых растений открытых местообитаний, так и лесных видов (Москаленко, Бобровский, 2012). Почвы, соответствующие «сенокосному» хроноряду, развиты на суглинистых породах и более богаты элементами минерального питания (Владыченский, Телеснина, 2007). Пло-

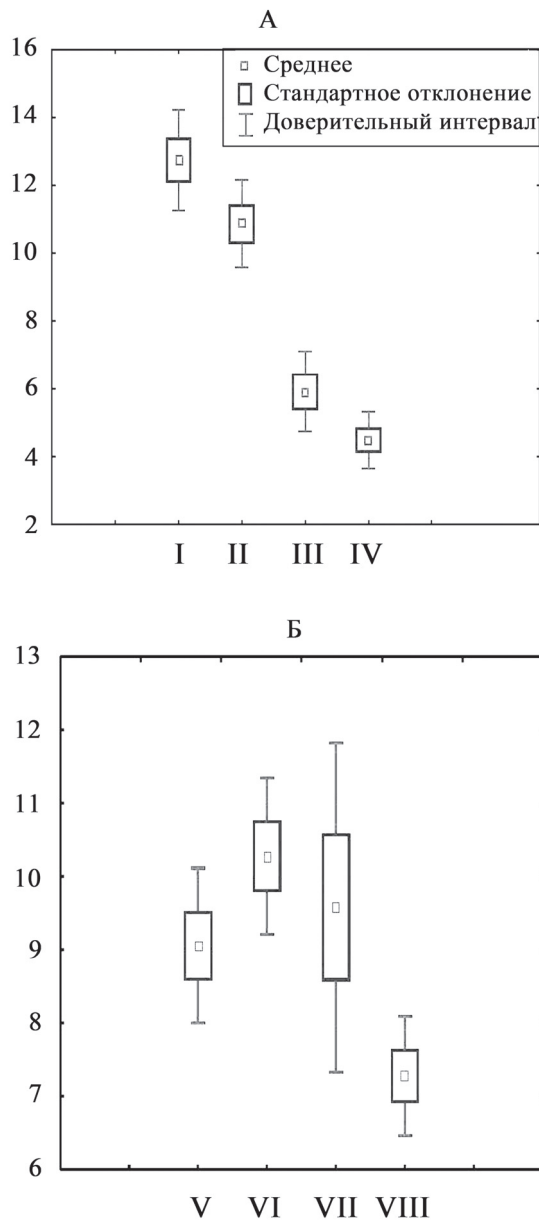


Рис. 4. Средневзвешенные значения трофности NS (по Раменскому) в постагрогенных фитоценозах (2012 г.); А – Унжинский участок, Б – Масловский участок: I – залежь 7 лет, II – залежь 12 лет, III – лес 40 лет, IV, VIII – старовозрастный лес, V – сенокос, VI – заброшенный сенокос, VII – лес 20 лет

дородие почв является одной из причин повышенного флористического разнообразия всех стадий лесовосстановления по сенокосу по сравнению с соответствующими стадиями лесовосстановления по залежи. Флористический состав резко меняется при демутации по пашне, особенно после смыкания древостоя. В ходе демутации по сенокосу нет такой отчетливой смены флористического состава – сходство между «соседними» фитоценозами в хроноряду остается примерно на одном уровне. Это обусловлено опушечным составом травостоя на сенокосе, который слабо меняется при зарас-

тании. Подобная закономерность при зарастании сенокоса выявлена и для других районов таежной зоны (Шахин и др., 2001). Кроме того, по причине окультуривания почвы пашни в прошлом в начале демутации неизбежен «рудеральный всплеск», который в условиях песчаных малобуферных почв быстро сходит на нет, если окультуривание не было очень интенсивным. Так, уже в 2009 г. на старой залежи появляется характеризующаяся высокой вегетативной подвижностью *Pyrola rotundifolia*, (Москаленко, Бобровский, 2012), которая быстро увеличивает покрытие. Сходство двух полновозрастных лесов не так высоко для примерно одно-возрастных лесных сообществ с одинаковым эдификатором. Это можно объяснить различием в условиях произрастания – почвы различаются на

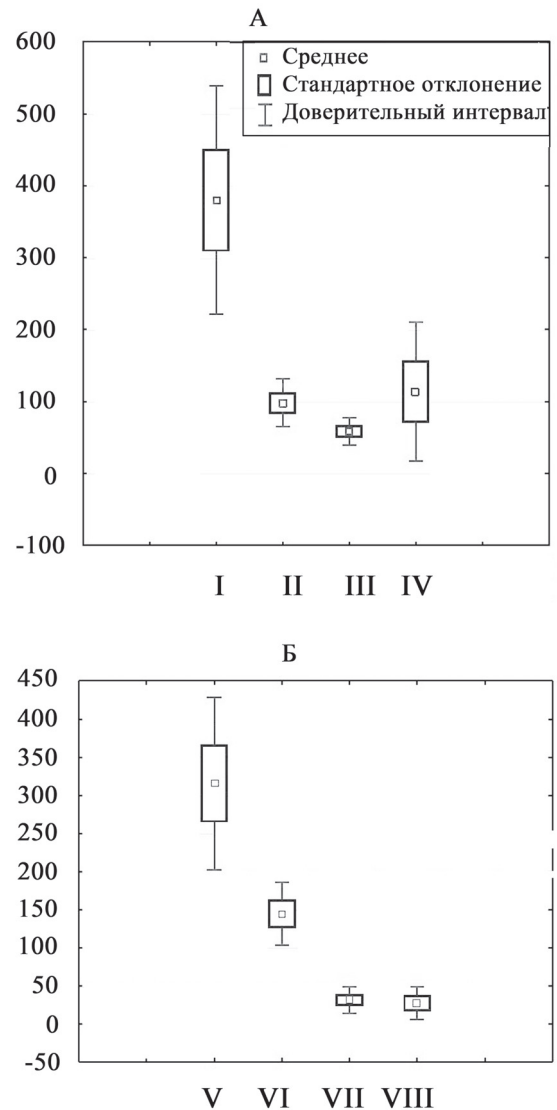


Рис.5. Динамика надземной фитомассы травяного яруса в ходе зарастания пашни (А) и сенокоса (Б): I – залежь 7 лет, II – залежь 12 лет, III – лес 40 лет, IV, VIII – старовозрастный лес, V – сенокос, VI – заброшенный сенокос, VII – лес 20 лет. 2012 г.

Т а б л и ц а 4

Подземная фитомасса травяного (травяно-кустарничкового) яруса

Хроноряд	Стадия демутации	Диапазон, г/м ²	Среднее, г/м ² ±SE (n = 5)
Зарастающая пашня	пашня	910–1630	1166±321
	залежь с 2005 г.	1900–2450	2252±78,3
	залежь с 2000 г.	1720–2860	2230±162
	лес 40 лет	490–1550	1086±161
	контроль	620–1230	956±99,4
Зарастающий сенокос	сенокос	1230–2880	1986±400
	зарастающий сенокос	550–1440	1030±91,4
	лес 20 лет	240–850	400±102,9
	контроль	110–300	236±28

уровне подтипа (подзолистая песчаная и дерново-подзолистая суглинистая). Так, на дерново-подзолистой почве в травяно-кустарничковом ярусе преобладают травы, на подзолистой – *Vaccinium myrtillus* и *Sphagnum girgensohnii*. На дендритах (см. выше) видно, что в противоположных частях схемы оказались травяные сообщества (или с отдельными деревьями) и лесные. Таким образом, наиболее существенная смена флористического состава соответствует стадии формирования полога древостоя. При этом на дендрите в 2009 г. все стадии зарастания сенокоса находятся рядом, а в 2012 г. в результате обильного развития древостоя на заброшенном сенокосе последний в большей степени «отделен» от сенокоса. Что касается зарастающей пашни, стадии 1 и 2 (см. рис. 1) и в 2009, и в 2012 г. отделены от стадий 3 и 4, что свидетельствует о более выраженной и многообразной стадийности этого хроноряда. В 1974 г. в работе С.Ф. Сушкова (1974) выявлено сокращение числа демутационных стадий на глинистых породах и их возрастание на песчаных, что подтверждается исследованиями. Таким образом, в течение демутации флористический состав более резко меняется на зарастающей пашне, образованной на песчаной почве, чем на зарастающем сенокосе, образованном на более богатой суглинистой почве. Как и в случае динамики флористического состава при демутации, динамика соотношения эколого-ценотических свит различается в двух изучаемых рядах весьма существенно при общей тенденции к замещению луговых свит мелколиственно-опушечными и осиновыми, а последних – еловыми и неморальными. Различия обусловлены историей освоения сельскохозяйственных земель, а также

возможностью расселения растений в существующих условиях, о чем говорится также в работе С.В. Москаленко и М. И. Бобровского (2012), посвященной эколого-ценотическим свитам в разных постагрогенных экосистемах. Можно отметить следующие основные различия:

1) при зарастании пашни на начальных стадиях наблюдается больше рудеральных и нитрофильных видов, чем при зарастании сенокоса, чему способствует окультуривание почвы в прошлом;

2) перечисленные группы видов, а также другие луговые свиты при зарастании пашни быстрее перестают быть доминирующими и после смыкания древостоя составляют не более 15% (предположительно, играет роль тот факт, что подстилка из осиновых листьев (лес 40 лет) мешает прорастанию многих растений (Тихонов, Набатов, 1995), что делает смену флористического состава еще более резкой);

3) мелколиственно-опушечные виды при зарастании сенокоса появляются раньше, чем при зарастании пашни – в условиях отсутствия прошлого окультуривания они не имеют жесткой конкуренции со стороны других групп.

В целом в обоих хронорядах динамика структуры травяного яруса по экологическим группам, отражающим отношение к почвенным условиям, сходна, но при зарастании сенокоса она менее отчетлива по причине сложной истории сельскохозяйственного освоения (распашка происходила давно, ежегодное кошение обусловило изъятие азота и зольных элементов из почвы, что не могло не отразиться на ее свойствах). Очевидно, что при прочих равных условиях почвы залежей более богаты, чем почвы сенокосов (Рыбакова, Сорокин,

2013). Почва ненарушенного леса довольно богата по сравнению с «контролем» из другого хроноряда, в результате травяной ярус «контроля» представлен мезотрофами и мезоэвтрофами, т.е. по соотношению экологических групп мало отличается от других стадий зарастания при отличии по флористическому составу. По этим причинам такой «олиготрофизации» растительности, как при лесовосстановлении по пашне, нет. В процессе зарастания пашни происходит резкая олиготрофизация травяно-кустарничкового яруса. На стадии демутации, соответствующей хвойному лесу (для обоих хронорядов) разница в условиях местообитаний нивелируется в результате влияния эдификатора (Люри и др., 2010; Семина, 2007), в результате чего разнообразия экологических групп не наблюдается. При увеличении возраста залежи актуальная кислотность почв увеличивается, что соответствует данным других авторов по постагрогенной динамике почв (Литвинович, 2005; Токавчук, 2011). Данные по кислотности почв адекватно отражаются оценкой местообитаний по шкале R_c, но в большей степени – применительно к хроноряду, соответствующему зарастающей пашне. Как уменьшение обогащенности почвенного органического вещества, так и уменьшение доли нитрофилов и субнитрофилов в травяном ярусе в ходе демутации носят характер тенденции – по-видимому, изучаемые почвы не обогащались дополнительно азотом в ходе прошлого окультуривания, и существенного изменения в содержании азота после прекращения использования не наблюдается. Содержание фосфора и калия уменьшается при демутации по пашне, что связано с последствием окультуривания и с изменением запаса этих элементов, поступающих с опадом, что было подтверждено исследованиями биологического круговорота (Телеснина и др., 2013). Подобные данные по изменению содержания доступных растениям элементов минерального питания в ходе лесовосстановления по пашне получены также другими авторами (Козлов, 2007; Литвинович, 2005). Изменение почвенных свойств отражается составом травяного яруса при оценке местообитаний по шкале T_r, что особенно относится к содержанию подвижного фосфора и кислотности. При зарастании пашни уменьшение надземной биомассы травостоя объясняется сменой флористического состава (высокотравья на низкотравье) и изменением условий развития при появлении древостоя. При зарастании сенокоса также резко уменьшается надземная фитомасса, что совпадает с изменением флористического состава после прекращения ко-

шения. Это согласуется с данными А.В. Курманской (2004) по демутации на сенокосах. Корневая масса не уменьшается так резко после прекращения сенокоса или при старении залежи по пашне. После смыкания древостоя злаки постепенно замещаются корневищным и стержнекорневым разнотравьем, в результате общая корневая масса несколько увеличивается. Уменьшение биомассы трав способствует уменьшению поступления в почву органического вещества и зольных элементов, что подтверждается почвенными исследованиями (Телеснина и др., 2013), поэтому данные о динамике биомассы трав важны для понимания постагрогенной эволюции почв.

Выводы

1. Флористическое богатство в ходе демутации по пашне и сенокосу в подзоне южной тайги становится максимальным через 12–13 лет после прекращения сельскохозяйственного использования. В целом более высокая контрастность флористического состава разных стадий демутации характерна для хроноряда, соответствующего зарастающей пашне.

2. Динамика эколого-ценотической структуры в ходе демутации определяется историей освоения, почвенно-химическими особенностями и возможностью поступления семян сорно-рудеральных растений. При естественном лесовосстановлении (обилие сорно-рудеральных свит на начальных стадиях, почти полное исчезновение луговых свит после смыкания древостоя) для зарастающей пашни выявлены более контрастные изменения соотношения эколого-ценотических свит, чем для зарастающего сенокоса.

3. При лесовосстановлении по пашне на подзолистой почве наблюдается олиготрофизация растительности, что особенно выражено на стадии полного смыкания древостоя. Результаты оценки условий местообитаний по экологическим шкалам в целом совпадают с результатами исследования почв – в ходе демутации увеличивается кислотность почвы, уменьшается обеспеченность элементами минерального питания, особенно фосфором. При лесовосстановлении по сенокосу, образованному на дерново-подзолистой почве, существенной олиготрофизации не наблюдается.

4. Надземная фитомасса травяного (травяно-кустарничкового) яруса уменьшается в ходе лесовосстановления по пашне и по сенокосу, однако может снова возрастать на стадии выхода ели в древостой за счет кустарничков (на подзолистых почвах).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ариушикина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв М., 1970. 487 с.
- Болысов С.И., Фузеина Ю.Н.* Физико-географические условия Костромского Заволжья. Геолого-геоморфологическое устройство // Сб. Костромское Заволжье: природа и человек. М., 2001. С. 36–60.
- Владыченский А.С., Телеснина В.М.* Сравнительная характеристика постагрогенных почв южной тайги в разных литологических условиях // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2007. № 4. С. 1–8.
- Гульбе А.Я.* Процесс формирования молодняков древесных пород на залежи в южной тайге. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.
- Житин Ю.И., Парахневич Т.М.* Влияние различных режимов хозяйственного использования на состав почвенного и растительного покрова в ходе сукцессии // Агроэкологические проблемы современности. Матлы междунар. науч.-практ. конф. Курск, 2001. С. 12–18.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С., Грабарник П.Я.* Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пушкино, 1995. 51 с.
- Ипатов В.С., Кирикова А.А.* Фитоценология. СПб., 1997. 315 с.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004. 341 с.
- Козлов А.Ю.* Изменение содержания и форм соединений калия при постагрогенной трансформации дерново-подзолистых почв // Изв. Санкт-Петербургского Государственного аграрного университета. 2007. № 6. С. 36–38.
- Копчик Г.Н., Багдасарова Т.В., Горленко О.В.* Взаимосвязи видового разнообразия растений и свойств почв в экосистемах южной тайги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 31–38.
- Курманская А.В.* Изменение фитомассы растительных сообществ при пастбищном и сенокосном использовании // Вопросы сельского хозяйства. Междунар. сб. науч. тр. Калининград, 2004. С. 271–275.
- Литвинович А.В.* Изменение кислотно-основных свойств окультуренной дерново-подзолистой песчаной почвы в зависимости от срока нахождения в залежи // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1232–1239
- Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г.* Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М., 2010. 416 с.
- Москаленко С.В., Бобровский М.И.* Расселение лесных видов растений из старовозрастных дубрав на брошенные пашни в заповеднике «Калужские засеки» // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1332–1335.
- Морозов А.М., Николаева И.О.* Особенности лесообразовательного процесса на пашне и сенокосе // Вестн. Алтайского гос. аграрного университета. 2013. № 5 (103). С. 82–86.
- Ниценко А.А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1013.
- Огуреева Г.Н.* Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 76 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 470 с.
- Рыбакова А.Н., Сорокина О.А.* Оценка показателей плодородия постагрогенных серых почв залежей при различном использовании // Плодородие. 2013. № 3. С. 31–33.
- Семина М.Е.* Индикационная роль микроценотической структуры при изучении демутации таежных лесов // Биогеография / Рус. геогр. о-во. Моск. центр. Москва, 2007; Вып. 14. С. 40–47.
- Сушков С.Ф.* Динамика почвенно-растительного покрова на залежных землях (на примере юго-западных районов Ленинградской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974.
- Телеснина В.М., Ваганов И.Е., Климович Е.Ю., Чалая Т.А.* Некоторые особенности биологического круговорота в постагрогенных экосистемах южной тайги и их влияние на химические свойства и биологическую активность почв // Вестн. Моск. ун-та. сер. 17. 2013. № 2. С. 43–51.
- Тихонов А.С., Набатов Н.М.* Лесоведение М., 1995. 317 с.
- Тишков А.А.* Географические закономерности природных и антропогенных сукцессий. Дис. ... докт. геогр. наук. М., 1994. 81 с.
- Токавчук В.В.* Оценка свойств серых почв при восстановлении леса на залежных землях лесостепной зоны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2011. 18 с.
- Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.
- Шахин Д.А., Телеснина В.М., Куваев В.Б., Роденков А.Н.* Динамика почвенно-растительного покрова таежных расчисток при сельскохозяйственном использовании и забросе (с. Мирное) // Изучение, сохранение и восстановление биоразнообразия экосистем на Енисейском экологическом трансекте. М., 2001. С. 121–136.
- Questad E.R., Bryan L.* Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities // Ecology Lett. 2008. Vol. 11. N 7. P. 717–726.
- Weigelt A., Schumacher J., Roscher C., Schmi B.* Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass // Ecology Lett. 2008. Vol. 11. N 4. P. 338–347.
- Yamamoto Y.* Succession and various vegetation of grassland // Grassland Sc. 2001. Vol. 47. N 4. P. 424–429.

SPECIFIC OF POST-AGROGENIC VEGETATION DYNAMIC IN SOUTH TAIGA (KOSTROMA REGION)

V.M. Telesnina, E. Yu. Klimovich

Vegetation change by natural reforestation in south taiga (Kostroma region) is studied for two chronological rows – overgrowing hayfield and overgrowing arable land. Chronological rows are different in reclamation history and in soil features – the first is formed on loamy soddy-podzolic soil, the second – on sandy podzolic soil. By natural reforestation on arable land and hayfield in south taiga subzone, floristic composition of phytocenoses is most diverse by 12–13 years after the last year of agriculture. By vegetation reestablishment, weed-ruderal, nitrophil and mesophyte meadow species of herb layer are gradually replaced by edge-forest and boreal species – the more contrast changes are observed for overgrowing arable land. Reforestation on neglected arable land on podzolic soil is characterized by vegetation oligotrophizing, it is especially obtained for the stage of forest closing – index of soil nutrient (Ramenskii scale) decreases from 12–14 to 3,5–5,0. For Reforestation on hayfield, oligotrophization is obtained only for last stage (spruce forest). Results of site conditions estimate by Ramensky and Tsyganov ecological scales corresponds with results of soil investigation – soil acidity increases, but supply of nitrogen and nutrient elements decreases by succession. Especially high connection is obtained for plants' acidity index and soil acidity, as well as for index of soil nutrient and available phosphorous content. For overgrowing hayfield, such regularity was not obtained. Above-ground biomass of herb (herb-dwarf-shrub) layer decreases by reforestation on arable land as well as on hayfield, as a result of replacing grasses and ruderal tall herbaceous vegetation by dwarf-shrubs and boreal species, essential biomass decreasing is observed by 10–13 years.

Key words: reestablishment of vegetation, post-agrogenic succession, fallow lands, south taiga.

Сведения об авторах: *Телеснина Валерия Михайловна* – ст. науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ, канд. биол. наук (vtelesnina@mail.ru); *Климович Екатерина Юрьевна* – мл. науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ (katy9@mail.ru).