

## Изменение экологических условий, растительности и почв при восстановительных сукцессиях на суходольных лугах Кировской области

© 2008. С.Ю. Маракулина, С.В. Дёгтева  
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Рассматриваются особенности трансформации основных компонентов биогеоценозов в процессе восстановления лесного сообщества на месте суходольного луга. Установлено, что в однородном по условиям экотопе, где представлен сукцессионный ряд фитоценозов, биотопические условия неодинаковы. Изменение в процессе сукцессии экологических параметров, вызванное сменой эдификаторов, сопряжено с трансформацией характеристик нижних ярусов растительных сообществ (видового богатства и насыщенности, соотношения жизненных форм и экологических групп видов, общего проективного покрытия, общей биомассы надземной части, ценотической роли отдельных видов), строения и химического состава верхних (органогенных) горизонтов почв.

The peculiarities of transformation of biogeocoenoses basic components in the process of forest community restoration in the place of adry meadow are considered. It is stated that in an environmentally homogeneous ecotope with a successive raw of phytocoenoses the biotope conditions are not similar. Change of ecological parameters in course of succession caused by change of edificators is connected with transformation of lower layers plant communities' characteristics (species diversification and saturation, the life forms and ecological species correlation, general project surface, biomass of the above ground part, coenoses role of definite species), structure and chemical composition of the upper soil horizons.

Кировская область – регион Нечернозёмной зоны России, где наряду с промышленностью традиционно развивалось сельскохозяйственное производство. Значительную часть территории здесь занимают пахотные земли и угодья, используемые как сенокосы и пастбища [1]. Площади естественных лугов, формирующихся в долинах и поймах рек, невелики. Сообщества травянистых многолетников на водораздельных пространствах имеют в основном вторичное антропогенное происхождение, образовались после целенаправленной расчистки леса или реже – на месте заброшенных пашен. В последние десятилетия вследствие экономического кризиса, произошедшего в масштабах страны, тенденция забрасывания сельскохозяйственных угодий проявляется в области наиболее отчётливо. На заброшенных землях начинаются процессы восстановительных сукцессий: на пашнях происходит становление сообществ: сначала одно- и малолетних, а затем многолетних травянистых растений, луга и пастбища при снятии режима сельскохозяйственного использования начинают постепенно зарастать кустарниками, а затем и лиственными деревьями. Комплексное изучение изменений, происходящих в ходе сукцессий в растительных сообществах и почвах, позволяет раскрыть механизмы устойчивого функционирования биогеоценозов и их динамики, прогнозировать сценарии развития растительного покрова при различной степени антропогенного пресса.

Нами была поставлена задача выявить особенности трансформации основных компонентов биогеоценозов в процессе восстановления лесного сообщества на месте суходольного луга.

### Материал и методика

В подзоне средней тайги Кировской области (окрестности с. Синегорье Нагорского района) был подобран однородный по условиям экотоп, расположенный на участке пологого водораздела с легкосуглинистыми почвами, в котором был представлен сукцессионный ряд фитоценозов, включающий заростающий суходольный луг на залежи и лесные сообщества разного возраста. На модельном участке 9–10 лет назад располагалась пашня, граничащая с лесом. Спустя три года после забрасывания пахотного участка, здесь сформировалось сообщество травянистых растений, которое начали использовать для сенокосения. В настоящее время в травостое доминирует *Agrostis tenuis*. Участок используют нерегулярно, преимущественно для целей выпаса, он начал зарастать кустарниками и лиственными деревьями, распространяющимися от стены леса – молодого берёзняка из *Betula pubescens* III–IV классов возраста. По мере удаления от луга полоса берёзового леса сменяется спелым елово-берёзовым насаждением.

Материал был собран в одни и те же сроки (август) в течение трёх полевых сезонов (2005–2007 гг.). От центра травянистого фитоценоза заложили профиль по направлению к спелому лесному сообществу. Помимо луга, молодого березняка и елово-берёзового насаждения на профиле визуальнo, по изменению параметров травяного покрова и древостоя, выделили ещё несколько экотонных зон. Часть луга, которая испытывает наибольшее влияние лесного сообщества, находясь в полосе его тени, рассматривали как «предопушечную» зону. За ней следует опушечная зона. По высоте и сомкнутости древесных растений с учётом различий в составе и сложении древесного яруса и травостоя её подразделили на «наружную» и «внутреннюю» опушку (рисунок).

При описании зон учитывали следующие параметры биогеоценозов:

**Древостой.** Отмечали видовой состав, сомкнутость полога, максимальные и минимальные значения высоты и диаметра стволов деревьев. Для определения возраста насаждения отбирали керны (по одному для каждой из главенствующих древесных пород). При этом выбирали наиболее крупные по диаметру, без грибковых поражений деревья.

**Подрост и подлесок.** Фиксировали сомкнутость крон, видовой состав и среднюю высоту у деревьев и кустарников.

Наиболее детально изучали травяной и травяно-кустарничковый покров. Для выявления видowego состава, определения общего проективного покрытия (ОПП) и проективного покрытия (ПП) отдельных видов использовали метод мелких учётных площадок. Внутри каждой из зон параллельно друг другу закладывали линейные трансекты длиной по 50 м, каждая из которых представляла собой серию мелких площадок размером 0,1 м<sup>2</sup>. С учётом трудоёмкости метода на трансекте описывали одну площадку через три пропущенных. В итоге в каждой из зон получены фактические данные с одинакового числа площадок, равного 39. Для фиксирования учётной площадки использовали складную рамку с разборной сеткой, образуемой двумя спицами [2]. На мелких площадках отмечали также высоту растений и фенофазу. В каждой зоне учитывали продуктивность надземной биомассы нижних ярусов. Для этого срезали укосы с площадок 0,1 м<sup>2</sup> в трёхкратной повторности. Пробы разбирали по видам, высушивали, взвешивали и рассчитывали средние значения показателей. На основании данных о проективном покрытии и встреча-

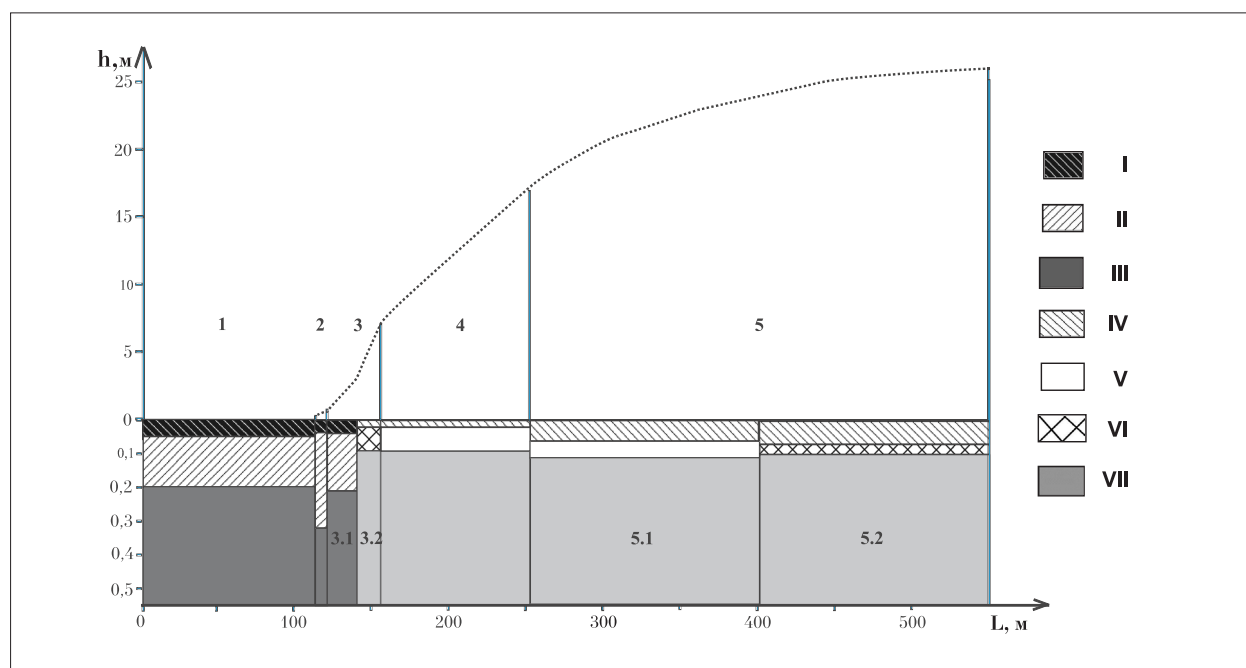


Рис. Схема модельного профиля «Луг – спелое лесное сообщество»

Условные обозначения. По вертикали (ось h) – высота и глубина, по горизонтали (ось L) – длина зон профиля. Почвенные горизонты: I – Ад (дернина), II – АдА<sub>1</sub> (аккумулятивно-гумусовый), III – АВ (переходный между аккумулятивно-гумусовым и иллювиальным), IV – А<sub>0</sub> (лесная подстилка), V – А<sub>1</sub> (аккумулятивно-гумусовый), VI – А<sub>0</sub>А<sub>1</sub> (лесная подстилка с содержанием аккумулятивного гумуса), VII – В (иллювиальный горизонт).

Примечание: 1 – луговая зона, 2 – «предопушечная» зона, 3 – опушка (3.1 – «наружная» опушка, 3.2 – «внутренняя» опушка), 4 – молодой березняк, 5 – спелый елово-берёзовый лес (5.1 – парцелла берёзы, 5.2 – парцелла ели).

Таблица 1

Таксационные показатели насаждений в фитоценозах различных зон модельного профиля

Зона	Таксационный показатель								
	Сомкнутость крон	Вид	Доля по составу (единицы по составу)	Высота стволов, м		Диаметр стволов, см		Возраст (лет)	
				min	max	min	max	min	max
1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	< 0,1	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	10	0,2	0,4	0,4	0,6	1	3
3.1	до 0,1	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	10	0,5	3	0,5	1,3	2	5
3.2	0,4	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	4	3,5	6	1	4	9	10
		<i>Betula pendula Roth</i>	6	3	5	1	3	6	7
		<i>Picea x fennica (Regel) Kom.</i>	+	0,3	0,5	1	1,5	3	4
		<i>Populus tremula L.</i>	+	0,8	1,5	1	1,2	3	4
4	0,7 – 0,8	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	6	13	17	9	12	30	32
		<i>Betula pendula Roth</i>	2	10	15	7	10	28	30
		<i>Picea x fennica (Regel) Kom.</i>	2	10	12	8	9	36	38
5	0,8	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	5	20	26	25	30	58	60
		<i>Betula pendula Roth</i>	2	18	23	20	25	50	55
		<i>Picea x fennica (Regel) Kom.</i>	3	20	25	25	28	80	90

Примечание: здесь и далее (–) – вид отсутствует. Здесь и в таблицах 2-8 зоны: 1 – луговая зона, 2 – «предопушечная» зона, 3 – опушка (3.1 – «наружная» опушка, 3.2 – «внутренняя» опушка), 4 – молодой березняк, 5 – спелый елово-берёзовый лес (5.1 – парцелла берёзы, 5.2 – парцелла ели).

емости видов на мелких учётных площадках выполнили расчёт показателя коэффициента участия (КУ), отражающего их ценотическую роль в сообществе [2].

**Моховой покров.** На мелких площадках регистрировали видовой состав.

**Почва.** В каждой из зон сделаны почвенные прикопки на глубину 20–50 см, описана морфология выделенных верхних горизонтов. Из каждого горизонта отобрали образцы для анализа.

Для оценки важнейших экологических параметров в различных зонах модельного

профиля были использованы экологические шкалы. Влажность и общее богатство почв оценивали в шкалах Л.Г. Раменского [3], режим освещённости, кислотность почв – в шкалах Д.Н. Цыганова [4].

### Результаты и обсуждение

Как уже было отмечено, на исследованном профиле визуально выделяется несколько закономерно сменяющих друг друга зон. Детальная характеристика их растительности приведена в таблицах 1 – 3.

Исходя из предположения о том, что древесные растения поселяются на лугу постепенно, а также зная ширину зон и размах возраста деревьев в их пределах, можно вычислить скорость зарастания (экспансии). Расчёты показали, что наибольшая скорость экспансии (0,4 м/год) характерна для зоны «наружной» опушки, наименьшая – 0,07 м/год, отмечена в зоне молодого березняка (рисунок). Вертикальный профиль, построенный по высоте деревьев, имеет ступенчатый характер с возрастными разрывами в 6–30 лет. Эти данные свидетельствуют о том, что на модельном участке, начиная с периода Второй мировой войны, происходило постепенное сокращение площади сельскохозяйственных угодий. Сразу после полного забрасывания пашни 10 лет назад начались процессы формирования сообщества травянистых

Таблица 2  
Характеристика подлеска фитоценозов различных зон модельного профиля

Зона	Сомкнутость крон	Видовой состав подлеска	Высота (м)	
			min	max
1	–	–	–	–
2	< 0,1	<i>Salix phylicifolia L.</i>	0,2	0,8
3.1	до 0,2	<i>Salix phylicifolia L.</i> , <i>Salix starkeana Willd.</i> , <i>Salix cinerea L.</i>	0,2	1,2
3.2	0,2 - 0,3	<i>Salix phylicifolia L.</i> , <i>Salix starkeana Willd.</i> , <i>Salix cinerea L.</i>	0,3	1,4
4	до 0,1	<i>Sorbus aucuparia L.</i> , <i>Rubus idaeus L.</i> , <i>Juniperus communis L.</i>	0,3	1,6
5	0,1-0,2	<i>Sorbus aucuparia L.</i> , <i>Ribes nigrum L.</i> , <i>Rubus idaeus L.</i> , <i>Rosa acicularis Lindl.</i> , <i>Frangula alnus Mill.</i>	0,3	4

Таблица 3

Значение коэффициентов участия травяно-кустарничкового покрова в сообществах модельного профиля (по данным наблюдений 2005 г.)

Вид	Зона				
	1	2	3	4	5
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	76,5	61,0	47,6	35,0	4,2
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	27,9	9,1	24,9	10,2	5,6
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	4,6	5,3	14,6	22,0	27,1
<i>Stellaria graminea</i> L.	4,7	–	–	–	–
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	3,0	–	–	–	–
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	1,3	–	–	–	–
<i>Trifolium pratense</i> L.	1,0	–	–	–	–
<i>Rumex acetosella</i> L.	0,6	–	–	–	–
<i>Plantago lanceolata</i> L.	0,2	–	–	–	–
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	0,2	–	–	–	–
<i>Rumex confertus</i> Willd.	0,03	–	–	–	–
<i>Alchemilla conglobata</i> Lindb.	2,7	3,4	–	–	–
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	5,5	2,7	–	–	–
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	15,8	2,1	–	–	–
<i>Galium mollugo</i> L.	7,1	1,2	–	–	–
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	1,0	3,7	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0,9	1,6	–	–	–
<i>Euphrasia fennica</i> Kihlm.	–	0,4	0,3	–	–
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	–	0,6	0,2	–	–
<i>Juncus filiformis</i> L.	–	–	4,2	–	–
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	–	–	3,8	–	–
<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz.	–	–	3,5	–	–
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	–	–	3,5	–	–
<i>Melampyrum pratense</i> L.	–	–	0,3	–	–
<i>Rhinanthus minor</i> L.	1,8	0,7	0,3	–	–
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch. Bip.	5,8	1,9	0,2	–	–
<i>Centaurea phrygia</i> L.	4,0	0,5	0,1	–	–
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	0,8	0,6	0,1	–	–
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	23,4	1,0	–	0,9	2,6
<i>Campanula patula</i> L.	2,4	0,4	–	0,9	–
<i>Pilosella onegensis</i> Norrl.	–	1,6	–	0,8	–
<i>Carex pallescens</i> L.	6,3	12,1	0,2	4,8	–
<i>Achillea millefolium</i> L.	31,1	33,7	9,1	–	–
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	9,9	16,0	4,1	–	–
<i>Phleum pratense</i> L.	10,8	13,6	3,2	–	–
<i>Prunella vulgaris</i> L.	31,6	21,3	2,0	–	–
<i>Ranunculus acris</i> L.	7,1	34,5	1,2	–	–
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C.Presl.	1,3	28,1	1,1	–	–
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	22,7	25,3	1,1	–	–
<i>Vicia cracca</i> L.	1,8	–	6,2	–	–

Вид	Зона				
	1	2	3	4	5
<i>Carex leporina</i> L.	0,4	0,6	4,1	–	–
<i>Rumex acetosa</i> L.	–	0,6	–	1,5	–
<i>Galium uliginosum</i> L.	–	–	0,4	2,7	4,9
<i>Angelica sylvestris</i> L.	–	–	0,2	0,3	1,5
<i>Ajuga reptans</i> L.	–	–	–	17,4	13,5
<i>Oxalis acetosella</i> L.	–	–	–	14,1	9,9
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	–	–	–	10,0	4,0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	–	–	–	4,0	2,4
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs	–	–	–	3,0	1,5
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	–	–	–	1,8	1,0
<i>Hieracium subpellucidum</i> Norrl.	–	–	–	1,2	0,7
<i>Veronica officinalis</i> L.	–	–	–	11,0	10,7
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	–	9,8	9,9
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt	–	–	–	7,8	30,9
<i>Trientalis europaea</i> L.	–	–	–	10,5	26,0
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	–	–	–	3,8	25,7
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	–	–	0,5	22,3
<i>Stellaria holostea</i> L.	–	–	–	10,8	11,8
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	–	–	–	2,8	10,3
<i>Melica nutans</i> L.	–	–	–	1,8	2,1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	–	–	–	0,2	0,4
<i>Viola canina</i> L.	–	–	–	6,2	–
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	–	–	–	4,2	–
<i>Solidago virgaurea</i> L.	–	–	–	2,7	–
<i>Trollius europaeus</i> L.	–	–	–	1,1	–
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	–	–	–	0,6	–
<i>Paris quadrifolia</i> L.	–	–	–	0,6	–
<i>Asarum europaeum</i> L.	–	–	–	–	11,3
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	–	–	–	–	1,5
<i>Linnaea borealis</i> L.	–	–	–	–	5,1
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	–	–	–	–	0,1
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	–	–	–	–	1,6
<i>Mentha arvensis</i> L.	–	–	–	–	0,03
<i>Myosotis cespitosa</i> K.F.Schultz	–	–	–	–	0,2
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	–	–	–	–	0,04
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	–	–	–	–	0,8
<i>Pyrola minor</i> L.	–	–	–	–	0,3
<i>Ranunculus repens</i> L.	–	–	–	–	2,7
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	–	–	–	–	4,3

Примечание: значения КУ умножены на 100

**Таблица 4**  
Расчетные баллы экологических факторов для зон модельного профиля

Экологический фактор	Зона				
	1	2	3	4	5
Увлажнение	65	67	72	71	75
Общее богатство и засоленность	11	10	10	8	8
Освещенность	3	3	3	4	5
Кислотность	7	6	6	6	6

растений и экспансии деревьев и кустарников. В связи с отсутствием регулярного выкашивания в настоящее время продолжается активное зарастание луга древесными растениями.

Оценка важнейших экологических параметров, выполненная нами с использованием экологических шкал, свидетельствует о том, что в разных зонах модельного профиля, заложенного в однородном экотопе, они не остаются неизменными (табл. 4). Это обусловлено разной средообразующей способностью растений. Наиболее стабильным оказался фактор кислотности почв. Эти косвенные данные подтверждают результаты анализа образцов почв (табл. 5). Почвы как лесных, так и лугового сообществ кислые, однако в первых подкисление выражено в большей степени. Мало меняется вдоль профиля показатель увлажнения почв. Несмотря на то, что прослеживается тенденция к некоторому увеличению значений этого параметра в направлении от луга к спелому лесному сообществу, рассчитанные значения лежат в группе ступеней, характеризующих влажно-луговой режим увлажнения. Более выражены градиенты изменения освещенности и общего богатства почв. Уменьшение освещенности проявляется в лесных сообществах и становится более выраженным с возрастом насаждения. Снижение общего богатства почв происходит от луга к «предопушечной» и опушечной зонам, а далее к лесным сообществам (табл. 4).

Изменение экологических условий приводит к смене соотношения жизненных форм растений. По численности во всех зонах преобладают травы, однако в лесных сообществах закономерно возрастает доля древесных растений. Среди трав во всех фитоценозах преобладают длинно- и короткокорневищные. При этом по мере удаления от луга снижается участие рыхлокустовых и увеличивается доля куртинообразующих травянистых многолетников (табл. 6).

Однонаправленно с изменением экологического режима меняется и соотношение

экологических групп видов. На участке луг – опушечная зона наиболее заметно участие в формировании растительных сообществ светолюбивых растений, входящих в состав кустарниковой, разреженнолесной и полевой свит (табл. 7). В лесных сообществах преобладают виды, приспособленные к обитанию в условиях затенения (представители светолесной, густосветлосесной и тенисто-лесной свит). От луга к молодому березняку снижается доля видов, требовательных к общему богатству почв, – эутрофов и эумезотрофов. В спелом лесном сообществе уменьшается и доля видов-мезотрофов, характерных для небогатых почв. Здесь же отмечается максимальное участие растений-олигомезотрофов, которые способны произрастать на бедных почвах (табл. 7). Эти тенденции отражают градиент содержания в верхних горизонтах почв под растительными сообществами разных зон элементов-биогенов (табл. 5). В литературе [5] имеются данные о том, что рассчитанные с использованием экологических шкал показатели общего богатства и кислотности почв коррелируют друг с другом. Результаты, полученные нами, подтверждают справедливость этого утверждения. Почвы луговой, «предопушечной» и опушечной зон, характеризующиеся наибольшим общим богатством, оказались несколько менее кислыми, поэтому доля видов-ацидофилов в растительных сообществах этой части профиля ниже, чем в лесных сообществах (табл. 7). Как было показано выше, согласно данным, полученным в экологических шкалах, режим увлажнения вдоль модельного профиля меняется незначительно. Соотношение экологических групп, выделяемых по фактору влажности, также варьирует мало (табл. 7). Абсолютно преобладают мезофиты.

Важнейший параметр, характеризующий любое биотическое сообщество и биогеоценоз, – его биологическое разнообразие. Всего в пределах исследованного профиля зарегистрировано 82 вида травянистых растений, 3 – кустарничков, 1 – полукустарничков, 10 – кустарников, 4 – деревьев, 7 – мхов. Анализ изменения уровня видового богатства показывает, что оно возрастает в направлении от луга к лесу за счет увеличения разнообразия жизненных форм. При этом наблюдается снижение средней видовой насыщенности с 12 до 9 видов на 0,1 м<sup>2</sup> (табл. 8). Вдоль профиля меняются значения показателя общего проективного покрытия (ОПП). От луга к «внутренней»



Таблица 5

Агрохимическая характеристика почв различных зон профиля

Зона	Горизонт	Глубина залегания (см)	pH (водн.)	Химические показатели					(С общ.), %	(N общ.), %
				P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (обм.), мг/кг	K <sub>2</sub> O (обм.), мг/кг	Ca (обм.), моль/100г почвы	Mg (обм.), моль/100г почвы			
1	Ад	0-6	5,2	28,1±5,61	147,7±14,76	2,6±0,23	0,7±0,07	2,6±0,41	0,2±0,07	
	АдА	6-16	5,4	10,9±2,18	74,8±11,22	1,5±0,14	0,3±0,04	0,7±0,18	0,1±0,03	
	АВ	16-50	5,1	5,5±1,11	68,7±10,31	1,7±0,16	0,6±0,06	0,4±0,11	0,04±0,01	
2	Ад	0-5	4,9	47,4±7,11	176,2±17,62	2,7±0,24	0,9±0,09	3,9±0,64	0,3±0,14	
	АдА	5-32	5,1	12,1±2,43	51,2±7,68	1,2±0,12	0,4±0,04	1±0,25	0,1±0,03	
	АВ	32-50	5,2	8,9±1,76	49,2±7,38	1,1±0,13	0,4±0,04	0,4±0,09	0,1±0,02	
3.1	Ад	0-4	5,1	38,5±5,77	170,6±17,05	3,7±0,34	0,8±0,08	4,1±0,6	0,3±0,09	
	АдА	4-21	5,1	10,4±2,08	45,05±6,76	0,9±0,15	0,2±0,02	0,9±0,22	0,1±0,03	
	АВ	21-40	5,1	12,5±2,54	37,3±5,60	1,2±0,11	0,4±0,04	0,2±0,06	0,04±0,01	
3.2	А <sub>0</sub>	0-2	6,2	237±35,55	301±30,32	10,8±0,54	2,8±0,28	4,5±0,73	0,3±0,12	
		2-3	5,4	60±9	116±17,41	3,6±0,18	1,1±0,11	1,7±0,25	0,1±0,04	
	А <sub>0</sub> А <sub>1</sub>	3-9	5,2	20,5±4,12	83,8±12,57	1,4±0,08	0,6±0,06	0,7±0,18	0,1±0,02	
4	В	9-30	5,1	14,4±2,88	55,1±8,27	1,4±0,72	0,5±0,08	0,7±0,17	0,1±0,02	
	А <sub>0</sub>	0-2	5,9	257±38,55	290±29	10,5±0,53	2,8±0,28	4,9±0,7	0,3±0,09	
	А <sub>1</sub>	2-9	5,8	233±34,95	244±24,42	8,9±0,44	2,6±0,26	3,9±0,6	0,3±0,09	
		9-16	5,2	40,1±6,02	78,8±11,82	2,4±0,12	0,8±0,08	1,3±0,19	0,1±0,03	
	В	16-25	5,3	42,5±6,38	45,9±6,89	1,3±0,07	0,5±0,08	0,7±0,18	0,1±0,02	
5.1	А <sub>0</sub>	0-6	5,2	291±43,65	1104±110,42	30,3±1,52	6,4±0,6	30±3	1,4±0,22	
	А <sub>1</sub>	6-11	4,1	203,1±30,45	58,9±8,84	0,8±0,04	0,4±0,06	1,6±0,24	0,1±0,04	
	В	11-30	4,6	72,7±10,9	34,8±5,22	0,6±0,03	0,2±0,04	1,04±0,16	0,9±0,03	
5.2	А <sub>0</sub>	0-7	4,5	486±72,9	1310±131	20,5±1,03	4,6±0,46	37±4	1,5±0,23	
	А <sub>0</sub> А <sub>1</sub>	7-10	4,3	241±36,15	490±49	6,003±0,3	2,2±0,22	15,9±1,62	0,7±0,11	
	В	10-15	4,1	116,4±17,46	83,3±12,50	0,8±0,04	0,3±0,05	1,6±0,24	0,1±0,03	
		15-50	4,6	205,3±30,75	38±5,74	0,6±0,03	0,2±0,04	0,9±0,24	0,1±0,04	

Примечание: рН водной вытяжки (потенциометрический метод), содержание обменных оснований (фосфора и калия по методу Курсанова в модификации ЦИНАО; кальция и магния методом ЦИНАО), общего углерода и азота (метод газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O)).

опушке они снижаются с 95–98 до 20%. Такое закономерное уменьшение густоты травяного покрова, скорее всего, вызвано изменением режима освещённости. Ранее показано [6], что в случаях, когда кроны деревьев, формирующих «внутреннюю» опушку, имеют высокую сомкнутость, а боковая подсветка экранируется за счёт развитой «наружной» опушки, количество света, проникающего под полог древостоя, минимально. В зоне молодого березняка в результате изреживания древесного яруса световой режим становится более благопри-

ятным и ОПП вновь возрастает до 50–90%. В спелом елово-берёзовом лесу травяно-кустарничковый ярус обычно достаточно развит, его покрытие составляет 60–80%. Однако в центральной части «ядра» древостоя на участках, где развиты парцеллы *Picea x fennica* или густой подлесок из *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*, *Ribes nigrum*, *Rubus idaeus*, *Frangula alnus*, *Rosa acicularis* происходит уменьшение величин рассматриваемого показателя.

Определение степени сходства видового состава сообществ, выполненное с ис-

**Таблица 6**  
Соотношение жизненных форм в фитоценозах различных зон

Жизненная форма	Зона				
	1	2	3	4	5
Древесные растения,	–	2	7	8	13
в т.ч.: деревья	–	1	4	4	4
кустарники	–	1	3	3	5
полукустарнички	–	–	–	1	3
Травы,	33	28	32	33	31
в т.ч.: короткокорневищные	9	8	9	8	5
длиннокорневищные	7	6	5	8	9
рыхлокустовые	4	5	8	2	2
плотнокустовые	2	2	3	1	2
стержнекорневые	4	3	3	–	1
каудексовые	2	–	–	–	–
кистеконовые	2	2	1	5	1
наземноползучие	2	1	2	2	3
корнеотпрысковые	1	–	–	1	1
куртинообразующие	–	–	–	–	1
столонные	–	1	1	6	6
Мхи	1	1	3	3	3

пользованием коэффициента Сьёренсена-Чекановского [7, 8], показывает, что луг и лесные фитоценозы имеют весьма значительные различия этого параметра (табл. 9). Высокой общностью видового состава отличаются две группы сообществ. Одна из них включает луг, фитоценозы «предопушечной» и опушечной зон, вторая – молодой березняк и спелый елово-берёзовый лес. Таким образом, эдификаторная роль древесных растений в полной мере проявляется уже в молодых лиственных насаждениях, достигающих 30-летнего возраста. Ранее эта особенность уже была отмечена другими исследователями [9].

Существенные изменения в процессе сукцессии претерпевает ценоценоз отдельных видов. Проследим это на данных, полученных при обследовании фитоценозов модельного профиля в 2005 г. Наиболее широкую экологическую амплиту-

**Таблица 7**  
Соотношение экологических групп в различных зонах модельного профиля

Экологическая группа / свита	Зона									
	1		2		3		4		5	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Фактор освещенности</i>										
Густосветло-лесная	–	–	–	–	1	3	8	24	10	26
Кустарниковая	20	61	18	60	14	47	6	18	5	13
Полянная (субсветовая)	2	6	1	3	1	3	–	–	1	3
Разреженнолесная	9	27	7	30	7	37	11	29	10	26
Светло-лесная	2	6	2	7	3	10	9	26	10	26
Тенисто-лесная	–	–	–	–	–	–	1	3	2	5
<i>Фактор общего богатства и засоленности почв</i>										
Мезотрофы	13	39	13	47	14	50	23	68	20	53
Олигомезотрофы	–	–	–	–	1	7	5	15	8	21
Эумезотрофы	14	42	11	40	9	33	6	15	7	18
Эутрофы	6	18	4	13	2	10	1	3	3	8
<i>Фактор кислотности почв</i>										
Мезоацидофильная 1-я	2	6	2	7	2	7	3	9	2	5
Мезоацидофильная 2-я	4	12	5	23	5	28	10	29	11	29
Нейтрофильная	–	–	–	–	–	–	1	3	2	5
Перацидофильная 1-я	1	3	–	–	–	–	–	–	–	–
Перацидофильная 2-я	4	12	4	13	4	14	10	29	14	37
Субалкалофильная 2-я	1	3	1	3	1	3	1	3	–	–
Субацидофильная 1-я	15	45	12	40	12	41	5	15	7	18
Субацидофильная 2-я	6	18	4	13	2	7	5	12	2	5
<i>Фактор увлажнения почв</i>										
Гигромезофит	1	3	1	7	5	27	3	9	7	18
Ксеромезофит	–	–	–	–	–	–	1	3	1	3
Мезоксерофит	9	27	5	17	2	7	2	6	5	13
Мезофит	23	70	22	77	19	67	29	82	25	66

Примечание: А - число видов, Б - доля, в %.

Характеристика нижних ярусов фитоценозов различных зон

Параметр	Зона				
	1	2	3	4	5
Общая биомасса (средняя сухая масса с ошибкой, г/м <sup>2</sup> ),	629±225,4	316±68,6	250±101,7	201±42,3	329±47,3
в т.ч.: 1. мертвая часть (ветошь + опад в лесу)	57±18,6	53±14,5	23±19,0	99±29,6	174±9,1
2. живая часть:					
2.1. сосудистые растения					
2.1.1. травы	572±206,8	262±53,3	223±79,1	87±11,4	48±1,6
2.1.2. кустарники, кустарнички	0	0	0	9±0,1	73±24,2
2.2. мхи	0	2±0,8	5±3,6	6±1,3	34±12,5
Видовое богатство	34	31	42	43	47
Видовая насыщенность (0,1 м <sup>2</sup> )	12	11	10	10	9
Общее проективное покрытие, %	95-98	90-95	(«наружная» ) 80-95, («внутренняя» ) 20-30	50-90	60-80

ду имели 3 вида трав (*Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Veronica chamaedrys*), зарегистрированные во всех зонах. Максимальные значения коэффициента участия на большей части профиля (до зоны спелого елово-берёзового леса) отмечены для *Agrostis tenuis* (табл. 3). При этом на лугу, в «предопушечной» и опушечной зонах полевика тонкая выполняла роль доминанта, а в лесных сообществах хотя и встречалась, но уступала лидирующие позиции другим видам.

Сходную тенденцию уменьшения ценотической значимости в лесных фитоценозах вплоть до полного исчезновения из состава травяно-кустарничкового яруса демонстрировали и такие наиболее постоянные и обильные на лугу травы, как *Prunella vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Hypericum maculatum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*. Ряд видов: *Stellaria graminea*, *Pimpinella saxifraga*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense* и др. (всего 8) произрастали исключительно на лугу. В «предопушечной» зоне, представляющей собой экотон, не только появились кусты ивы и деревца берёзы, но и увеличились значения КУ таких видов трав, как *Ranunculus acris*, *Amoria hybrida*, *Anthoxanthum odoratum*, *Leontodon autumnalis*, *Carex pallescens*. Полоса, располагающаяся в «тени» леса, небольшая по ширине. Возможно, этим обусловлено отсутствие здесь специфических видов. В то же время переходный характер растительности этой зоны подчеркивают

виды, зарегистрированные только здесь и на лугу (*Festuca pratensis*, *Alchemilla conglobata*, *Leucanthemum vulgare*, *Galium mollugo* и др.), а также в «предопушечной» полосе и на опушке леса (*Euphrasia fennica*, *Luzula multiflora*).

Экотонный эффект прослеживался и в опушечной зоне, где увеличилось разнообразие деревьев и кустарников, присутствовали специфические травянистые растения (*Juncus filiformis*, *Carex nigra*, *Alchemilla acutiloba*, *Scirpus sylvaticus*, *Melampyrum pratense*). При сохраняющемся доминировании *Agrostis tenuis* заметную ценотическую роль играли *Deschampsia cespitosa*, *Vicia cracca*, *Veronica chamaedrys*, которые, согласно имеющимся в литературе сведениям [10, 11], достаточно хорошо развиваются под пологом лиственных деревьев. Одновременно снизились постоянство и обилие типичных представителей лугов: *Centaurea phrygia*, *Omalotheca sylvatica*, *Cerastium holosteoides*, *Rhinanthus minor*. В лесных сообществах количественное разнообразие травянистых растений практически не изменилось, однако позиции многих светолюбивых видов, в том числе *Agrostis tenuis*, ослабели, часть из них выпала из состава травяно-кустарничкового яруса. Их место заняли опушечно-полянны (*Fragaria vesca*, *Melampyrum sylvaticum*, *Solidago virgaurea*) и теневыносливые растения, типичные [16] для широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (*Ajuga reptans*, *Stellaria holostea*, *Melica nutans*, *Asarum europaeum*), а также сооб-



Матрица значений коэффициентов сходства Сьёренсена-Чекановского для фитоценозов зон модельного профиля

Зона	«Предопушечная»	Опушечная	Молодой березняк	Спелый елово-березовый лес
Луговая	0,8	0,5	0,2	0,1
«Предопушечная»	–	0,6	0,3	0,1
Опушечная	–	–	0,2	0,2
Молодой березняк	–	–	–	0,7

ществ темнохвойной тайги (*Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). В последующие два года наблюдений выявленные тенденции не изменились.

Вдоль профиля луг – лесное сообщество меняются видовой состав, разнообразие и мощность мохового покрова. На лугу изредка встречается *Rhytidiadelphus triquertus* (Hedw.) Warnst., в «предопушечной» зоне появляется *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. Мощность мохового покрова в этих зонах невелика и составляет около 2–3 см. В зоне опушки зарегистрированы *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, в молодом березняке и спелом елово-берёзовом лесу – *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt., *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr., *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. Мощность мохового покрова здесь увеличивается до 8 см.

Изменение видового состава и ценогической роли видов травяно-кустарничкового и мохового покрова тесно связано с параметрами биомассы надземной части этих ярусов растительных сообществ. Данные укосов (табл. 8) свидетельствуют, что общая биомасса вдоль профиля снижается в два и более (до пяти) раз. При этом в лесных сообществах значительно выше, чем на лугу и в опушечной зоне доля мёртвого органического вещества. Это связано с тем, что в лесных сообществах на поверхность почвы поступают не только отмершие части трав и кустарничков, но и опад кустарников и деревьев. Одновременно снижается доля живой биомассы травянистых растений и возрастает биомасса кустарничков и мхов.

Изменение вдоль модельного профиля луг – лесное сообщество экологических условий, продуктивности нижних ярусов сообществ, качества опада обуславливают трансформацию второй важнейшей составляющей биогеоценозов – почв. Этот процесс прослеживает-

ся в морфологическом строении почвенных профилей (рис. 1) и подтверждается результатами химического анализа почвенных образцов (табл. 5).

По мере зарастания пахотных угодий, формирования луговой экосистемы и её постепенной смены лесными экосистемами происходит преобразование органогенного слоя почвы, вследствие способности травянистых и древесных растений к преобразованию условий местообитания. На начальном этапе сукцессии окультуренный пахотный слой почвенного профиля преобразуется в дерновую луговую почву. Отличительная особенность почвы лугового сообщества – наличие хорошо дифференцированного дернового горизонта, в котором сосредоточена наибольшая часть корневых систем растений. Анализ морфологии почвенных профилей других зон показывает, что при зарастании луга лиственными деревьями происходит постепенное затухание дернового процесса. В зоне «внутренней» опушки, где сомкнутость крон молодых деревьев значительная (табл. 1), дерновый горизонт в почвенном профиле выражен очень слабо. Под тонким слоем лесной подстилки формируется переходный горизонт  $A_0A_1$ , в верхней части которого происходит накопление элементов-биогеоценозов. В этом слое, как отмечено выше, ещё прослеживаются остаточные признаки дернового горизонта. В почве под пологом молодого березняка гумусово-аккумулятивный горизонт  $A_1$ , характерный для профиля почв под лиственными лесами, выражен уже отчетливо. Таким образом, под лиственными молодняками I–III классов возраста на смену дерновым луговым почвам приходят лесные неоподзоленные.

Отличительная черта почвенных профилей зрелого елово-берёзового лесного сообщества – наличие более выраженной (мощностью до 7 см) подстилки, состоящей не только из отмерших частей травянистых растений, но и мхов, а также опада листьев, хвои. Нижняя часть лесной подстилки минерализованная, довольно сильно гумусированная, легко отде-

ляется от минеральной толщи. В парцеллах берёзы верхняя часть подстилки разложилась в большей степени, чем под кронами ели, что, скорее всего, обусловлено составом нижних ярусов сообщества и характером опада. Специальными исследованиями установлено [12], что опад лиственных деревьев разлагается в течение более короткого периода времени, чем хвоя ели. Под подстилкой в парцеллах берёзы VI класса возраста сохраняется горизонт  $A_1$ , но он слабее гумусирован и содержит меньшие количества основных биогенных элементов, чем в молодом березняке III класса возраста. Мощность этого горизонта в среднем составляет 5 см. В парцеллах ели морфологическое строение органогенного слоя сходно с рассмотренным выше для почвы парцеллы берёзы. При этом четко выраженный горизонт  $A_1$  в почвенном профиле не обособлен.

Химический анализ образцов почвы показал, что органогенные горизонты почвенных профилей при продвижении в направлении от луга к лесным сообществам демонстрируют тенденцию к подкислению. Ещё одной особенностью почв на отрезке модельного профиля «наружная опушка» – спелый берёзово-еловый лес является аккумуляция большей части элементов-биогенов в грубогумусовом слое (горизонты  $A_0, A_0A_1$ ). В дерновых луговых почвах распределение элементов-биогенов по почвенному профилю более равномерное. Черты подзолообразовательного процесса, типичного для почв коренных таежных лесов, в спелом елово-берёзовом лесу не прослеживаются даже в парцеллах ели. Формирование подзолистого горизонта при восстановительной сукцессии будет происходить значительно позже, после того как в лесной экосистеме произойдут количественные изменения в структуре растительного сообщества, накоплении отмершего растительного материала определенного качества и преобразовании биологического круговорота органического вещества.

Таким образом, вдоль модельного профиля, отражающего разные стадии сукцессии при формировании лесного сообщества на месте луга, происходит изменение структуры и состава растительных сообществ (ярусного строения, видового богатства и насыщенности, соотношения жизненных форм и экологических групп видов, общего проективного покрытия и биомассы надземной части, ценотической роли отдельных видов в нижних ярусах сообществ), строения и химического состава верхних (органогенных) горизонтов почв. Основные компоненты биогеоценоза – фитоценоз и

почва приобретают строение, типичное для лесного сообщества, к моменту достижения древостоем возраста 30 лет. При этом изменения в почвенном покрове происходят медленнее, чем в растительности. Это подтверждают данные, полученные другими исследователями [12].

*Авторы благодарят сотрудников аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН за помощь при проведении химических анализов почвенных образцов. Авторы признательны д.б.н. И.Б. Арчеговой за консультации при интерпретации описаний морфологического строения почвенных профилей и результатов химического анализа почвенных образцов.*

### Литература

1. Почвы и земельные ресурсы // О состоянии окружающей природной среды Кировской области в 2005 г. (Региональные доклады). Киров, 2006. С. 44-59.
2. Ипатов В.С. Описание фитоценоза. СПб, 1998. 151 с.
3. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. М., 1956. 472 с.
4. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.
5. Заугольнова Л.Б., Быховец С.С., Баринов О.Г., Баринова М.А. Верификация балловых оценок местобитания по некоторым параметрам среды // Лесоведение. 1998. № 5. С. 48-58.
6. Дёгтева С.В., Ипатов В.С. Сероольшаники северо-запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.
7. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 137 с.
8. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
9. Лаптева Е. М., Дёгтева С. В., Таскаева А. А., Хабибулина Ф. М. Трансформация почв и растительности в процессе зарастания пойменных лугов таежной зоны // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Докл. V Международной конференции. Сыктывкар, 2002. С. 66-76.
10. Дёгтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.
11. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002-1014.
12. Посттехногенные экосистемы Севера. СПб., 2002. 159 с.