

УДК 574.42:[581.555.3+574.472]+57.04

ДИНАМИКА АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАЛЕЖЕЙ И ОТВАЛОВ

© 2022 г. Т. В. Жуйкова^а, *, Э. В. Мелинг^а, В. С. Безель^б

^аНижнетагильский государственный социально-педагогический институт, филиал ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет»,
Россия 622031 Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57

^бИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: hbfnt@rambler.ru

Поступила в редакцию 23.01.2022 г.

После доработки 30.01.2022 г.

Принята к публикации 31.01.2022 г.

Изучены особенности восстановления разнообразия растительных сообществ, формирующихся в разных эдафических условиях. В период 2006–2020 гг. наблюдали восстановительные сукцессии на территории Притагильской зоны Среднего Урала на 9 участках, 5 из которых представлены залежами, а 4 – зарастающими техногенными отвалами. В ходе прямых наблюдений за сообществами залежей и отвалов выявлены четыре группы фитоценозов, отражающие последовательные сукцессионные этапы: злаковые с сохранением статуса в период исследования; злаковые с последующим переходом на луговую стадию; ранние луговые и сформированные луговые. Изучена временная динамика их видового состава и альфа-разнообразия. Установлены различия в показателях разнообразия сообществ, связанные с сукцессионным возрастом и физико-химическими параметрами почв (агроземы и техноземы). Сообщества агроземов и техноземов отличаются по скорости изменения показателей альфа-разнообразия. На агроземах увеличение этих показателей происходит значительно быстрее, чем на техноземах. На техноземах переход между стадиями не сопровождается существенным увеличением разнообразия сообществ.

Ключевые слова: серийные сообщества, кластерный анализ, восстановительная сукцессия, альфа-разнообразие, залежи, промышленные отвалы, тяжелые металлы

DOI: 10.31857/S0367059722030131

Одна из форм антропогенных нарушений экосистем – замена зрелых природных биогеоценозов ранними сукцессионными стадиями и различными вариантами вторичных сообществ со сниженными экосистемными функциями [1]. Запас фитомассы и продуктивность в целом на ранних сукцессионных стадиях в тундровых, лесных, степных и других типах сообществ многократно меньше, чем в зрелых [2]. В связи с этим важное значение имеет изучение возможности и скорости восстановления исходных экосистем на деградированных территориях, в том числе на залежных землях и отвалах техногенного происхождения.

Исследования динамики залежей в различных регионах показали, что в ходе восстановительных сукцессий происходит увеличение альфа-разнообразия сообществ, возрастает доля многолетних видов, уменьшается доля видов сорно-рудеральной и нитрофильной свит [3–6], а также значимость R-стратегов, терофитов, анемохорных видов [7, 8]. На промышленных отвалах за счет улучшения экологических условий сукцессион-

ные процессы ведут к увеличению видового богатства, возрастанию продуктивности сообществ, усложнению видовой структуры и повышению биоразнообразия [9, 10]. Однако долгосрочная сукцессионная траектория экологических сообществ на сильно деградированных землях остается малоизученной [11].

Цель настоящей работы – на основе длительных наблюдений за ходом восстановительной сукцессии описать и классифицировать травяные серийные сообщества на залежах и отвалах Притагильской зоны Среднего Урала и оценить восстановление их разнообразия. Мы предполагали, что в зависимости от эдафических условий формируются различные по видовому составу и сукцессионному статусу серийные сообщества с разным уровнем альфа-разнообразия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на территории Притагильской зоны Среднего Урала (г. Нижний Тагил Свердловской области, 58° с.ш., 60° в.д.), для

Таблица 1. Периоды наблюдений за сообществами

Год наблюдения	Участок/Z, отн. ед.								
	агроземы					техноземы			
	A1/1.53	A2/1.44	A3/3.22	A4/3.33	A5/1.88	T1/16.23	T2/5.17	T3/26.69	T4/6.14
2006	–	–	–	–	+	–	–	+	–
2007	–	–	–	–	+	–	+	+	+
2008	–	–	–	–	+	–	+	+	+
2009	–	–	+	+	–	–	–	–	–
2010	+	–	+	+	+	+	+	+	+
2011	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2012	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2013	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2014	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2015	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2016	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2017	+	+	+	+	+	+	–	+	+
2018	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2019	+	+	+	+	+	+	–	+	+
2020	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. “+” – выполнены описания сообществ, “–” – нет наблюдений.

которой характерна техногенная трансформация природных комплексов как результат деятельности горно-добывающей и металлургической промышленности. На отвалах техногенного происхождения формируются почвы с измененными физико-химическими параметрами и повышенным депонированием в них тяжелых металлов (техноземы). Бывшие сельхозугодья представлены залежными землями, выведенными из-под пашни 12–30 лет назад (агроземы).

Химический состав почв изучали в соответствии с аттестованными методами анализа в лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург). Анализировали содержание (мкг/г): Cd^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Fe^{3+} . Меру техногенной трансформации участков определяли по суммарному показателю токсической нагрузки:

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{C_i}{C_{\phi}}$$

где C_i/C_{ϕ} – отношение концентраций элемента на исследуемом участке к фоновому значению, n – число химических элементов. При расчете Z на техногенно трансформированных территориях учитывали элементы, превышающие региональный фоновый уровень. Ежегодные наблюдения за травяными фитоценозами на агроземах (А) и техноземах (Т) выполнены с 2006 г. по 2020 г. (табл. 1).

Характеристика участков. В данной работе порядковый номер участка агроземов отражает увеличение возраста залежи и соответственно фитоценоза:

A1 – залежь с 2008 г. после прекращения использования поля под посевы овса; в настоящее время территория в хозяйственных целях не используется;

A2 – залежь с 1998 г. после прекращения посадки картофеля; в настоящее время используется как сенокос;

A3 – залежь с 1994 г. после прекращения использования пашни; кошений в период исследования не зафиксировано;

A4 – залежь с 1993 г. после прекращения посадки картофеля; участок эпизодически используется как сенокос;

A5 – залежь с 1990 г.; до 2012 г. наблюдали эпизодические кошения, позднее в сельскохозяйственных целях не использовалась.

Участки техноземов расположены на промышленных отвалах, возраст которых более 50 лет. Здесь формируются молодые почвы по буроземному и литоземному типам на техногенной почвообразующей породе, богатой обменными основаниями и элементами питания растений [12]. Порядковый номер участков соответствует увеличению времени с момента отсыпки территории отвала:

T1 – участок расположен на небольшой средней террасе на восточном склоне Западно-Рев-

динского отвала Высокогорского горно-обогатительного комбината;

T2 – участок в верхней части промышленного отвала цеха по переработке техногенных отходов Нижнетагильского металлургического комбината (ЕВРАЗ НТМК);

T3 – участок на нижней террасе восточного склона Западно-Ревдинского отвала Высокогорского горно-обогатительного комбината;

T4 – участок в верхней части отвала медно-рудных шахт рудника им. III Интернационала; до 2014 г. участок эпизодически скашивали, позднее в сельскохозяйственных целях не использовался.

Описание видового состава и проективного покрытия видов яруса травянистых растений выполнено в период максимального развития травостоя (июль). На типичных по составу и структуре участках выявляли полный список видов (видовое богатство – ВБ). Названия видов даны по сводке С.К. Черепанова [13].

В пределах пробных площадей размером 100 м² на 20 учетных площадках (0.25 м²) определяли проективное покрытие (ПП) каждого вида и на этой основе рассчитывали суммарное проективное покрытие (СПП) [14, 15] и видовую насыщенность на 5 м² (ВН). Ежегодное описание данных показателей выполняли на постоянных площадках в пределах исследуемых сообществ. Оценка структуры разнообразия дана с использованием индексов разнообразия (H) и выравненности (J) Шеннона на основе ПП каждого вида [16].

Синтаксономический статус фитоценозов определяли как безранговые сообщества в рамках высших единиц флористической классификации – порядков и классов [17, 18].

Статистический анализ выполнен с расчетом среднего арифметического (M) и стандартного отклонения (S). Счетной единицей были значения признаков в конкретный год, повторность – год. Сравнение видовой структуры сообществ проведено методом кластерного анализа. Этот метод, как правило, используется при сравнении сообществ в целях их классификации при анализе бета-разнообразия [16, 19] и реже для исследования сукцессионных траекторий [20].

Методом линейных контрастов выполнено сравнение видовой насыщенности, индексов разнообразия и выравненности Шеннона в пределах сукцессионных групп и между ними [21]. Фактическое значение сравнивали со стандартным значением F -распределения со степенями свободы $J - 1$ и $N - J$, где J – количество выборочных средних (сообществ), участвующих в анализе, N – общее количество лет наблюдений во всех сообществах ($n_j \times J$), n_j – число наблюдений в j -й группе (среднее количество лет наблюдений в сравниваемых сообществах). Статистическую обработку

выполняли с помощью стандартных пакетов программ Microsoft Excel 2007 и Statistica v. 10.0 (StatSoft, Inc., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе прямых наблюдений за ходом восстановительной сукцессии определены сукцессионные стадии и описаны серийные сообщества. В качестве критериев для выделения стадий использованы видовой состав сообществ и их видовая структура, представленная соотношением видов по проективному покрытию. Диагностические особенности этих критериев отмечены в работах [22, 23].

При определении стадий сукцессии опирались на представление о рудеральных сообществах с преобладанием многолетних злаков *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios* как предшествующей лугам стадии восстановительной сукцессии [24] и оценивали эту стадию как злаковую. Сообщества с доминированием рыхлокустовых злаков рассматривали как луговую стадию в соответствии с представлениями В.Р. Вильямса [25].

В результате кластерного анализа видовой структуры сообществ получены два типа дендрограмм (рис. 1, 2): 1) выделяется несколько кластеров, демонстрирующих закономерное изменение во времени видовой структуры разновозрастных фитоценозов, которые соответствуют отдельным серийным сообществам; 2) не наблюдается четкого разделения структуры травяного покрова на отдельные временные кластеры. В обоих случаях различия в проективном покрытии в пределах кластера отражают разногодичные флуктуации видового разнообразия конкретного сообщества.

Результаты кластерного анализа были соотнесены с особенностями видового состава фитоценозов. Такой подход позволил выделить и охарактеризовать серийные сообщества.

Серийные сообщества агроземов. Участок А1. Кластерный анализ показал наличие двух временных кластеров – 2010–2015 гг. и 2016–2020 гг. Анализ видового состава сообществ этих двух периодов позволил выделить злаковую и луговую стадии сукцессии.

Злаковая стадия характеризуется доминированием *Elytrigia repens* и/или *Taraxacum officinale* s.l. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Elytrigia repens* [Stellarietea mediae/Molinio-Arrhenatheretea]. В качестве диагностических видов класса *Stellarietea mediae* R. Tx. et al. ex von Rochow 1951 присутствуют *Stellaria media*, *Fumaria officinalis*, *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium setosum*; класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970 – *Taraxacum officinale* s.l., *Pimpinella saxifraga*, *Vicia cracca*, *Trifolium pratense*. За время наблюдения в составе сообщества доля сорно-полевых видов снизилась с 67 до 33% и уве-

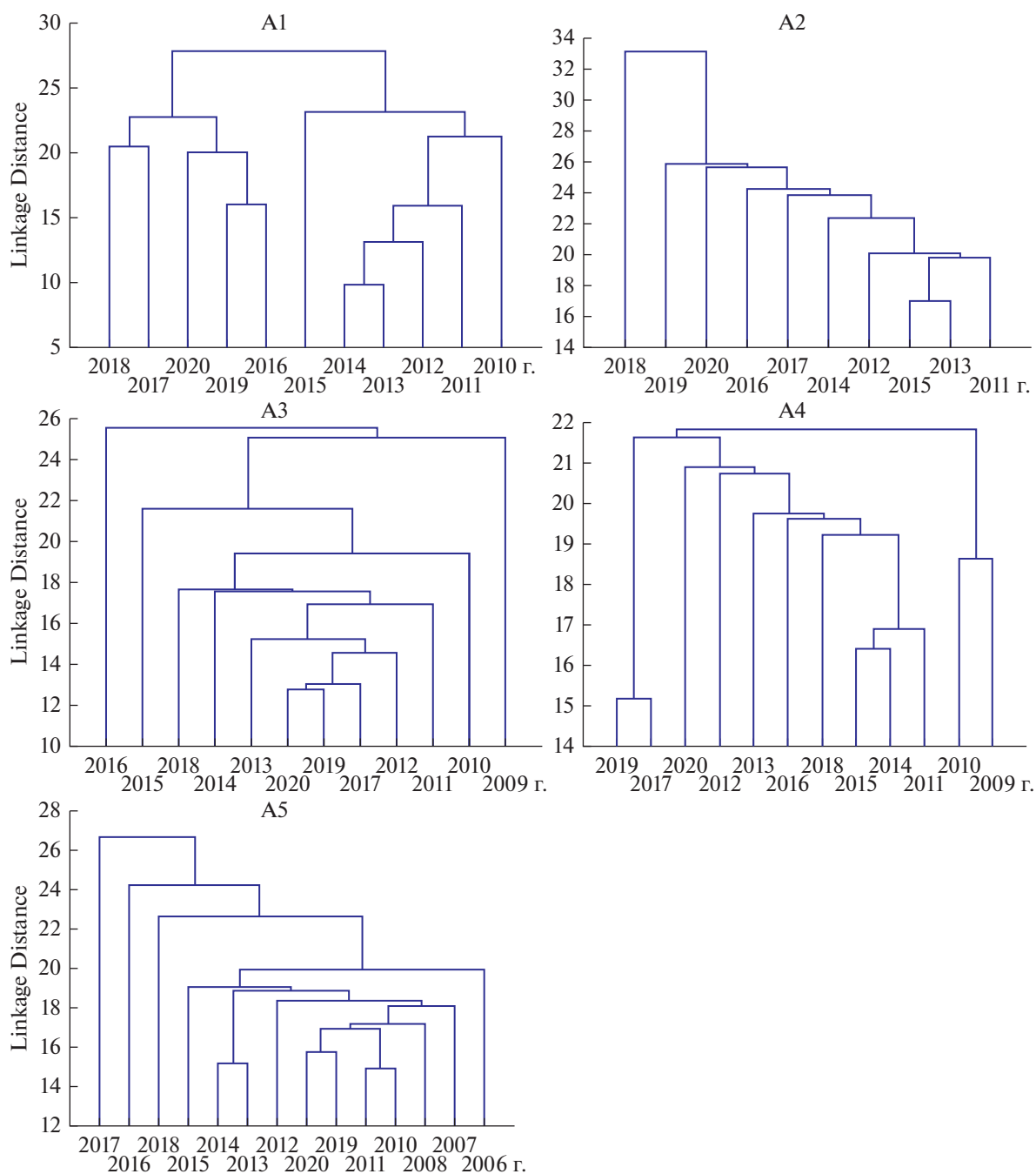


Рис. 1. Результаты кластерного анализа видовой структуры разновозрастных сообществ на агроземах.

личилась доля луговых и опушечно-луговых видов с 27 до 56%. Проективное покрытие *Elytrigia repens* колеблется от 28 до 13%.

Луговая стадия представлена полидоминантным и сменноредоминантным сообществами. В состав доминантной группы в разные годы могут входить *Poa angustifolia*, *P. palustris*, *Pimpinella saxifraga*, *Lathyrus pratensis*, *Taraxacum officinale* s.l. Фитоценоз этой стадии определен как безранговое дериватное сообщество *Taraxacum officinale*-*Poa*

angustifolia [Artemisietea vulgaris/Molinio-Arrhenatheretea]. В качестве диагностических видов класса Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. in R. Tx. 1950 присутствуют *Pastinaca sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Linaria vulgaris*; класса Molinio-Arrhenatheretea – *Poa angustifolia*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus pratensis*, *Taraxacum officinale* s.l. За время наблюдения в составе сообщества доля сорно-полевых видов снизилась с 28 до 26% и увеличилась доля луговых и опушечно-луговых ви-

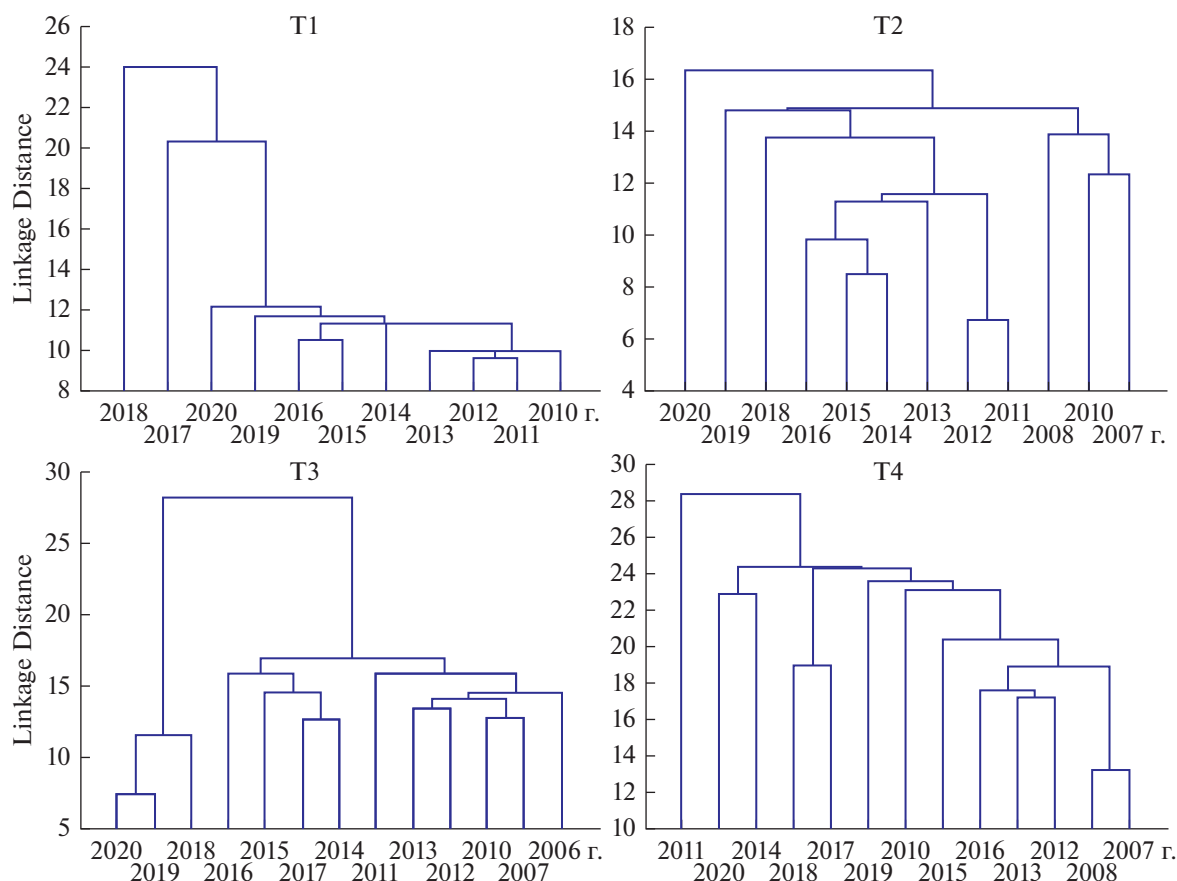


Рис. 2. Результаты кластерного анализа видовой структуры разновозрастных сообществ на техноземах.

дов с 54 до 60%. Проективное покрытие *Elytrigia repens* как доминанта первой стадии варьирует в пределах 1–4%. На этой стадии отмечено возобновление древесных растений: в 2020 г. оно было представлено *Pinus sylvestris*, *Salix* sp. и *Betula pendula*. Проективное покрытие этих видов составляет 2%.

Участок А2. Крупных временных кластеров не обнаружено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. На участке развивается молодое луговое полидоминантное сообщество с доминированием в различные годы *Lathyrus pratensis*, *Poa angustifolia*, *P. palustris*, *Festuca pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Carum carvi*. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Pimpinella saxifraga*–*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia]. Присутствуют диагностические виды порядка Arrhenatheretalia R.Tx. 1931 класса Molinio-Arrhenatheretea: *Achillea millefolium*, *Phleum pratense*, *Taraxacum officinale* s.l., *Leucanthemum vulgare* и др. В сообществе за период исследования происходит увеличение видового богатства за счет постепенного внедрения видов опушечно-луговых (8), опушечно-лесных (4) и лесных (2). Динамика видовой структуры связана со снижением

ПП *Lathyrus pratensis* с 18% (2011 г.) до 8% (2020 г.) и увеличения ПП *Pimpinella saxifraga* с 7 до 22% соответственно. С 2014 г. отмечается возобновление *Pinus sylvestris*; к 2020 г. его ПП составляет <1%.

Участок А3. Крупных временных кластеров не выявлено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. Анализ видового состава свидетельствует о луговой стадии. Сообщество полидоминантное, с типичным для настоящих лугов составом доминантов (*Lathyrus pratensis*, *Poa palustris*, *Festuca pratensis*, *Pimpinella saxifraga*), положение которых в структуре доминирования изменяется по годам. Все виды являются диагностическими порядка Arrhenatheretalia класса Molinio-Arrhenatheretea. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Lathyrus pratensis*–*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia]. Древесные виды в 2020 г. представлены одиночными экземплярами возобновления *Sorbus aucuparia* и *Crataegus sanguinea* (проективное покрытие <1%).

Участок А4. Крупных временных кластеров не выявлено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. По видовому составу сообщество луговое с устойчивым доминированием *Alchemilla vulgaris*. Фитоценоз

определен как безранговое дериватное сообщество *Alchemilla vulgaris*-*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia/Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae]. В составе присутствуют виды порядка гликофитных лугов Arrhenatheretalia: *Lathyrus pratensis*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Carum carvi* и др. Присутствуют виды порядка лесных полей и лугов Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae Ermakov et al., 1999: *Alchemilla vulgaris*, *Bistorta major*. Сообщества 2009–2010 гг. отличаются по видовой структуре от сообществ остальных периодов высоким уровнем покрытия *Festuca pratensis*. Динамика травяного покрова связана со снижением доли *F. pratensis* в СПП с 13–16% в 2009–2010 гг. до 6% в 2020 г. Кустарники представлены одиночными экземплярами *Chamaecytisus ruthenicus* и *Rosa acicularis* с покрытием 1.0%.

Участок А5. Крупных временных кластеров не обнаружено. По видовому составу сообщество соответствует луговой стадии. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Pimpinella saxifraga*-*Poa angustifolia* [Arrhenatheretalia]. Доминанты являются диагностическими видами порядка Arrhenatheretalia класса Molinio-Arrhenatheretea: *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Carum carvi*, *Pimpinella saxifraga*. Присутствуют виды союза Festucion pratensis Sipajlova et al., 1985 – *Trifolium pratense*, *Phleum pratense* и союза Cynosurion R. Tx. 1947 – *Taraxacum officinale* s.l., *Amoria repens*. Отмечается усиление роли *Cirsium setosum*: его доля в СПП возрастает с 3% в 2006 г. до 8% в 2020 г. Древесные виды в 2020 г. представлены возобновлением *Malus baccata* и *Crataegus sanguinea* (проективное покрытие менее 1%).

Серийные сообщества техноземов. **Участок Т1.** Отсутствие крупных временных кластеров указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. В соответствии с видовым составом она определена как злаковая. Сообщество характеризуется доминированием *Calamagrostis epigeios*. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Tussilago farfara*-*Calamagrostis epigeios* [Dauco-Melilotion/Agropyron repentis], которое является переходным между союзом Dauco-Melilotion Görs 1966 класса Artemisietea vulgaris (диагностические виды в сообществе *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Linaria vulgaris*) и союзом Agropyron repentis класса Agropyretea repentis Oberd. et al., 1967 (диагностические виды *Calamagrostis epigeios*, *Picris hieracioides*). В 2010 г. древесные виды были представлены единичными всходами *Pinus sylvestris*, а в 2020 г. древесно-кустарниковый покров образован разновозрастным возобновлением *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Salix* sp., *Picea obovata*, *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Prunus padus*, *Crataegus sanguinea* (СПП 10%).

Участок Т2. Крупных временных кластеров не выявлено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии, которая в соответствии с видовым составом является злаковой. В травяном покрове доминирует *Calamagrostis epigeios*. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Lathyrus pratensis*-*Calamagrostis epigeios* [Dauco-Melilotion/Agropyron repentis], которое является переходным между союзом Dauco-Melilotion (диагностические виды в сообществе *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Linaria vulgaris*) класса Artemisietea vulgaris и союзом Agropyron repentis класса Agropyretea repentis (диагностические виды *Calamagrostis epigeios*, *Convolvulus arvensis*). Сукцессия идет в направлении развития сообщества класса Molinio-Arrhenatheretea (диагностические виды в сообществе *Poa angustifolia*, *Trifolium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Stellaria graminea* и др.). Увеличивается доля в СПП дерновинных луговых злаков, например *Poa angustifolia* (2008 г. – 1%, 2020 г. – 7%), *Poa palustris* (2007 г. – 1%, 2020 г. – 5%). Сообщества с наименьшей долей дерновинных злаков в СПП в дендрограмме несколько обособлены. В пределах пробной площади древесно-кустарниковый покров на начало наблюдений был представлен одиночным кустом *Salix* sp. В 2020 г. отмечено разновозрастное возобновление *Pinus sylvestris*, *Salix* sp., *Betula pendula*, *Malus baccata*, *Rosa acicularis*, *Hippophae rhamnoides*. Проективное покрытие – 4%.

Участок Т3. Растительный покров за период наблюдений существенно изменился. Дендрограмма видовой структуры показывает наличие двух временных кластеров – 2006–2013 гг. и 2014–2020 гг., что указывает на две сукцессионные стадии. Первая стадия – злаковая – характеризуется доминированием *Calamagrostis epigeios*. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Tussilago farfara*-*Calamagrostis epigeios* [Dauco-Melilotion/Agropyron repentis]. Сообщество является переходным между союзом Dauco-Melilotion класса Artemisietea vulgaris (диагностические виды в сообществе *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Linaria vulgaris*) и союзом Agropyron repentis класса Agropyretea repentis (диагностические виды *Calamagrostis epigeios*, *Picris hieracioides*). Динамика сообщества связана со снижением ПП *Calamagrostis epigeios* с 32% в 2006 г. до 16% в 2013 г. Древесно-кустарниковые виды представлены одиночными экземплярами возобновления *Betula pendula*, *Salix* sp. с покрытием 1%.

Вторая стадия – луговая. Присутствуют диагностические виды класса Molinio-Arrhenatheretea союза Cynosurion R. Tx. 1947 (*Festuca rubra*, *Pimpinella saxifraga*, *Medicago lupulina*, *Leontodon autumnalis*) и союза Festucion pratensis Sipajlova et al., 1985 (*Trifolium pratense*, *Hieracium umbellatum*). Сохраняются и диагностические виды союза Dauco-

Melilotion класса *Artemisietea vulgaris* (*Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Picris hieracioides*). Фитоценоз можно определить как безранговое дериватное сообщество *Picris hieracioides*-*Festuca rubra* [*Artemisietea vulgaris*/Molinio-Arrhenatheretea]. Сообщество полидоминантное. В составе доминантной группы могут быть *Festuca rubra*, *Picris hieracioides*, *Melilotus albus*, *Hieracium umbellatum* и др. На этой стадии проективное покрытие *Calamagrostis epigeios* как доминанта первой стадии продолжает сокращаться – с 9% в 2014 г. до 1% в 2020 г. Наблюдается сокращение покрытия дерновинных злаков – с 13% в 2017 г. до 6% в 2020 г. и усиление роли *Trifolium pratense*, который в период 2018–2020 гг. становится доминантом.

Таким образом, на стадии рудерализованных суходольных лугов происходит перестройка структуры доминирования, при этом сообщество остается травяным с доминированием луговых видов. Древесно-кустарниковый покров в начале данной стадии представлен возобновлением *Betula pendula*, *Salix* sp., *Pinus sylvestris* (2%). В 2020 г. отмечено разновозрастное возобновление видов *Betula pendula*, *Salix* sp., *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Populus tremula*, *Amelanchier* sp., *Malus baccata*, *Acer negundo*, *Rosa acicularis*, *Crataegus sanguinea* (СПП 12%). В настоящее время покрытие древесно-кустарникового покрова еще не достигло порогового значения в 30% [8], соответствующего переходу на новую сукцессионную стадию, и сообщество остается луговым.

Участок Т4. Крупные временные кластеры отсутствуют. По составу видов сообщество является луговым, по структуре доминирования – полидоминантным. В состав доминантной группы могут входить *Trifolium pratense*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Vicia cracca*, *Achillea millefolium* и др. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Trifolium pratense*-*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia]. Диагностические виды порядка Arrhenatheretalia класса Molinio-Arrhenatheretea – *Trifolium pratense*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Carum carvi* L. и др. Древесно-кустарниковые растения представлены одиночными особями *Chamaecytisus ruthenicus* с покрытием 1%.

Таким образом, сукцессионные процессы в сообществах разных участков различаются. На большинстве участков представлены сообщества, находящиеся на одной сукцессионной стадии: злаковой (Т1, Т2) или луговой (А2, А3, А4, А5 и Т4), на участках А1 и Т3 наблюдается серия, включающая две стадии: злаковую и луговую. Учитывая вышесказанное, при построении сукцессионного ряда использован прямой метод, а также косвенный метод экстраполяции пространственных рядов динамики растительности во временные [15]. В результате выделены четыре группы фитоценозов, отражающие последова-

тельные сукцессионные этапы: 1) злаковые – с сохранением сукцессионного статуса в течение наблюдаемого периода (далее – злаковые); 2) переходные злаковые – стадия, предшествующая переходу на луговую; 3) ранние луговые (рудерализованные луга), формирующиеся на основе злаковой стадии, включают виды предыдущей стадии с высоким покрытием; 4) сукцессионно стабильно луговые, которые характеризуются большим разнообразием злаков (далее – луговые).

Альфа-разнообразие. Всего зарегистрировано 120 видов травянистых и 16 древесных растений. Максимальное видовое богатство отмечено в молодом луговом фитоценозе участка А2, минимальное – в злаковых сообществах техногенно нарушенных территорий Т1 и Т2. Независимо от сукцессионной группы во всех сообществах со временем наблюдали увеличение видового богатства (табл. 2), за исключением раннего лугового сообщества участка Т3. Наибольший рост видового богатства отмечен в луговом фитоценозе участка А4 за счет внедрения опушечно-лесных и лесных видов из прилегающих лесных сообществ и в молодом луговом сообществе участка А2 за счет внедрения преимущественно опушечно-луговых видов.

Наименьшим альфа-разнообразием на агроземлах обладают переходные злаковые сообщества. В градиенте сукцессионного возраста прослеживается повышение показателей альфа-разнообразия у раннего и молодого луговых фитоценозов, а затем снижение у зрелых луговых. Луговые сообщества различаются по индексу разнообразия, но сходны по индексу выравненности. Молодое луговое сообщество агроземов отличается от зрелых более высокими видовой насыщенностью и разнообразием. Все сукцессионные стадии в пределах агроземов статистически значимо отличаются по видовой насыщенности. По индексам разнообразия и выравненности Шеннона значимо различаются только переходные злаковые и ранние луговые, а также молодое и зрелые луговые сообщества (табл. 3).

В отличие от фитоценозов агроземов переход между стадиями на техноземах не сопровождается существенным увеличением разнообразия. Статистически значимы различия только по видовой насыщенности между злаковой и переходной злаковой стадиями. Таким образом, при переходе со злаковой стадии на следующую рост числа видов не сопровождается увеличением их проективного покрытия, что отражается на стабильности видового разнообразия и выравненности видовой структуры сообществ.

Оценить роль субстрата в процессах восстановления травяного покрова можно при сравнении сообществ агроземов и техноземов в пределах отдельных сукцессионных стадий. На переходной

Таблица 2. Видовое разнообразие сообществ

Вид (группа) сообщества	Участок	Период (<i>n</i> , лет)	Видовое богатство травяного яруса, шт	Видовая насыщенность травяного яруса, шт/5 м ²	Индекс разнообразия Шеннона	Индекс выравненности Шеннона
Злаковые	T1	2010–2020 (11)	23 → 25	19.64 ± 3.41	2.19 ± 0.27	0.74 ± 0.07
	T2	2007–2020 (12)	24 → 26	18.08 ± 2.54	1.83 ± 0.15	0.63 ± 0.04
Переходные злаковые	A1	2010–2015 (6)	33 → 36	25.33 ± 3.01	2.19 ± 0.09	0.68 ± 0.04
	T3	2006–2013 (7)	32 → 39	26.00 ± 5.23	2.28 ± 0.40	0.70 ± 0.10
Ранние луговые	A1	2016–2020 (5)	39 → 43	30.20 ± 1.30	2.64 ± 0.11	0.77 ± 0.03
	T3	2014–2020 (7)	39 → 34	25.57 ± 1.90	2.48 ± 0.31	0.76 ± 0.09
Луговые	A2	2011–2020 (10)	40 → 50	35.60 ± 1.84	2.85 ± 0.13	0.80 ± 0.03
	A3	2009–2020 (12)	38 → 42	31.67 ± 3.14	2.73 ± 0.12	0.79 ± 0.02
	A4	2009–2020 (12)	37 → 52	34.33 ± 5.87	2.45 ± 0.16	0.70 ± 0.04
	A5	2006–2020 (14)	38 → 42	27.50 ± 2.35	2.61 ± 0.11	0.79 ± 0.03
	T4	2007–2020 (13)	34 → 37	29.15 ± 3.93	2.78 ± 0.10	0.83 ± 0.03

Таблица 3. Результаты сравнения видового разнообразия и выравненности видовой структуры сообществ методом линейных контрастов

Групповые контрасты	<i>df</i>	Видовая насыщенность травяного яруса, шт/5 м ²		Индекс разнообразия Шеннона		Индекс выравненности Шеннона	
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Стадии на агроземах							
[A1 (переходные злаковые)] – [A1 (ранние луговые)]	1; 9	9.2	<0.05	10.98	<0.01	9.0	<0.05
[A1 (ранние луговые)] – [A2 (молодые луговые)]	1; 13	7.6	<0.05	3.88	>0.05	2.30	>0.05
[A2] – [(A3 + A4 + A5)/3]	3; 44	3.64	<0.05	11.36	<0.001	4.0	<0.05
Стадии на техноземах							
[(T1 + T2)/2] – [T3 (переходные злаковые)]	2; 26	4.99	<0.05	2.50	>0.05	0.3	>0.05
[T3 (переходные злаковые)] – [T3 (ранние луговые)]	1; 12	0.20	>0.05	1.05	>0.05	1.08	>0.05
[T3 (ранние луговые)] – [T4]	1; 18	2.60	>0.05	2.9	>0.05	2.33	>0.05
В пределах стадии							
[T1] – [T2]	1; 21	1.26	>0.05	4.00	>0.05	4.78	>0.05
[A1 (переходные злаковые)] – [T3 (переходные злаковые)]	1; 11	0.29	>0.05	0.60	>0.05	0.49	>0.05
[A1 (ранние луговые)] – [T3 (ранние луговые)]	1; 10	4.94	>0.05	1.23	>0.05	0.26	>0.05
[A2] – [(A3 + A4 + A5 + T4)/4]	4; 57	11.54	<0.001	5.25	<0.01	2.00	>0.05
[A2] – [T4]	1; 21	5.38	<0.05	1.75	>0.05	3.0	>0.05
[A2 + A3 + A4 + A5]/4 – [T4]	4; 64	2.60	<0.05	3.00	<0.05	6.00	<0.01
Между стадиями							
[(T1 + T2)/2] – [переходные злаковые: (A1 + T3)/2]	3; 32	6.39	<0.001	3.21	<0.05	2.63	>0.05
[переходные злаковые: (A1 + T3)/2] – [ранние луговые: (A1 + T3)/2]	3; 21	2.05	>0.05	3.32	<0.05	2.78	>0.05
[ранние луговые: (A1 + T3)/2] – [(A2 + A3 + A4 + A5 + T4)/5]	6; 66	4.83	<0.001	3.08	<0.01	1.5	>0.05
[(T1 + T2)/2] – [(A2 + A3 + A4 + A5 + T4)/5]	7; 77	15.05	<0.001	17.63	<0.001	10.53	<0.001

злаковой стадии все показатели разнообразия незначительно выше на техноземах, а на ранней луговой — на агроземах. Однако если на начальных стадиях сукцессии различия в разнообразии сообществ агроземов и техноземов статистически незначимы, то на луговой стадии по всем показателям установлены статистически значимые различия. Так, луговое сообщество техноземов (Т4) характеризуется меньшей видовой насыщенностью, но большим видовым разнообразием и выравненностью по сравнению с луговыми сообществами агроземов (А2–А5). Такое соотношение этих показателей может рассматриваться как один из механизмов устойчивости лугового сообщества на техноземах.

В целом выделенные группы серийных сообществ характеризуются разными уровнями разнообразия и их динамикой. Видовая насыщенность и индекс разнообразия растут до стадии молодых луговых сообществ, а затем снижаются. Выравненность сообществ — более консервативный показатель. Значимые различия установлены только между злаковой и луговой стадиями, для последней характерны более высокие показатели. В целом различия между выделенными сукцессионными группами статистически значимы по видовой насыщенности и индексу разнообразия.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Динамические процессы, характерные для сукцессионного ряда, полученного в ходе прямых наблюдений на агроземах (участок А1) и техноземах (участок Т3), различны. Серия на агроземах характеризуется уменьшением покрытия сорных видов, их постепенным выпадением из состава сообществ, внедрением опушечно-луговых видов. Наблюдается ослабление роли длиннокорневищного злака *Elytrigia repens* и усиление дерновинных злаков, что соответствует существующим представлениям о динамике лугов [25]. Отмечено постепенное снижение покрытия *Elytrigia repens* на злаковой стадии и резкое сокращение (ниже 10%) при переходе на раннюю луговую стадию.

Серия сообществ на техноземах характеризуется ослаблением позиции *Calamagrostis epigeios* и внедрением дерновинных злаков, а также активным возобновлением древесных видов. Ослабление позиции *C. epigeios*, видимо, связано с самоугнетением [26] и затенением, которое он не переносит. Последнее является результатом постепенного увеличения высоты деревьев в сообществах, формирующихся на склонах около террас. Такой тип взаимоотношений можно оценить как конкурентное исключение через затенение [27]. По мере ослабления позиции *C. epigeios* появляется возобновление древесных растений. Это связано с тем, что *C. epigeios* угнетает сеянцы древесных растений [28].

По мере ослабления *Calamagrostis epigeios*, а также содоминанта *Tussilago farfara* роль доминанта переходит к *Festuca rubra*, доминирование которой в данном сообществе обусловлено ее биологическими особенностями, — она относится к мелкоукореняющимся злакам. В естественных условиях основная масса корней *F. rubra* размещается в слое 6(10)–15 см [29], что позволяет осваивать территорию с неразвитым почвенным покровом. На участке Т3 почва молодая, представлена слабовыраженной подстилкой, состоящей в основном из ветоши трав, и слабозадернованным гумусовым горизонтом мощностью 4.5–5.0 см. Ниже залегает субстрат отвала: суглинок с включениями шлака, руды, талька, известняка, агломерата, концентрата, окалины, шлама, кокса и т.д. [12].

Постепенное развитие возобновления древесных видов ведет к затенению травяного яруса и усилению угнетения *Calamagrostis epigeios*, а затем и *Festuca rubra*, выпадению опушечно-луговых видов. Доминирование переходит к *Trifolium pratense*. Изменение состава и структуры травяного яруса луговых сообществ под влиянием древесных растений показано во многих работах [30, 31]. В нашем случае описанные выше изменения не приводят к существенной перестройке сообщества — оно остается луговым с доминированием группы опушечно-луговых и луговых видов.

Как и в случае серии на участке агрозема А1, при переходе со злаковой стадии на луговую на техноземе происходит снижение покрытия доминанта первой стадии (длиннокорневищного злака) ниже 10%. Таким образом, пороговым значением покрытия доминанта злаковой стадии при переходе на луговую является 10%.

Сопоставление двух злаковых сообществ техноземов (Т1 и Т2) с разным уровнем загрязнения почвы тяжелыми металлами показывает существенные различия по индексам разнообразия и выравненности, что коррелирует с их различиями по степени доминирования *Calamagrostis epigeios*. Сообщество участка Т1 в большей степени приближается к критической точке проективного покрытия доминанта (10%). Положительная динамика наблюдается для древесно-кустарниковых видов, что позволяет предположить в дальнейшем переход к развитию лесного сообщества на этом участке.

Сообщество участка Т2 в большей степени отражает признаки злаковой стадии. Оно характеризуется сохранением высокого покрытия *Calamagrostis epigeios* как доминанта и низкими значениями индексов разнообразия (*H*) и выравненности (*J*) Шеннона. Положительная динамика в развитии дерновинных злаков на этом участке позволяет предположить возможность перехода в перспективе на луговую стадию.

Таким образом, различия показателей разнообразия сообществ связаны с их сукцессионным возрастом и физико-химическими параметрами почв.

ВЫВОДЫ

1. На исследованной территории выявлено 11 безранговых сообществ, относящихся к четырем классам растительности. Сообщества объединены в четыре группы, образующие следующий сукцессионный ряд: злаковые → переходные злаковые → ранние луговые → луговые.

2. В сукцессионном градиенте до стадии молодого лугового сообщества наблюдается увеличение видового богатства, видовой насыщенности и разнообразия. При переходе к зрелой луговой стадии эти показатели снижаются.

3. Сообщества агроземов и техноземов отличаются по скорости изменений в ходе сукцессии видовой насыщенности, разнообразия и выравниваемости. На агроземах эти показатели значимо увеличиваются, на техноземах переход между стадиями не сопровождается их существенным ростом.

4. Показана информативность использования кластерного анализа видовой структуры сообществ для выявления сукцессионных стадий. В качестве критерия при установлении границы злаковой и луговой стадий можно использовать величину проективного покрытия доминанта злаковой стадии в 10%.

Работа выполнена в рамках госзадания Нижнетагильского государственного социально-педагогического института ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» и Института экологии растений и животных УрО РАН.

Авторы благодарны профессору ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет» докт. биол. наук А.Р. Ишбирдину за методическую помощь и ценные замечания к работе.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлов Д.С., Букварева Е.Н. Биоразнообразие и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
2. Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 308 с.
3. Дикарева Т.В., Опарин М.Л. Растительность северной части сухих степей Заволжья и ее антропогенные производные на залежах и пастбищах // Поволжский экологич. журн. 2002. № 3. С. 199–216.
4. Клюев Ю.А. Анализ восстановительной сукцессии на залежах Клетнянского полесья (в пределах Брянской области) // Бюлл. Брянского отд. РБО. 2013. № 2(2). С. 55–61.
5. Овчарова Н.В., Ямалов С.М. Синтаксономический и ординационный анализы восстановительных сукцессий травяной растительности правобережья реки Оби (Алтайский край) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3-1. С. 388–394.
6. Тутлянова А.А., Самбуу А.Д. Детерминированность и синхронность залежной сукцессии в степях Тувы // Изв. РАН. Серия биологич. 2014. № 6. С. 621–630.
7. Debussche M., Escarré J., Lepart J. et al. Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited // Journal of Vegetation Science. 1996. № 7. P. 519–526.
8. Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M. et al. Impacts of land abandonment on vegetation: Successional pathways in european habitats // Folia Geobotanica, Springer Verlag. 2011. V. 46 (4). P. 303–325. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
9. Манаков Ю.А., Куприянов А.Н. Критерии для диагностики первичных стадий сукцессии на отвалах Кузбасса // Горный информационно-аналитический бюлл. 2009. Т. 7. № 12. С. 186–193.
10. Наумова Л.Г. Экологическая ботаника. Ч. II. Фитоценология: Учеб. пособие-экстерн для магистрантов биологического и экологического направлений. Уфа: Вагант, 2012. 42 с.
11. Dhar A., Comeau P.G., Karst J. et al. Plant community development following reclamation of oil sands mine sites in the boreal forest: a review // Environmental Reviews. 2018. V. 26 (3). P. 286–298. <https://doi.org/10.1139/er-217-0091>
12. Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю. и др. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163–172. [Zhuikova T.V., Meling E.V., Kaigorodova S.Yu. et al. Specific features of soils and herbaceous plant communities in industrially polluted areas of the Middle Urals // Russ. J. of Ecology. 2015. V. 46. № 3. P. 213–221. <https://doi.org/10.1134/S1067413615030133>.]
13. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
14. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
15. Махнев А.К., Трубина М.Р., Прямоносова С.А. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала / Отв. ред. Шиятов С.Г. и др. Свердловск, 1990. С. 3–40.
16. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоулицкий Д.А. Биологическое разнообразие: Учеб. пособие. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.
17. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
18. Корецьку К., Нејну С. A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29. P. 17–20.
19. Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ)

- шеств): Учеб. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2015. 166 с.
20. Kavğacı A., Şilc U., Basaran S. et al. Classification of plant communities along postfire succession in *Pinus brutia* (Turkish red pine) stands in Antalya (Turkey) // Turkish J. of Botany. 2017. V. 41. P. 299–307.
 21. Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 495 с.
 22. Курочкина Л.Я., Вухрер В.В. Развитие идей В.Н. Сукачева о сингенезе // Вопросы динамики биогеоценозов: IV ежегодные чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1987. С. 5–27.
 23. Курпьянов А.Н., Манаков Ю.А. Закономерности восстановления растительного покрова на отвалах Кузбасса // Сибирский лесной журн. 2016. № 2. С. 51–58.
 24. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учеб. для вузов. М.: Логос, 2000. 264 с.
 25. Работнов Т.А. Луговедение. Биология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1984. 320 с.
 26. Любарский Е.Л. К изучению экологии и взаимоотношений некоторых длиннокорневищных растений сосняков // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. С. 290–312.
 27. Куркин К.А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419–424.
 28. Уланова Н.Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1995. Вып. 10. С. 4–19.
 29. Егорова В.Н. Овсяница красная // Биологическая флора Московской области / Под ред. Павлова В.Н., Работнова Т.А., Тихомирова В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 78–90.
 30. Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. Восстановление лесной растительности на месте суходольных лугов // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1383–1386.
 31. Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестник Санкт-Петербургского ун-та, 2012. Сер. 3. Вып. 2. С. 3–12.