

УДК 581.524.3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ НА ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЛЯХ БАШКИРСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

© 2023 г. П. С. Широких^а, *, Н. И. Федоров^а, И. Р. Туктамышев^а,
И. Г. Бикбаев^а, В. Б. Мартыненко^а

^аУфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 69

*e-mail: shirpa@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 27.12.2022 г.

Принята к публикации 09.01.2023 г.

Приведены анализ и прогнозирование хода восстановительных сукцессий на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья. Показано, что последствия комплексного влияния различных способов хозяйственного использования пашен после прекращения распаивания достаточно долго сохраняются в сукцессионных рядах. Это поддерживает различия между сообществами каждой залежи и является причиной высокого фитоценологического разнообразия. Впоследствии сильное затенение в результате активного лесовозобновления приводит к снижению видового богатства, нивелированию флористических различий между сообществами залежей и конвергенции фитоценозов. Скорость сукцессии и динамика флористического состава сообществ наиболее высокие в первые 12–15 лет после вывода земель из сельскохозяйственного использования до наступления стадии формирования длительно-производных фитоценозов с плотным древесным пологом. Прогнозируется, что после формирования сомкнутого древостоя сукцессия на залежах будет идти под влиянием непосредственно контактирующей с залежами лесной растительности. Однако окончательное формирование флористического состава нижних ярусов может занять более 100–150 лет.

Ключевые слова: заброшенные сельскохозяйственные земли, динамика растительности, лесовосстановительные сукцессии, биоразнообразие, Южно-Уральский регион

DOI: 10.31857/S036705972303006X, EDN: FOKJIR

Упадок сельского хозяйства в России в годы экономических реформ конца XX–начала XXI вв. привел к увеличению площадей заброшенных сельскохозяйственных угодий, зарастающих вторичными древесными породами [1]. По последним данным, Республика Башкортостан (РБ), включающая основную часть Южно-Уральского региона (ЮУР), по размерам залежных площадей с лесовозобновлением занимает первое место по России [2]. В РБ древесной растительностью уже покрыты около 3.3 млн га залежей, заброшенных около 8 лет назад, и около 1 млн га земель, неиспользуемых более 20 лет [2]. В ЮУР залежи занимают значительные площади в хвойно-лесной зоне, зоне широколиственных лесов и лесостепной зоне.

В результате в Южно-Уральском регионе, как и в других регионах России, наблюдаются существенные различия в составе и структуре формирующихся на залежах лесов, обусловленные ком-

бинированным влиянием таких природных и антропогенных факторов, как продолжительность зарастания залежей, режим использования и управления до и после вывода земель из сельскохозяйственного оборота [3], средообразующий эффект инвазивных видов [4] и естественной растительности [5, 6] и др. Влияние этих факторов на восстановление растительности и скорость сукцессии сильно варьирует в зависимости от природно-климатических условий [7, 8].

Процессы формирования растительности, протекающие на заброшенных сельскохозяйственных землях в России, изучены недостаточно. Цель настоящей работы – выявление зональных закономерностей изменения флористического состава растительности на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья в ходе лесовосстановительных сукцессий.

Таблица 1. Локализация исследованных заброшенных сельскохозяйственных земель Башкирского Предуралья

Административный район РБ	Координаты (WGS 84), с.ш./в.д.	Площадь, га
Хвойно-лесная зона		
Караидельский	55.838974°/57.188890°	76
Аскинский	56.108030°/56.666763°	200
Широколиственно-лесная зона		
Мишкинский	55.691033°/56.175082°	672
Архангельский	54.466294°/56.872658°	280
Иглинский	55.005750°/57.054547°	139

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований являлась растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий, массово зарастающих древесными видами, в широколиственно-лесной и хвойно-лесной зонах (подзона хвойно-широколиственных лесов) [9] Башкирского Предуралья на пяти крупных заброшенных участках Караидельского, Аскинского, Мишкинского, Архангельского и Иглинского районов РБ (табл. 1). Расстояние между объектами исследований варьирует от 50 до 200 км.

Разные залежи и даже различные части одной и той же крупной залежи во время их использования в качестве пашни отличались по севообороту. В связи с этим после вывода земель из сельскохозяйственного использования они обладали различным набором сегетальных и рудеральных видов, что обуславливало флористические различия начальных этапов сукцессии. Дополнительным фактором увеличения флористических различий между залежами являлось их эпизодическое пастбищное или реже сенокосное использование, которое прекратилось после начала массового возобновления древостоя. Сенокосно-пастбищное использование полностью отсутствовало на залежи в Караидельском районе. Эпизодическое сенокосение на начальных этапах сукцессии было отмечено на залежи Иглинского района. На исследованных залежах Аскинского, Мишкинского и Архангельского районов отмечался эпизодический выпас.

В работе использовано 135 геоботанических описаний растительности заброшенных сельскохозяйственных угодий, находящихся на разных стадиях восстановления. Описания на открытых участках залежей выполняли на площадках размером 25 м², а на участках с древесной растительностью — 100 м². Описания растительности и ее классификация выполнены при помощи подхода Браун-Бланке [10] и метода Копечки и Гейни [11]. Для обработки материалов использовали базу данных TURBOWIN [12] и программу JUICE [13].

Возраст молодого подроста определяли путем подсчета количества годичных колец на спилах (срезах) у корневой шейки 10–20 модельных деревьев, подсчета годичных приростов в высоту и по характеру ветвления побегов, а возраст более взрослого древостоя — путем отбора кернов в соответствии со стандартной дендрохронологической методикой [14]. Начало вывода земель из сельскохозяйственного использования также определяли по весенним и летним космоснимкам Landsat 5: по весенним снимкам выявляли распаханное поле, а по летним — территории с уже убранными сельскохозяйственными культурами, включая озимые.

Для оценки сукцессионной динамики растительных сообществ использовали метод хроносоквенсов — экстраполяции пространственных рядов во временные [15, 16]. При анализе динамики видового разнообразия применяли индекс Менхиника, широко используемый во флористических и экологических исследованиях при сравнении выборки различного размера [17]. Флористический анализ фитоценозов, объединенных в серии восстановительных сукцессий, а также анализ изменения соотношения эколого-ценотических групп видов проводили с использованием интегрированной ботанической информационной системы IBIS [18]. Виды подразделяли на 5 основных эколого-ценотических групп: “рудеральные” — виды синантропной и рудеральной растительности классов *Sisymbrietea* и *Artemisietea vulgaris*; “лесные” — виды лесной растительности классов *Carpino-Fagetetea*, *Brachypodio-Betuletea*, *Asaro-Abietetetea* и *Vaccinio-Piceetea*; группа видов “степные” — виды степной растительности класса *Festuco-Brometea*; “опушечные” — виды ксеротермных опушек класса *Trifolio-Geranietea*; “луговые” — виды вторичных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea*. Достоверность различия долей участия эколого-ценотических групп оценивали с помощью критерия Стьюдента при доверительном интервале $p = 0.05$.

Кластерный анализ выполнен в программе StatSoft Statistica. В качестве меры сходства—различия видового состава растительных сообществ залежей использовался коэффициент Сьеренсена-Чекановского [17]. При построении дендрограммы применяли метод минимальной дисперсии Уорда [19]. Название видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе экономических реформ с 1990 г. по 2000 г. в Республике Башкортостан, как и во всей России, прекратилось использование большого количества участков пашен. При этом даже отдельные участки конкретного поля часто забрасывали в разное время. Исследование растительности за-

брошенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья показало, что на их месте в широколиственной зоне наблюдается массовое возобновление древесных пород, среди которых преобладают береза повислая (*Betula pendula* Roth), а в подзоне хвойно-широколиственных лесов – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) либо смесь сосны и березы.

Возобновление древесных видов в первую очередь начиналось на участках, прилегающих к лесным массивам и полезащитным лесополосам. На этих участках наблюдалось интенсивное формирование березовых, березово-сосновых, реже сосновых фитоценозов с плотным древесным пологом, проективное покрытие которого достигает 80–90%. При этом травяной полог сильно разрежен, и его проективное покрытие не превышает 5%. По мере удаления от стены леса скорость заселения древесными видами замедляется и плотность древостоя снижается.

На момент проведения нами геоботанического обследования наиболее удаленные от леса участки заброшенных сельскохозяйственных земель (от 150 до 320 м) были представлены луговыми сообществами, в которых присутствовал молодой (3–5-летний) подрост березы и сосны, проективное покрытие которого составляло 1–5% при высоте деревьев 0.3–0.5 м. На основании этого на каждой залежи, с учетом возраста древостоя и флористического состава фитоценозов, были выявлены пространственные ряды, которые рассматривали как временные (серии сукцессий). Таким образом, описанные на каждой залежи фитоценозы, отражающие сукцессионный статус определенной стадии восстановления, были объединены в сукцессионные серии.

Наблюдаемая пространственная и временная неоднородность зарастания заброшенных сельскохозяйственных угодий была формализована в 4 основные стадии восстановления, которые в целом характерны для всех изученных залежей Башкирского Предуралья.

1-я стадия объединяет лугово-опушечную растительность залежей, обогативших рудеральными видами. В зоне широколиственных лесов в травяном покрове залежей, как правило, наибольшее обилие создают виды лугового разнотравья класса *Molinio-Arrhenatheretea* (*Galium album*, *Leucanthemum vulgare*, *Trifolium medium*, *Agrostis tenuis*, *Bromopsis inermis*, *Pimpinella saxifraga*, *Achillea millefolium* и др.), степной растительности класса *Festuco-Brometea* (*Poa angustifolia*, *Galium verum* и др.), а также опушечного разнотравья класса *Trifolio-Geranietea* (*Fragaria viridis*, *Veronica chamaedrys*, *Stachys officinalis* и др.).

Большой вклад в видовое разнообразие залежей вносят виды синантропной растительности классов *Artemisietea vulgaris* и *Sisymbrietea* (*Cirsium*

setosum, *Picris hieracioides*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Convolvulus arvensis*, *Artemisia vulgaris*, *Potentilla anserina*, *Plantago major*, *Pimpinella saxifraga* и др.), которые довольно часто содоминируют наравне с луговым разнотравьем.

Отличительной особенностью залежей подзоны хвойно-широколиственных лесов, расположенных в глубине лесных массивов, является высокая доля участия видов опушечного разнотравья класса *Trifolio-Geranietea* (*Fragaria vesca*, *Fragaria viridis*, *Knautia arvensis*, *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare* и др.).

Возобновление древесных видов на этой стадии отсутствует либо представлено 3–5-летними сеянцами березы и/или сосны высотой 0.2–0.5 м и проективным покрытием до 5 (реже до 10)%. Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 35 до 90%.

2-я стадия отличается более развитым древостоем высотой 2–3 м. При доминировании березы сомкнутость крон составляет 20–45%, а при доминировании сосны – 15–30%. Средний возраст деревьев 6–8 лет. Проективное покрытие травяного яруса 55–65%. Флористический состав травяного яруса соответствует сообществам открытых залежей стадии 1, однако в его составе отмечаются незначительные изменения обилия некоторых видов-доминантов.

3-я стадия объединяет фитоценозы с хорошо развитым древесным ярусом высотой 4–6 м и сомкнутостью крон 50–65%. Возраст древостоя составляет 10–12 лет. Травостой более разреженный по сравнению с сообществами 2-й стадии в основном за счет снижения обилия *Fragaria vesca*, *F. viridis*, злакового разнотравья (*Poa angustifolia*, *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis*) и некоторых рудеральных видов (*Picris hieracioides*, *Taraxacum officinalis* и др.).

4-я стадия объединяет длительно-производные березовые или березово-сосновые молодняки высотой от 6 до 12 м, образующие плотный древесный полог с сомкнутостью крон 80–95%. Возраст древостоя варьирует от 15 до 25 лет и более. Травяной ярус практически не развит, его проективное покрытие варьирует от 1 до 5% и изредка достигает 10%. Флористический состав сообществ сильно обеднен и представлен луговыми и рудеральными видами, типичными для предыдущих сукцессионных стадий, но на данной стадии в состав сообществ начинают внедряться виды, типичные для зональных типов лесной растительности.

На рис. 1 приведены результаты кластерного анализа флористического сходства–различия сукцессионных стадий лесовозобновления на заброшенных полях в Башкирском Предуралье. Установлено флористическое сходство первых трех стадий сукцессии в границах каждой отдель-

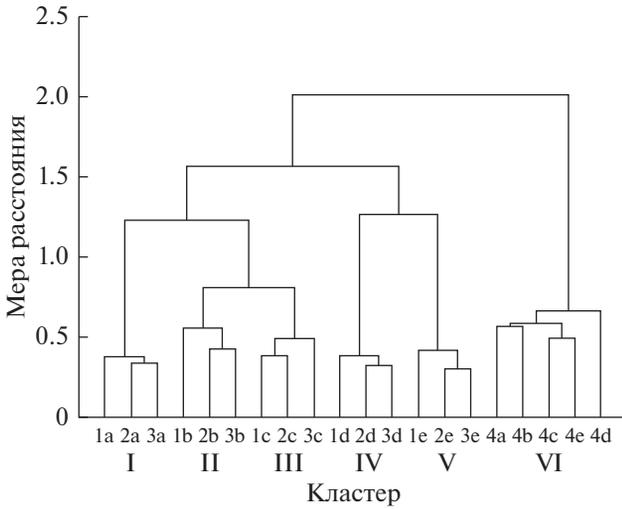


Рис. 1. Дендрограмма сходства–различия видового состава растительных сообществ залежей (коэффициент Сьеренсена–Чекановского, метод Уорда): 1–4 – стадии сукцессии; а – сообщества залежи Караидельского, б – Аскинского, с – Мишкинского, d – Архангельского, е – Иглинского районов РБ.

но рассматриваемой залежи и одновременно значительные различия между группами сообществ разных залежей (кластеры I–V), что обусловлено разным сочетанием характерных видов лугово-степной и рудеральной растительности, а также разным доминированием видов в травяном и древесном ярусах [21]. Эти различия связаны с особен-

ностями севооборотов до вывода земель из сельскохозяйственного оборота и их эпизодическим сенокосно–пастбищным использованием на начальных этапах восстановительной сукцессии. Сообщества 4-й стадии лесовосстановительной сукцессии на всех залежах образуют отдельный кластер VI, что объясняется снижением флористических различий в результате увеличения сомкнутости древесного полога.

При достижении 4-й стадии происходит снижение фитоценотического разнообразия (конвергенция сообществ) до одного дериватного сообщества *Epilobium montanum–Betula pendula* [Carpinetalia betuli], объединяющего длительно–производные мертвопокровные березовые или березово–сосновые фитоценозы (рис. 2). В дальнейшем сукцессия будет направлена на формирование березовых неморальнотравных лесов союза *Aconito lycoctoni–Tilion cordatae*.

Общей закономерностью во всех сообществах сукцессионных серий является постепенное снижение проективного покрытия травяного яруса, общего числа видов и альфа–разнообразия (табл. 2), что обусловлено возрастающим эдификаторным влиянием формирующегося древостоя, связанным с увеличением его сомкнутости и снижением уровня освещенности напочвенного покрова. Однако при достижении 3-й стадии во всех сукцессионных сериях происходит некоторое увеличение видового богатства (рис. 3). Такое изменение объясняется демографической стохастичностью редко встречающихся видов и увеличением

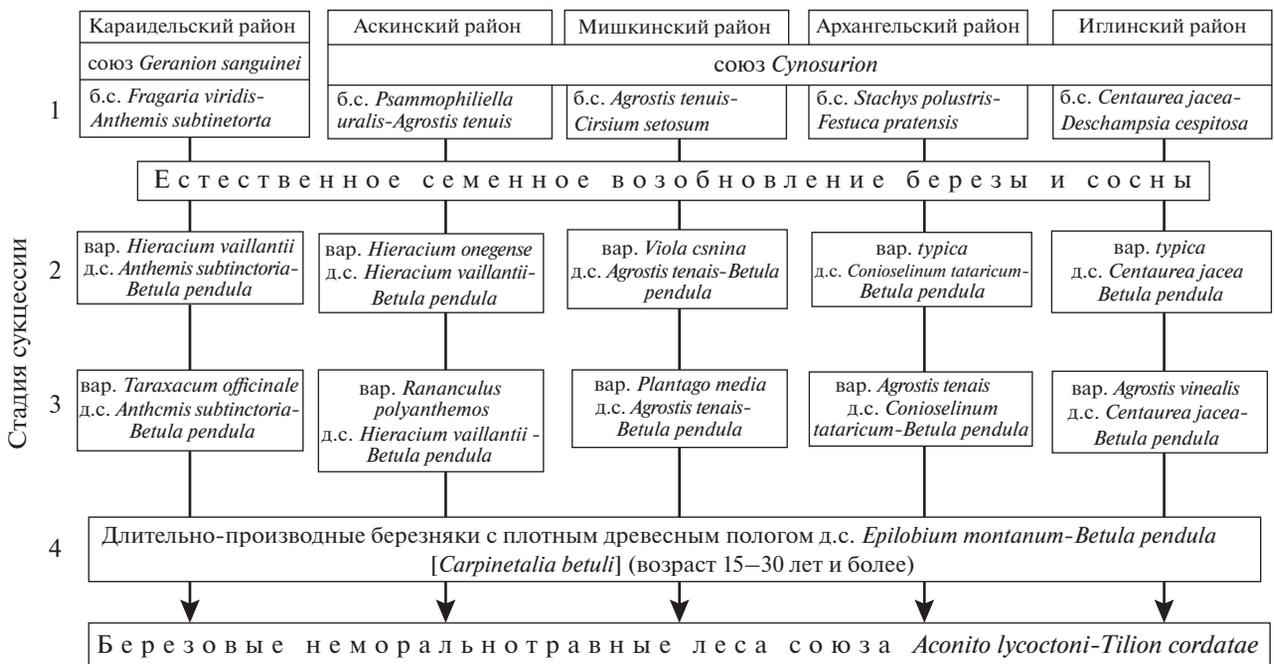


Рис. 2. Сукцессионная схема восстановления растительности залежей Башкирского Предуралья.

Таблица 2. Параметры фиторазнообразия сообществ заброшенных сельскохозяйственных земель

Геоботаническая зона/подзона	Хвойно-широколиственная								Широколиственно-лесная											
	a				b				c				d				e			
Серия сукцессии	1a	2a	3a	4a	1b	2b	3b	4b	1c	2c	3c	4c	1d	2d	3d	4d	1e	2e	3e	4e
Стадия сукцессии	1a	2a	3a	4a	1b	2b	3b	4b	1c	2c	3c	4c	1d	2d	3d	4d	1e	2e	3e	4e
Количество описаний	9	6	8	5	6	5	7	6	5	5	5	6	7	8	11	8	5	6	9	8
ПП _{ср} древесного яруса, %	5	40	60	85	3	40	60	85	0	40	60	85	5	40	65	85	0	15	40	75
ПП _{ср} травяного яруса, %	35	65	45	5	55	60	25	3	85	35	30	3	90	55	40	5	60	55	50	5
Общее число видов в сообществе	110	106	122	63	122	102	119	96	113	109	119	96	109	107	125	91	80	75	95	93
Альфа-разнообразие	50	63	58	38	72	61	60	49	70	63	59	41	64	66	55	40	44	49	46	46

Примечание: ПП_{ср} – среднее проективное покрытие.

разнообразия абиотических условий микроестообитаний, определяемое формированием неоднородного древесного полога. Это в свою очередь создает условия для инвазии различных травянистых видов, поскольку именно в таких сообществах отмечается увеличение общего числа видов (см. табл. 2).

В ходе сукцессии на всех залежах Башкирского Предуралья наблюдается общее снижение доли участия видов, относящихся к классам луговой, опушечной, степной и рудеральной растительности (табл. 3), что связано с увеличением сомкнутости древесного полога и снижением уровня освещенности травяного яруса. При этом отмечается статистически достоверное увеличение доли участия лесных видов, которое преимущественно связано с усилением ценотических позиций древесных видов (березы или сосны), а также внедрением некоторых видов, типичных для лесной растительности.

Изменение доли участия опушечных видов в ходе сукцессии статистически недостоверно. При этом на 4-й стадии сукцессии они встречаются единично в виде сильно угнетенных экземпляров. Доля участия остальных нелесных групп видов в разных районах изменяется по-разному.

Доля участия степных видов статистически достоверно снижается только на 4-й стадии сукцессии в Караидельском районе. На залежах остальных районов изменение доли степных видов в ходе сукцессии недостоверно, что связано с наличием ряда видов, способных сохраняться длительное время в угнетенном состоянии в условиях дефицита освещенности (*Poa angustifolia*, *Euphorbia subcordata*, *Phleum phleoides*, *Veronica spuria*, *Potentilla humifusa* и др.). На 4-й стадии отмечается статистически достоверное снижение участия группы луговых видов в Иглинском, Мишкинском и Аскинском районах РБ, а рудеральных видов – в Аскинском, Мишкинском и Архангельском районах.

Несмотря на прослеживающиеся тенденции, различное использование залежей на начальных

этапах восстановительной сукцессии не оказало статистически достоверного влияния на участие эколого-ценотических групп видов. Отсутствие четких тенденций изменения участия различных эколого-ценотических групп видов обусловлено комплексом факторов, включающих особенности видового состава сообществ, в том числе изменение состава групп на разных стадиях сукцессии, а также историю формирования растительности на каждой залежи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование залежей в зоне широколиственных и подзоне хвойно-широколиственных лесов Башкирского Предуралья показало, что, несмотря на пространственную близость к зональным типам лесной растительности с преобладанием липы, вяза и клена, они массово зарастают пионерным видом – березой (*Betula pendula*), что ха-

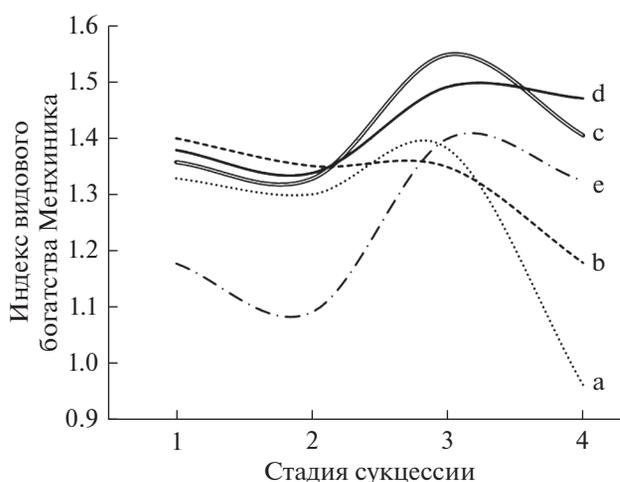


Рис. 3. Изменение видового богатства (индекс Менхника) при массовом лесовозобновлении на залежах Башкирского Предуралья в Караидельском (а), Аскинском (б), Мишкинском (с), Архангельском (д) и Иглинском (е) районах.

Таблица 3. Соотношение эколого-ценотических групп травянистых видов в сообществах залежей на разных стадиях лесовозобновления

Стадии сукцессии	Доля эколого-ценотических групп видов, %				
	лесные	луговые	опушечные	рудеральные	степные
Караидельский район (а)					
1	12.74 ± 1.09	27.75 ± 1.48	16.58 ± 1.08	30.02 ± 1.23	12.91 ± 1.24
2	12.57 ± 1.45	30.37 ± 1.51	17.54 ± 1.16	30.10 ± 1.09	9.42 ± 1.45
3	17.09 ± 1.06	29.75 ± 1.88	15.19 ± 0.87	28.69 ± 1.61	9.28 ± 1.10
4	24.18 ± 2.07	28.76 ± 2.20	14.38 ± 2.10	26.14 ± 2.50	6.54 ± 1.40
Аскинский район (б)					
1	8.35 ± 1.48	33.18 ± 1.24	12.06 ± 1.14	37.82 ± 1.62	8.58 ± 1.08
2	16.35 ± 2.00	32.46 ± 1.52	10.66 ± 1.01	31.52 ± 1.16	9.00 ± 1.01
3	20.46 ± 1.68	34.29 ± 1.68	8.93 ± 0.71	25.65 ± 0.96	10.66 ± 1.27
4	35.62 ± 1.53	28.08 ± 1.84	9.25 ± 1.62	18.84 ± 1.14	8.22 ± 1.48
Мишкинский район (с)					
1	10.76 ± 1.36	38.08 ± 2.23	12.79 ± 1.76	29.94 ± 1.78	8.43 ± 1.02
2	14.95 ± 1.31	37.25 ± 1.68	12.01 ± 1.27	27.94 ± 1.72	7.84 ± 1.24
3	19.39 ± 1.36	33.57 ± 1.49	12.53 ± 1.08	27.19 ± 1.69	7.33 ± 1.15
4	28.53 ± 1.94	29.68 ± 2.64	10.95 ± 1.77	20.17 ± 2.09	10.66 ± 1.49
Архангельский район (д)					
1	10.43 ± 1.35	36.28 ± 1.33	11.79 ± 1.28	37.41 ± 1.28	4.08 ± 0.96
2	13.24 ± 1.40	35.85 ± 1.37	9.98 ± 0.78	36.86 ± 1.26	4.07 ± 0.71
3	15.87 ± 1.05	36.03 ± 1.39	10.41 ± 1.32	33.55 ± 1.23	4.13 ± 0.89
4	37.99 ± 3.27	30.84 ± 2.27	8.12 ± 1.64	17.53 ± 2.66	5.52 ± 1.54
Иглинский район (е)					
1	14.10 ± 1.39	41.41 ± 2.41	14.10 ± 1.81	27.75 ± 3.40	2.64 ± 0.99
2	14.75 ± 1.91	35.40 ± 1.20	12.68 ± 1.20	33.33 ± 2.19	3.83 ± 0.78
3	14.76 ± 1.70	35.24 ± 2.04	11.89 ± 1.48	31.50 ± 2.24	6.61 ± 1.01
4	24.57 ± 1.91	31.63 ± 2.00	11.19 ± 1.42	28.22 ± 1.90	4.38 ± 1.06

рактрно для многих регионов европейской части России [1, 22] и обусловлено ее ежегодным интенсивным семеношением, распространением семян на большое расстояние, большой численностью и быстрым ростом всходов этого вида [23, 24]. Массовое возобновление сосны (*Pinus sylvestris*) отмечается довольно редко (только при наличии поблизости источника обсеменения) и более характерно для таежной зоны России, где распространены сосновые леса ([25, 26] и др.). При этом довольно часто на залежных землях может формироваться смешанный древостой из сосны, ели и березы ([6, 27–29] и др.).

Флористический состав растительности залежей Башкирского Предуралья может существенно варьировать даже в пределах однородного по мезоклиматическим и эдафическим условиям участка залежи, что является следствием высокого фитоценотического разнообразия серийных сообществ 1–3-й стадий сукцессии [21]. Данное

явление можно объяснить влиянием стохастических процессов, действующих независимо друг от друга и включающих вероятностное расселение, колонизацию и локальное вымирание, доступность ресурсов минерального питания, а также содействие или конкуренцию [30, 31], которые могут поддерживать или даже увеличивать бета-разнообразие с течением времени [32]. Кроме того, флористический состав формирующейся растительности на начальных этапах восстановительной сукцессии определяет влияние таких антропогенных факторов, как время вывода земель из сельскохозяйственного использования, режим использования этих земель, а также различный севооборот (виды культур, которые выращивались ранее на пашнях), обуславливающие структуру формирующейся растительности на начальных этапах восстановительной сукцессии [33].

Комплекс этих факторов (влияние порядка и времени воздействия абиотических и биотиче-

ских факторов на формирование растительных сообществ) инициирует изменение растительных сообществ в ходе сукцессии, прямо или косвенно влияет на их видовой состав, а затем либо сдерживает, либо способствует колонизации определенных видов за счет эффектов приоритета — влияния видов друг на друга в зависимости от порядка, при котором они внедрились в сообщество [34]. Данный вывод согласуется с ранее проведенными исследованиями на залежах в других регионах России ([5–7, 28, 35] и др.).

В природно-климатических условиях Башкирского Предуралья продолжительность влияния этих факторов сравнительно невелика. Основные изменения видовой богатства и смена эколого-ценотических групп видов в составе фитоценозов происходят в первые 12–15 лет с момента начала массового возобновления самосева древесных пород до формирования длительно-производных мертвопокровных березовых и березово-сосновых фитоценозов. Именно в этот период происходит внедрение видов и развиваются отношения доминирования между различными группами растений. Данная тенденция характерна для большинства сукцессий, протекающих на залежах лесных регионов умеренного пояса России [27, 28, 36]. Однако в других природно-климатических условиях влияние комплекса абиотических и биотических факторов на флористический состав залежей занимает большее время. Например, во влажных районах Атлантики и континентальной Европы переход от травяной растительности к фитоценозам с сомкнутым древостоем варьирует от 20 до 30 лет ([37, 38] и др.), а в горах Средиземного моря — более 80 лет ([8, 39] и др.).

По мере формирования древесного полога и усиления эдификаторного влияния древостоя происходят снижение влияния начальных условий формирования растительности и нивелирование флористических различий между сообществами каждой отдельной залежи, что в свою очередь приводит к снижению фитоценотического разнообразия. После формирования древостоя с плотным пологом (4-я стадия сукцессии) динамика видовой разнообразия замедляется, роль ограничивающего фактора приобретает уровень затенения древесным пологом. Видовой состав сообществ становится более стабильным, а видовое богатство значительно снижается (см. табл. 2). Однако даже в сильно затененных сообществах с проективным покрытием древостоя 80–90% и практически мертвопокровным напочвенным покровом в составе сообществ присутствует большое количество видов, типичных для рудеральной растительности (*Artemisia vulgaris*, *Artemisia absinthium*, *Cirsium setosum*, *Taraxacum officinale*, *Potentilla argentea*, *Plantago major*, *Artemisia absinthium*, *Erigeron acris*, *Tussilago farfara*, *Picris hieracioides* и др.), а также лугово-опушечного и степного разнообра-

вья (*Trifolium medium*, *Poa angustifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Achillea millefolium*, *Galium album*, *Vicia cracca*, *Leucanthemum vulgare*, *Gentiana cruciata* и др.).

Тем не менее в Башкирском Предуралье, где распространены широколиственные леса, флористический состав сообществ усложняется участием видов союза *Aconito lycoctoni-Tilion cordatae* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al., 2016 (класс *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge, 1968). В плотных березняках появляются виды неморального комплекса (*Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Poa nemoralis*, *Viburnum opulus*, *Dryopteris filix-mas*, *Ajuga reptans*, *Campanula trachelium*, *Glechoma hederacea*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria bungeana* и др.). В подзоне хвойно-широколиственных лесов иногда наблюдается увеличение участия видов класса *Vaccinio-Piceetea* (чаще всего *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, единичные экземпляры сеянцев и подроста *Picea obovata* и *Abies sibirica*), что связано прежде всего с близостью расположения темнохвойных лесов союза *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al., 2008 с высокой долей участия видов бореального комплекса [40] и зоохорией [41]. На данной стадии сукцессии подрост ели и пихты встречается единично и не способен в будущем создать фоновый древостой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая анализ лесовосстановительных сукцессий на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья, можно сделать вывод о том, что направление сукцессий в различных ботанико-географических зонах однообразно, имеет сходные тенденции и направлено на формирование длительно-производных березовых или сосновых фитоценозов. Влияние начальных условий нарушений сохраняется в сукцессионных рядах, поддерживая различия между сообществами каждой залежи, и приводит к генерации альтернативных сукцессионных состояний. Наибольшие изменения флористического состава происходят в первые 12–15 лет восстановительной сукцессии после вывода земель из сельскохозяйственного использования. Однако степень и характер нарушений с момента вывода земель не влияют на спонтанное массовое лесовозобновление и скорость сукцессии.

В дальнейшем активное лесовозобновление на залежах приводит к нивелированию флористических различий и снижению фитоценотического разнообразия (конвергенции фитоценозов). Окончательный состав растительных сообществ не может быть точно определен, поскольку он зависит от текущих внешних воздействий и динамических абиотических условий. Тем не менее при отсутствии антропогенного воздействия сукцессия будет идти под влиянием непосредственно кон-

тактирующей с залежами лесной растительности, которая в конечном итоге и будет определять видовой состав на более поздних стадиях сукцессии. По некоторым данным, развитие лесного травостоя может занять от 100 до 150 лет [1, 41], что сопоставимо с продолжительностью возобновления лесной растительности на вырубках. Однако можно предположить, что формирование лесного травостоя, характерного для зональных типов лесной растительности ЮУР, займет значительно большее время, поскольку на залежах практически полностью отсутствует лесная флора.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00186, <https://rscf.ru/project/22-24-00186/>. Часть геоботанических описаний (в Караидельском, Архангельском и Иглинском районах) была выполнена И.Г. Бикбаевым и В.Б. Мартыненко в рамках государственного задания УИБ УФИЦ РАН № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6 до начала гранта РФ.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А. и др. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 426 с.
2. Глушков И., Лупачик В., Прищепов А. и др. Картирование заброшенных земель в Восточной Европе с помощью спутниковых снимков LANDSAT и GOOGLE EARTH ENGINE. 2019. Интернет ресурс: <https://maps.greenpeace.org/maps/aal/>
3. Cramer V.A., Hobbs R.J., Standish R.J. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly // Trends in Ecology & Evolution. 2008. V. 23. № 2. P. 104–112.
4. Meiners S.J., Rye T.A., Klass J.R. On a level field: The utility of studying native and non-native species in successional systems // Applied Vegetation Science. 2009. V. 12. Iss. 1. P. 45–53.
5. 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.
6. Мошкина Е.В., Медведева М.В., Туюнен А.В. и др. Особенности естественного восстановления лесных экосистем на бывших сельскохозяйственных землях (на примере южного агроклиматического района Карелии) // Биосфера. 2019. Т. 11. № 3. С. 134–145.
7. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400.
8. Peña-Angulo D., Khorchani M., Errea P. et al. Factors explaining the diversity of land cover in abandoned fields in a Mediterranean mountain area // Catena. 2019. V. 181. 104064.
9. Жудова П.П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа: Башкнигоиздат, 1966. 124 с.
10. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
11. Корещу К., Hejný S. A new approach to the classifications of anthropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29. P. 17–20.
12. Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. Lancaster: Wageningen et University of Lancaster, 1995. 70 p.
13. Tichý L., Holt J., Nejezchlebová M. JUICE. Program for management, analysis and classification of ecological data. 2-nd ed. Brno: Masaryk University, 2011. 61 p.
14. Корчагин А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника. Т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 209–241.
15. Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
16. Foster B.L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach // Plant Ecology. 2000. V. 146. № 1. P. 1–10.
17. Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, 1988. 547 p.
18. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пос. Томск: Изд-во “ТМЛ-Пресс”, 2007. 304 с.
19. Hill T., Lewicki P. Statistics methods and applications. Tulsa: StatSoft, 2007. 832 p.
20. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
21. Широких П.С., Мартыненко В.Б., Зверев А.А. и др. Растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 37. С. 66–104.
22. Архипова М.В. Изменение лесистости в центре Восточно-Европейской равнины за последние 150 лет // Лесоведение. 2020. № 1. С. 35–45.
23. Данченко А. М., Трофименко Н.М. Экология семенного размножения березы. Новосибирск: Наука, 1993. 184 с.
24. Viherä-Aarnio A., Velling P. Seed transfers of silver birch (*Betula pendula*) from the Baltic to Finland – effect on growth and stem quality // Silva Fennica. 2008. № 42(5). P. 735–751.
25. Новоселова Н.Н., Залесов С.В., Магасумова А.Г. Формирование древесной растительности на бывших сельскохозяйственных угодьях: Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 106 с.

26. Юровских Е.В., Залесов С.В., Магасумова А.Г., Бачурина А.В. Густота и надземная фитомасса подроста сосны на бывших сельскохозяйственных угодьях // Аграрный вестник Урала. 2016. № 11 (153). С. 80–85.
27. Телеснина В.М. Динамика растительного покрова в ходе демулационной сукцессии в подзоне южной тайги (Костромская область) после разных видов сельскохозяйственного использования // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26. Вып. 3. С. 26–39.
28. Атутова Ж.В., Екимовская О.А. Основные тенденции восстановительной динамики аграрно-трансформированных геосистем Тункинской котловины // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия: Науки о Земле. 2019. Т. 27. С. 16–31.
29. Вараксин Г.С., Вайс А.А., Байкалов Е.М. Зарастание древесной растительностью земель сельскохозяйственного назначения // Вестник КрасГАУ. 2012. № 5. С. 201–205.
30. Orrock J.L., Watling J.I. Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 2010. № 277(1691). P. 2185–2191.
31. Kreyling J., Jentsch A., Beierkuhnlein C. Stochastic trajectories of succession initiated by extreme climatic events // Ecology Letters. 2011. V. 14. № 8. P. 758–764.
32. Chase J.M. Community assembly: when should history matter? // Oecologia. 2003. № 136. P. 489–498.
33. Szirmai O., Saláta D., Benedek L.K., Czóbel S. Investigation of the secondary succession of abandoned areas from different cultivation in the Pannonian Biogeographic Region // Agronomy. 2022. V. 12. №. 4:773. P. 1–22.
34. Fukami T. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2015. V. 46. P. 1–23.
35. Голубева Л.В., Наквасина Е.Н. Зарастание древесной растительностью постагрогенных земель на карбонатных отложениях в Архангельской области // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 210. С. 25–36.
36. Уткин А.И., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С. О наступлении лесной растительности на сельскохозяйственные земли в Верхнем Поволжье // Лесоведение. 2002. № 5. С. 44–52.
37. Prach K., Jongepierová I., Řehouňková K., Fajmon K. Restoration of grasslands on ex-arable land using regional and commercial seed mixtures and spontaneous succession: successional trajectories and changes in species richness // Agriculture, Ecosystems & Environment. 2014. V. 182. P. 131–136.
38. Ruskule A., Nikodemus O., Kasparinskis R. et al. Soil-vegetation interactions in abandoned farmland within the temperate region of Europe // New Forests. 2016. V. 47. № 4. P. 587–605.
39. Rey Benayas J. M., Martínez-Baroja L., Pérez-Camacho L. et al. Predation and aridity slow down the spread of 21-year-old planted woodland islets in restored Mediterranean farmland // New Forests. 2015. V. 46. № 5. P. 841–853.
40. Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / Под ред. А.Ю. Кулагина. Уфа: Гилем, 2007. 448 с.
41. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюлл. МОИП. 2013. Т. 118. № 4. С. 64–70.