

ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА БЫВШИХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЛЯХ (НА ПРИМЕРЕ ЮЖНОГО АГРОКЛИМАТИЧЕСКОГО РАЙОНА КАРЕЛИИ)

**Е.В. Мошкина¹, М.В. Медведева¹, А.В. Туюнен¹,
А.Ю. Карпечко¹, Н.В. Геникова¹, И.А. Дубровина²,
А.В. Мамай¹, В.А. Сидорова², О.В. Толстогузов³,
Л.М. Кулакова³**

¹ Институт леса, ² Институт биологии и ³ Институт экономики, Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, Россия

Эл. почта: lena_moshkina@mail.ru

Статья поступила в редакцию 18.12.2019; принята к печати 29.01.2020

На примере южного агроклиматического района среднетаежной подзоны Карелии показан хронологический сукцессионный ряд восстановления лесных сообществ. Изучен период в 110 лет после забрасывания сенокосов и пашен, представленный 20–65–110-летними реперными древостоями. Процесс постагрогенной трансформации нарушенных участков идет в направлении формирования зональных типов экосистем. Для изучаемых условий характерно восстановление хвойных древостоев с постепенным снижением доли лиственных по мере приближения их к предельному возрасту. Показано, что внутри сукцессионного ряда происходит изменение свойств почв. Изменения экофизиологических показателей состояния микробиоценоза наиболее выражены в верхнем (0–20 см) слое почв. Переход пахотных почв в залежные земли приводит к накоплению органического углерода в слое 0–10 см, что вызывает усиление дыхательной активности почв и существенное увеличение пула микробного углерода в них. В слое 10–20 см, напротив, содержание углерода микробной биомассы самым высоким было в пахотной почве хронорядя. В целом, отмечено увеличение численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп в ряду: ельник 110-летний, ельник 65-летний, березняк 20-летний, сенокос-пашня. Функциональная активность микробного сообщества была максимальной в почвах сенокоса и пашни. Показано, что через сто лет со времени выведения земель из сельскохозяйственного использования сформированные на них растительные сообщества становятся физиономически мало отличимыми от лесов, существовавших до освоения территории. Эти изменения могут быть идентифицированы по косвенным признакам. Одним из них является более высокая продуктивность древостоя по сравнению с участками, незатронутыми сельскохозяйственной деятельностью. Полученные данные комплексных исследований можно использовать при диагностике почв, находящихся на разных стадиях постагрогенной трансформации, также они могут быть основой при мониторинге природной среды.

Ключевые слова: сукцессия, хронологический ряд, сообщества, почвы.

PATTERNS OF NATURAL FOREST ECOSYSTEM REGENERATION IN ABANDONED FARMLAND (THE CASE OF THE SOUTHERN AGRO-CLIMATIC DISTRICT OF KARELIA)

**Ye.V. Moshkina¹, M.V. Medvedeva¹, A.V. Tuyunen¹, A.Yu. Karpechko¹, N.V. Genikova¹,
I.A. Dubrovina², A.V. Mamai¹, V.A. Sidorova², O.V. Tolstoguzov³, L.M. Kulakova³**

¹ Forest Research Institute, ² Institute of Biology, and ³ Institute of Economics, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

E-mail: lena_moshkina@mail.ru

The chronological succession series of forest communities regenerating in abandoned farmland is described. A period of 110 years since abandonment was studied based on reference stands aged 20–65–110 years. The typical process in the settings studied is the regeneration of coniferous stands with a gradual reduction in the share of deciduous stands as they are approaching their limit. These changes are accompanied by shifts in soil characteristics. Changes in microbial biocenoses are more apparent in the upper soil levels (0–20 cm). Transition from arable to fallow soil conditions results in organic matter accumulation at the level from 0 to 10 cm, which is associated with increasing respiratory activity and microbial carbon content. At the level of 10 to 20 cm, microbial carbon content is highest in the arable soil. The soil contents of microorganisms generally increases in the series from 110-years to 65-years old spruce forests and further on to 20-years old birch forest, grassland and arable land. A century after a land has been abandoned plant communities developed there are hardly discernible from native ones. Only indirect signs are indicative of the former. One of the signs is that the tree stands developing in abandoned farmland are far more productive than the stands that grow prior to cultivation. The results of the present study may be useful for diagnostics of soils at different stages of restoration after anthropogenic transformation and for environmental monitoring.

Keywords: succession, chronological series, communities, soils.

ВВЕДЕНИЕ

Лесные экосистемы, восстанавливающиеся на землях, выбывших из сельскохозяйственного использования, являются эффективным поглотителем углерода [23, 26, 35, 37]. Спонтанное и управляемое облесение бывших сельскохозяйственных угодий рассматривается, наряду с другими мероприятиями, как реалистичный с экономических и экологических позиций способ снижения концентрации парниковых газов в атмосфере [34]. Леса на бывших сельскохозяйственных землях учитываются как поглотитель углекислого газа в рамках Киотского протокола при соответствии ими ряду критериев.

В странах Европы и Северной Америки перевод бывших пашен, сенокосов и пастбищ в лесные насаждения охватывает значительные площади. А в ряде стран, таких как Финляндия, Испания, Новая Зеландия, Индия, Уругвай, Канада, все земли, выводимые из сельскохозяйственного использования, занимают лесными насаждениями [13]. Лесовосстановление существенно сокращает площадь обрабатываемых земель, а следовательно, и перепроизводство сельскохозяйственной продукции [38], при этом обеспечивается секвестрирование углерода атмосферы в создаваемых лесных экосистемах, что согласуется с решениями Рамочной конвенции ООН по климатическим изменениям [36, 40]. В России за период 1990–1995 гг. площадь земель сельскохозяйственного назначения уменьшилась на 34 млн га [15]. Согласно данным государственного земельного учета, площадь сельскохозяйственных угодий, подверженных зарастанию лесом, превышает 10 млн га, что «следует рассматривать как реально существующий факт крупномасштабного восстановления лесных экосистем» [1]. Зарастание лесной растительностью свободных территорий – это естественный сукцессионный процесс, который наблюдается повсеместно в лесной зоне [15], в пределах которой расположено примерно 2/3 залежных земель [17]. По оценкам Д.И. Люри и соавт. [13], в Европейской части России общая площадь залежных земель,

подлежащих естественному лесовозобновлению, составляет около 36,3 млн га.

Большое количество зарубежных и отечественных работ посвящено изучению сукцессионных процессов на бывших сельскохозяйственных землях [22, 25, 41]. Показано, что лесовосстановление в одних и тех же физико-географических условиях может проходить по разным сценариям [8, 19], но в целом следует в направлении формирования зональных типов экосистем [6, 7, 13]. Характеристики восстанавливающихся экосистем находятся в зависимости как от условий, в которых они формируются (например, площади зарастающих земель, типа почвы, таксационных показателей окружающих насаждений), так и от различных показателей, характеризующих использование участков до их забрасывания [21, 24–27]. Изучение динамики растительности, почвенного покрова и, как следствие, изменения запасов углерода по мере восстановления залежей представляется важным, так как они являются «интегральным показателем развития экосистемы» [13].

При восстановлении растительности в ходе постагрогенной сукцессии происходит изменение морфогенетических характеристик, а также физических и химических свойств почв [4, 7, 9–13, 28–33, 42]. Наименее изучена к настоящему времени динамика микробиологических свойств почв в ходе постагрогенной эволюции, хотя известно, что микробные сообщества почв весьма чутко реагируют на любые изменения природной среды, как естественные, так и антропогенные [2, 3, 14, 20, 39, 43].

Исследования постагрогенной трансформации природной среды на территории Карелии остаются немногочисленными. Они носят эпизодический характер и не учитывают специфики почв, природно-климатических особенностей, микробиологические показатели не рассматриваются.

В этой связи целью настоящей работы было на примере южного агроклиматического района Карелии установить основные особенности естественного ле-

совосстановления на бывших сельскохозяйственных землях. Данная цель предусматривала решение следующих основных задач: 1) исследование состояния древостоя и растений напочвенного покрова в ходе естественного лесовосстановления; 2) изучение отдельных свойств почв, находящихся на разных этапах трансформации экосистемы; 3) оценка микробиологических показателей почв естественных и антропогенно нарушенных экосистем.

Результаты исследований могут стать основой при проведении мониторинга природной среды, при диагностике почв агрогенно-нарушенных экосистем, находящихся на разных стадиях естественного лесовосстановления.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Объект исследований располагается вблизи города Петрозаводск, Республика Карелия (рис. 1), координаты центральной точки $61^{\circ}44'53''\text{C}$ $34^{\circ}20'35''\text{E}$. Он представляет собой используемый в течение длительного времени в качестве сельскохозяйственных угодий массив, включающий в себя как активно используемые до настоящего времени участки сенокосов и пашен, так и выбывшие из использования в последние несколько десятков лет участки с лесными фитоценозами, находящимися на разных стадиях восстановительных сукцессий. Методологической основой исследования тренда изменений почв в динамических

процессах на первом этапе была оценка базовых компонентов естественных и антропогенно нарушенных экосистем. Она включала в себя установление исторического прошлого территории (работа с архивными данными), климатических особенностей территории, почвообразующих пород, растений живого напочвенного покрова типа древостоя. Во-первых, для данной территории имеется почвенная карта крупного масштаба, показывающая, что все изучаемые участки приурочены к почвам легкосуглинистого механического состава. Легкосуглинистые почвы являются типичными для южно-таежной подзоны Республики Карелия. Во-вторых, имеются фондовые материалы, в частности аэрофото- и спутниковые снимки различной давности, позволяющие судить как о структуре территории в прошлом с точки зрения пространственной компоновки сельскохозяйственных угодий различного назначения, так и о сроках их забрасывания.

Построение хронологического сукцессионного ряда восстановления лесных экосистем осуществлялось на основании прямых наблюдений. Для этого первоначально с использованием фондовых материалов в пределах территории выявлялись потенциально ценные участки для изучения на основании таких верифицируемых параметров, как срок, прошедший с момента их забрасывания, и дешифрируемых показателей полога древостоя. Также выполнялось обширное рекогносцировочное обследование территории с подбором



Рис. 1. Расположение пробных площадей: 1 – сенокос и пашня; 2 – березняк (20 лет); 3 – ельник (65 лет); 4 – ельник (110 лет)

перспективных для включения в хронологический ряд участков и одновременной проверкой древостоев, намеченных на включение в хроноряд в ходе камеральных работ. Рекогносцировочные (маршрутные) обследования также позволили составить общее представление о структуре и характеристиках лесного покрова изучаемой территории. Следует отметить, что для сукцессионного хроноряда подбирались лесные участки, имеющие сходные лесорастительные свойства, относящиеся к наиболее представленной в изучаемых условиях зеленомошной группе типов леса.

В границах отобранных участков выполняли закладку пробных площадей, на которых изучали характеристики современного растительного покрова с учетом существующих методических указаний [18]. Были выполнены геоботанические описания с оценкой общего проективного покрытия напочвенного покрова, проективного покрытия травяно-кустарничкового, мохово-лишайникового ярусов, опада и каждого вида растений. В соответствии с общепринятыми методиками (ОСТ 56-69-83) на пробных площадях методом сплошного перечета определялись таксационные характеристики изучаемых древостоев. Материалы обрабатывались по имеющимся указаниям, далее выполнялась статистическая оценка достоверности полученных данных.

Для изучения почв, сформировавшихся в различных условиях фитоценотической среды, на каждой пробной площади закладывали полнопрофильные почвенные разрезы, для более детального исследования почвенного покрова делали прикопки. Таксономическую принадлежность почв устанавливали в соответствии с почвенной классификацией 2004 г.

Учет численности микроорганизмов различных функциональных групп, трофическую и таксономическую структуру микробоценозов проводили методом посевов на селективные питательные среды. Количество бактерий, использующих органические формы азота, учитывали на мясопептонном агаре (МПА), ассимилирующих минеральный азот – на крахмало-аммиачном агаре (КАА), бацилл – на среде МПА + суслоагар, олигонитрофилов – на среде Эшби, олиготрофных микроорганизмов – на почвенном агаре (ПА). Численность актиномицетов определяли на КАА. Комплекс целлюлозоразрушающих микроорганизмов (ЖЦМ) изучался на среде Гетчинсона. Микроскопические грибы подсчитывали на суслоагаре с лимонной кислотой. Численность микроорганизмов выражали в колониеобразующих единицах (КОЕ) на грамм абсолютно сухой почвы.

Субстрат-индуцированное дыхание (СИД) оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой. Углерод микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$, $МБ_{\text{СИД}}$) рассчитывали по формуле: $C_{\text{мик}}$ (мкг С \times г⁻¹ почвы) =

(мкл $CO_2 \times$ г⁻¹ почвы \times ч⁻¹) \times 40,04 + 0,37. Базальное дыхание (БД) определяли по скорости выделения CO_2 почвой за 24 часа инкубации при 22 °С и 60% ПВ. Скорость БД выражали в мкг С- $CO_2 \times$ г⁻¹ почвы \times ч⁻¹. Микробный метаболический коэффициент рассчитывали как соотношение скоростей выделения CO_2 из необогащенной почвы и почвы, в которую вносили избыток глюкозы: $БД/СИД = q_{CO_2}$. Анализ проводили в трехкратной повторности, на графиках представлены средние \pm стандартные отклонения.

Безусловно, спектр изучаемых показателей может быть расширен, однако для выявления и выбора «пологовых» значений антропогенной нагрузки на экосистему он представляется достаточным и может быть экстраполирован на почвы Северо-Запада России.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Начальный этап лесовосстановления вышедших из использования сельскохозяйственных земель представляет собой процесс зарастания их древесными растениями до момента смыкания крон и, соответственно, формирования сомкнутых древостоев. На изучаемой территории для этих древостоев характерно доминирование в составе исключительно лиственных пород, представленных березой пушистой, ивой козьей и ольхой серой в различных, самых разнообразных соотношениях. В модельном древостое (табл. 1) возрастом 20 лет число стволов на гектар составило 20584 при средней высоте 8,1 м. Это соответствует II классу бонитета и запасу, достигающему 149 м³/га. Общее проективное покрытие напочвенного покрова составляет 40%. Доминантом является вейник лесной *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth. Покрытие других видов незначительно, но в целом видовой состав данного лесного сообщества свидетельствует как о богатстве местообитания (таволга вязолистная *Filipendula ulmaria* (L.), щитовник картузианский *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, грушанка круглолистная *Pyrola rotundifolia* L., вероника дубравная *Veronica chamaedrys* L. и др.), так и о недавнем использовании участка в качестве сельхозугодья (горошек мышиный *Vicia cracca* L., щавель кислый *Rumex acetosa* L.) Моховой покров развит слабо (10%). Таким образом, формирующиеся древостои характеризуются высокой энергией роста и активным накоплением фитомассы.

Следует отметить, что в них отсутствует подрост ели. Это может объясняться несколькими причинами, в первую очередь – недостаточностью доступных источников семян. Кроме того, для хвойных характерно чередование годов с высоким и низким урожаем шишек и семян, что в случае с заселением вышедших из использования сельхозугодий представляется важным, поскольку лиственные с высоким урожаем семян могут выступать пионерами при заселении за-

брошенных угодий ежегодно. Также в напочвенном покрове изучаемого древостоя было отмечено присутствие злаков, которые образуют дернину, осложняющую прорастание семян хвойных пород на начальных этапах зарастания участка. Сочетание перечисленных выше факторов определяет представленность исключительно лиственных древостоев на начальных стадиях восстановления лесных экосистем на изучаемой территории.

К возрасту 65 лет в значительной степени завершен процесс естественного изреживания древостоя, особенно характерный для молодняков. К этому возрасту изучаемые сообщества характеризуются преобладанием ели в связи с частичным отпадом лиственных пород, входящих в их состав. Густота модельного древостоя возрастом 65 лет (табл. 1) составляет 2065 экз./га. Вследствие высокой сомкнутости древесного полога и, следовательно, слабого развития напочвенного покрова, общее проективное покрытие которого составляет 20%, покрытие опада достигает 95%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают кислица *Oxalis acetosella* L. (15%) и щитовник картузианский *Dryopteris carthusiana* (10%), обилие других видов (кочедыжник женский *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., голокучник трехраздельный *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., золотая розга обыкновенная *Solidago virgaurea* (L.), костяника *Rubus saxatilis* L., ортилия однобокая *Orthilia secunda* (L.) House и др.) незначительно. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет всего 5% (плеуразиум Шребера

Pleurozium schreberi (Willd. ex Brid.) Mitt., дикранум метловидный *Dicranum scoparium* Hedw., родобриум розовый *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. и др.). До этого возраста на развитии древостоя продолжает сказываться прошедшее использование участка с сельскохозяйственными целями, энергия роста довольно высокая: при средней высоте 13,9 м древостой относится ко II классу бонитета с запасом 289 м³/га, в то время как производные черничные ельники, возникшие на месте, например, сплошнолесосечных рубок, типичные для изучаемых условий, как правило, растут по классу бонитета III–III½. Для древостоя характерно появление под его пологом благонадежного возобновления ели возрастом 15–25 лет и общей численностью порядка 1000 экз./га, что при дальнейшем его развитии может служить основой для второго поколения ели.

К возрасту 110 лет происходит практически полный отпад лиственного компонента древостоев с формированием приуроченных для данных условий ельников. Немногочисленные оставшиеся в составе полога модельного древостоя экземпляры березы и осины имеют предельный для данных условий возраст, также имеется значительное количество сухостойных стволов и валежа этих лиственных пород на начальных стадиях разложения. Следует отметить, что к возрасту 110 лет из состава древостоя полностью исчезают ива козья и ольха серая, поскольку их предельный возраст составляет около 80 лет. Бонитет, как и для древостоев, находящихся на более ранних этапах развития сукцессион-

Табл. 1

Таксационная характеристика древостоев

ПП	Древесная порода	Запас, м ³ /га	Состав	Число стволов на 1 га	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Сумма площадей сечений, м ² /га
1	Ива	77,0	38Б52Ивк10Олс	11167	4,4	6,4	16,6
	Береза	56,1		8750	3,9	8,1	10,2
	Ольха	15,6		667	7,7	8,9	3,05
2	Ель	193,0	67Е16Олс12Ос5Б	1444	14,6	13,9	24,1
	Ольха	37,7		222	17,6	14,8	5,42
	Осина	29,2		44	31,4	18,3	3,44
	Береза	15,6		44	23,7	17,2	1,96
	Рябина	9,3		267	8,6	10,4	1,6
	Ива	4,1		44	13,8	13,5	0,62
3	Ель	459,0	95Е4Б1Ос	575	28,5	27,3	36,8
	Береза	17,5		71	17,3	23,3	1,69
	Осина	3,3		4	31,9	25,0	0,29

ных процессов, примерно на класс выше, чем в схожих по лесорастительным условиям производных лесах на ненарушенных землях такого же возраста. Запас древостоя в указанном возрасте достигает 480 м³/га при численности стволов равной 650 экз./га. Напочвенный покров характеризуется высоким проективным покрытием черники *Vaccinium myrtillus* L. (40%). Также заметно участие кислицы *Oxalis acetosella* L. (15%), брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. (10%) и луговика извилистого *Avenella flexuosa* (L.) Drej (7%). Из мхов преобладают плеуразиум Шребера *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt (20%) и сфагнум Гиргензона *Sphagnum girgensohnii* Russow (15%). Кроме того, были отмечены следующие виды: политрихум кукушкин лен обыкновенный *Polytrichum commune* Hedw., птилиум гребенчатый *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., ритидиадельфус трехгранный *Rhytidiadelphus triquetrus* Warnst.

Почвы участков подзолистые легкосуглинистые нормального увлажнения, сформированы на суглинистой морене разной степени завалуненности. Для всех почв характерен укороченный профиль порядка 50–70 см, что типично для условий Карелии. Основные отличия в их морфологическом строении обусловлены различной степенью и давностью антропогенного воздействия (рис. 2). Так на пашне почва утрачивает строение, характерное для естественных подзолистых почв, что позволяет отнести ее к отряду агроземов. В ходе сукцессии на участках сенокоса и

леса 20 лет наблюдаются признаки частичного восстановления текстурной дифференциации профиля. На участке леса 65 лет почва близка по морфологическому строению к естественным зональным почвам, но в ней еще наблюдаются признаки постагрогенной трансформации. Данные признаки полностью отсутствуют под лесом 110 лет, где формируется типичная подзолистая почва с характерной текстурной дифференциацией профиля и отсутствием гумусово-аккумулятивного горизонта. Для почв постагрогенной сукцессии характерно повышенное содержание органического вещества в верхней части профиля, что определяет высокую продукционную способность древостоя изучаемых участков (табл. 1).

Была изучена микробиологическая активность постагрогенных подзолистых легкосуглинистых почв. Дыхательная активность (базальное дыхание, V_{basal}) всех изученных почв в слое 0–10 см бывшего пахотного горизонта сильно варьировала (от 3 до 64 мг/кг сут). В пределах хронорядя наблюдался выраженный рост дыхательной активности почв по направлению от пашни к лесу. Содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в слое 0–10 см также очень чувствительно откликлось на изменение землепользования (рис. 3). Содержание $C_{\text{мик}}$ было минимальным на пашне, а затем в ходе постагрогенной сукцессии по мере восстановления лесной растительности и растительности напочвенного покрова содержание $C_{\text{мик}}$ значительно увеличивалось.

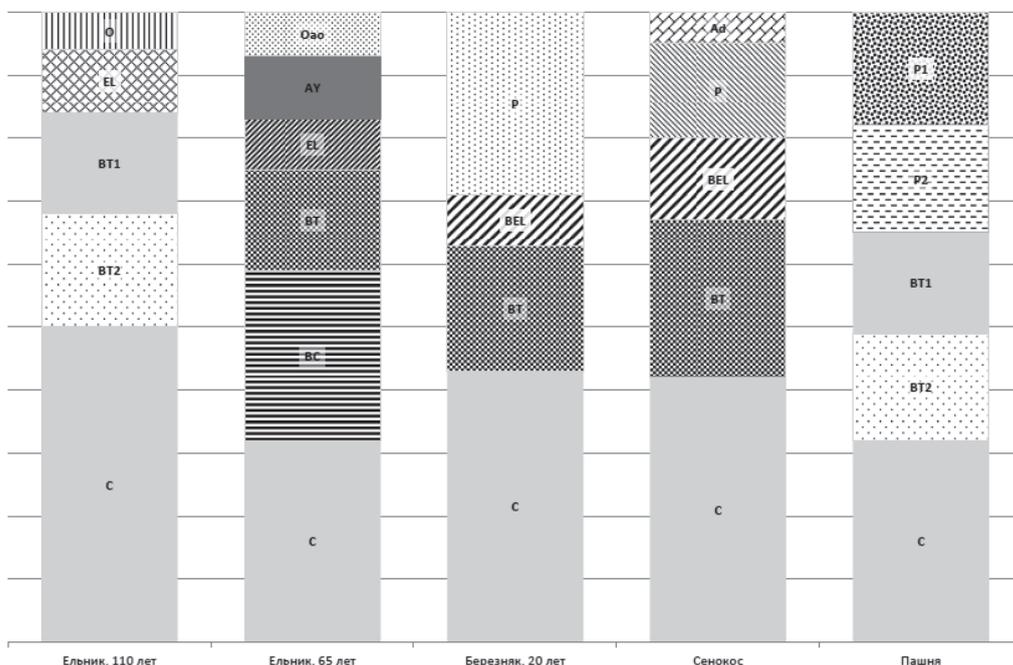


Рис. 2. Морфологическое строение почвенных профилей (на глубину 100 см) изучаемого сукцессионного ряда: ельник 110 лет – подзолистая типичная; ельник 65 лет – дерново-подзолистая постагрогенная; березняк 20 лет – агродерново-подзолистая типичная; сенокос – агродерново-подзолистая типичная; пашня – агрозем текстурно-дифференцированный типичный

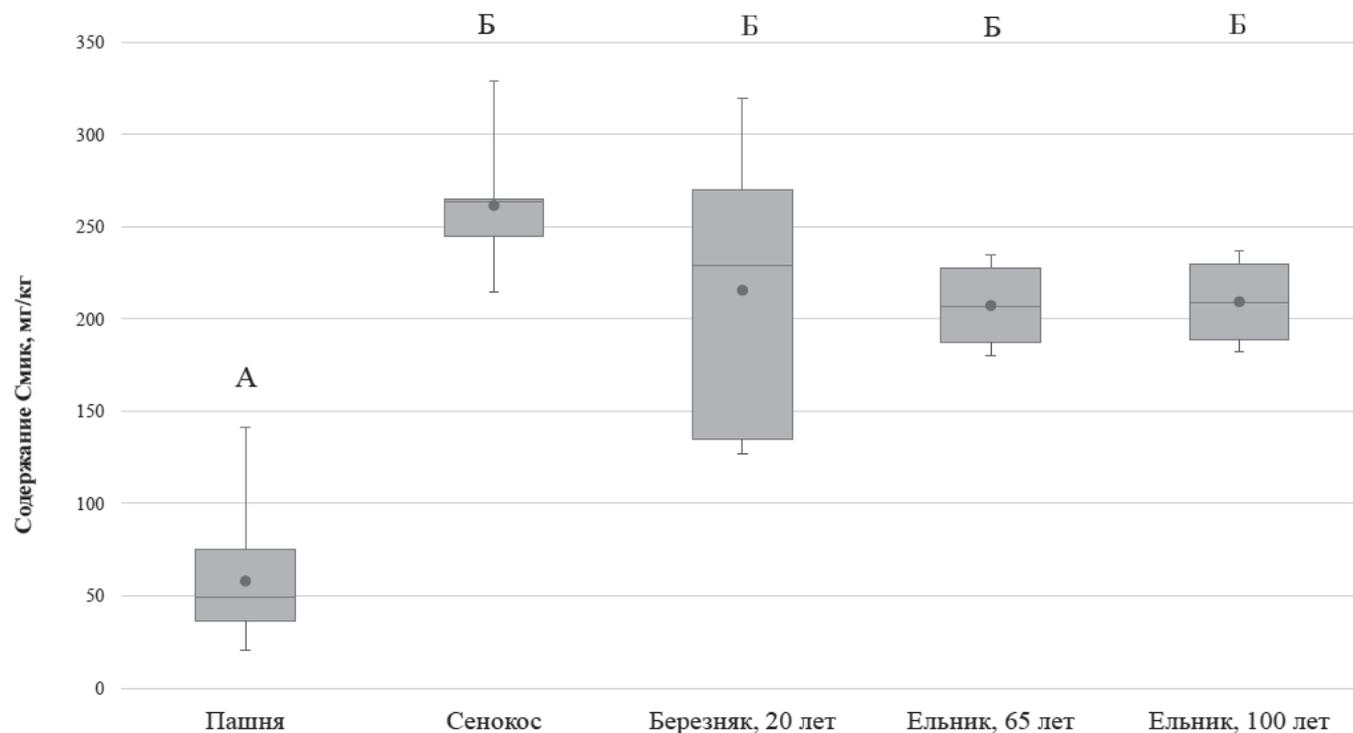


Рис. 3. Динамика содержания углерода микробной биомассы (мг/кг) в верхнем минеральном слое почв (0–10 см) изучаемого сукцессионного ряда

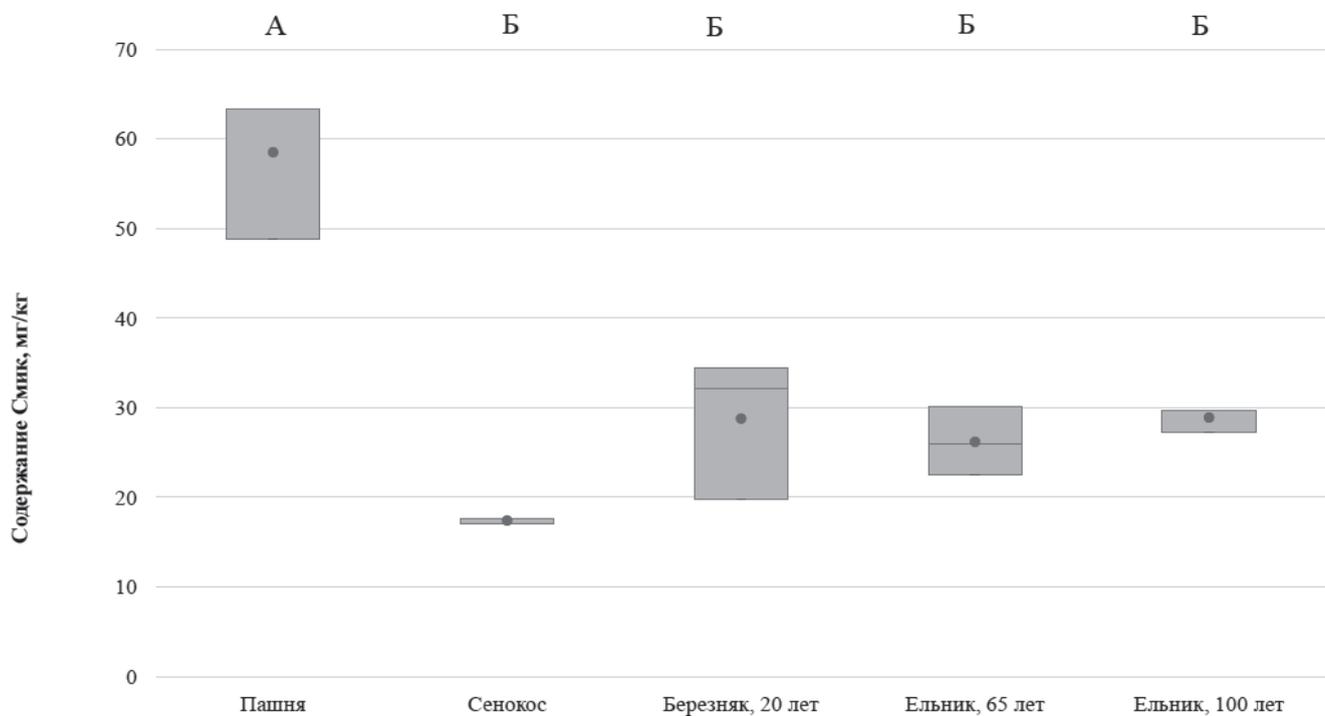


Рис. 4. Динамика содержания углерода микробной биомассы (мг/кг) в слое почв 10–20 см изучаемого сукцессионного ряда

В нижней части бывшего пахотного горизонта (10–20 см) дыхательная активность всех почв (за исключением пашни) заметно снижалась по сравнению с верхней частью 1,5–2 раза и составила от 1 до 13 мг/кг сут. Наиболее существенное снижение базального дыхания по мере увеличения глубины наблюдалось под лесной растительностью. Возможно, это обусловлено обеднением этого слоя доступным органическим веществом в результате его выщелачивания в нижележащие горизонты и подкислением, что неблагоприятно воздействует на активность микробиоценоза.

В отличие от слоя 0–10 см, в нижней части пахотного горизонта содержание $C_{\text{мик}}$ было обычно самым высоким в пахотной почве хроноряда (рис. 4). Разница в содержании $C_{\text{мик}}$ между верхней и нижней частями бывшего пахотного горизонта в почвах разновозрастных залежей составляла 20–50%, в то время как в лесных ценозах она достигала 70%. Таким образом, в ходе лесовосстановительной сукцессии имело место усиление дифференциации профиля по содержанию $C_{\text{мик}}$, которое очевидно обусловлено, главным образом, сходными процессами дифференциации почвенного профиля по содержанию $C_{\text{орг}}$.

Таким образом, при восстановлении лесной растительности на бывших пахотных почвах произошло существенное увеличение пула микробной биомассы, который в свою очередь привел к усилению их

дыхательной активности. Взаимосвязь между $C_{\text{мик}}$ и V_{basal} была достаточно тесной в пределах всего ряда изученных почв и на всех глубинах.

Проведенные исследования показали, что величина одного из индикаторных экофизиологических показателей состояния микробных сообществ, метаболического коэффициента $q\text{CO}_2$, в бывшем пахотном горизонте изучаемых почв варьировала от 0,37 до 0,86. Высокие значения $q\text{CO}_2$, близкие к 1, характеризуют интенсивные процессы разложения органического вещества. Наиболее часто встречающиеся значения $q\text{CO}_2$ около 0,49 указывают на то, что микробиоценозы изучаемых почв находятся в достаточно «комфортных» условиях по содержанию доступных питательных веществ и по температурно-влажностным условиям.

Результаты микробиологических исследований показали, что наибольшее количество сапрофитных бактерий развивается в верхних горизонтах почв, сформировавшихся под сенокосом и 20-летним березняком (рис. 5). Аммонифицирующие аэробные гетеротрофные бактерии в данных почвах также представлены в максимальном количестве. Они, как известно, окисляют азотсодержащие органические вещества до аммиака и аммиачных солей. Высокая численность бактерий-олигонитрофилов в данных почвах свидетельствует об интенсивно происходящей в почвах не

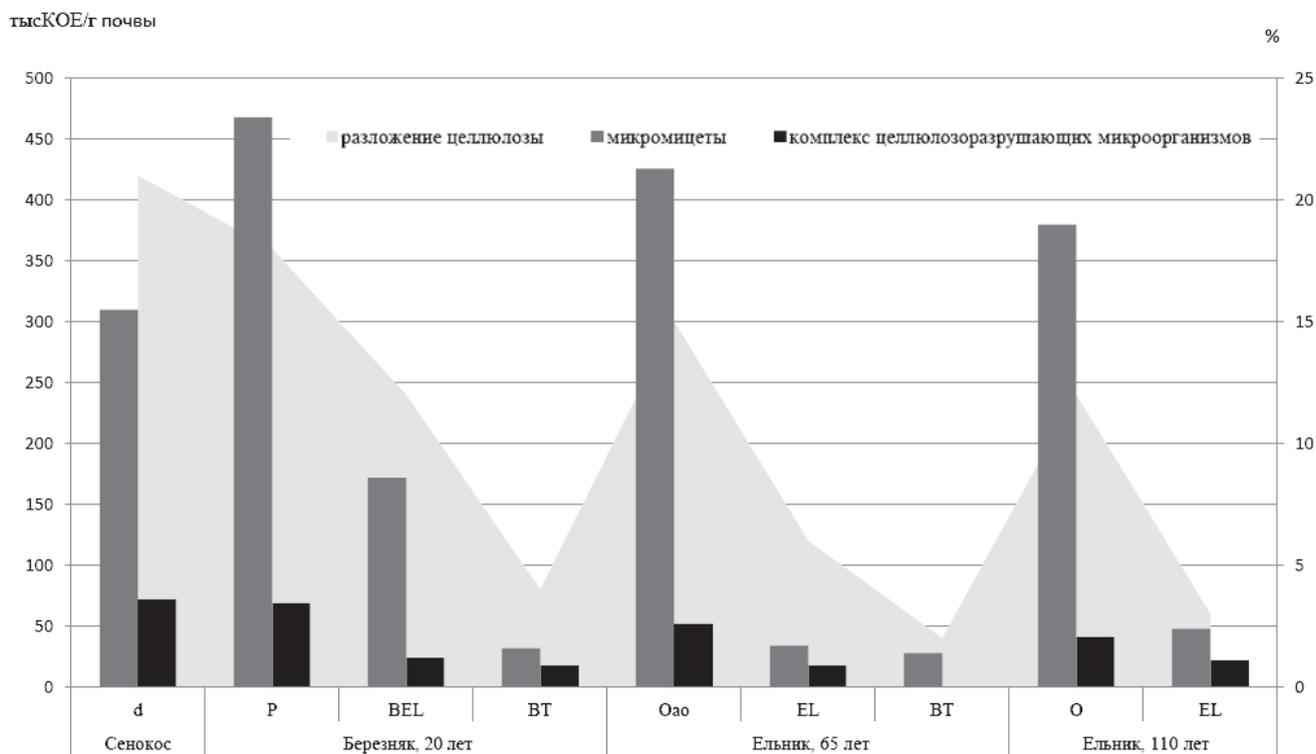


Рис. 5. Численность различных групп микроорганизмов и их функциональная активность в почвах исследуемых биогеоценозов

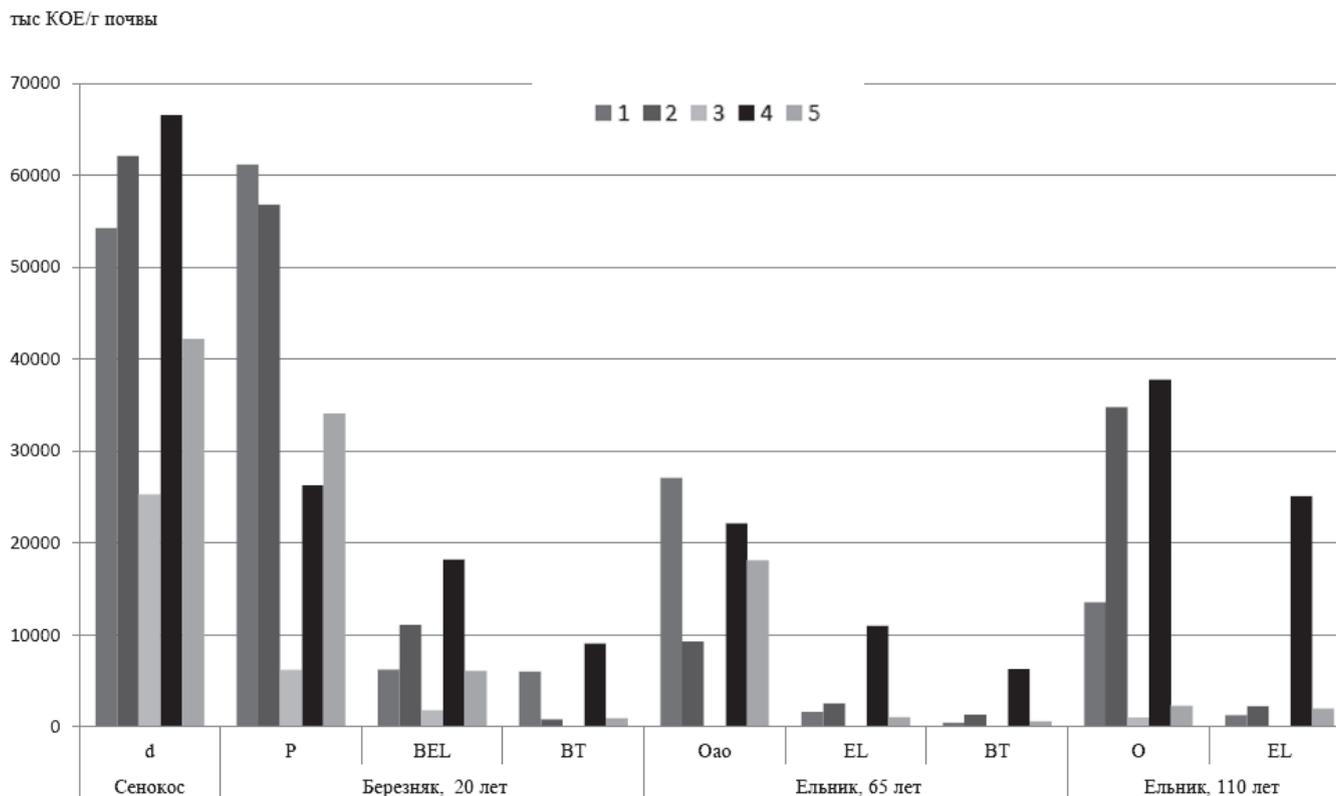


Рис. 6. Эколого-трофическая структура микробного сообщества почв, находящихся на разных стадиях лесовосстановления: 1 – бактерии, усваивающие N-NH₄; 2 – бактерии, утилизирующие N-NH₄; 3 – актиномицеты; 4 – олигонитрофилы; 5 – олиготрофы; d – дернина; P – агрогумусовый горизонт; BEL – субэлювиальный горизонт; BT – текстурный горизонт; Oao – лесная подстилка; EL – элювиальный горизонт; O – лесная подстилка

симбиотической азотфиксации, а следовательно, дополнительном поступлении элементов-биофилов в экосистему. Необходимо отметить роль актиномицетов в микробном сообществе почв, сформировавшихся под березняком и сенокосом. Эта группа микроорганизмов способна разлагать целлюлозу, тем самым вовлекая углерод в его природный круговорот.

Численность микроскопических грибов в исследуемых почвах высокая, тенденция ее изменения отмечена при формировании еловых древостоев (рис. 6).

Активность разложения целлюлозного полотна в почвах агрогенно-нарушенных экосистем высокая, что подтверждает интенсивную «оборачиваемость» элементов-биофилов в данных условиях.

В целом закономерность распределения важнейших эколого-трофических групп микроорганизмов идентична в почвах, сформировавшихся под еловыми ценозами: коэффициент минерализации и индекс олиготрофности имеют близкие значения. Напротив, в почвах, сформировавшихся под сенокосом и березняком, характер распределения иной, что «сближает» данные почвы между собой, свидетельствует об их нарушении в прошлом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные пробные площади характеризуются относительно высоким видовым разнообразием (по 11–14 видов сосудистых растений) и присутствием эвтрофов. Единственным видом, общим для всех лесных сообществ, является щитовник картузианский, типичный для ельников черничных, в том числе антропогенно нарушенных. Сравнение пробных площадей по видовому составу сосудистых растений с помощью коэффициента Жаккара показало, что наибольшим сходством закономерно обладают ельники 65 и 110 лет ($K_j = 0,86$). Сходство исследованных ельников с березняком крайне низкое ($K_j = 0,12–0,14$), что позволяет сделать вывод о средообразующем влиянии древесного яруса на видовой состав напочвенного покрова. Наибольшее количество апофитов отмечено в березняке разнотравном – 6 видов, в ельниках 65 и 110 лет – 3 и 2 вида, соответственно. Резкая смена доминантов и большое количество видов-апофитов в напочвенном покрове разнотравного березняка обусловлена историей использования исследованных участков в качестве сельхозугодий.

В ходе постагрогенной сукцессии происходит изменение свойств почв внутри сукцессионного ряда, наиболее выраженные изменения отмечены в слое 0–20 см. Изменение эдафических условий в результате агрогенной трансформации природной среды приводит к изменению микробиологических показателей, которые хорошо индицируются изменением численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп, функциональной активностью микробного сообщества.

В условиях Карелии восстановление лесных экосистем на месте бывших сельскохозяйственных угодий происходит по двум принципиально возможным вариантам: формирование типичных для таежной зоны смешанных древостоев с преобладанием хвойных пород (как правило, еловых) за период существования одного пионерного поколения лиственных пород или относительно редко встречающееся формирование длительно-производных лиственных древостоев с неопределенным сроком существования, в которых одно

поколение лиственных пород сменяет другое несколько раз, что особенно характерно для сероольшанников. Для изучаемой территории, покров которой представлен довольно богатыми почвами, типичен вариант формирования зональных экосистем за период, равный сроку существования в данных условиях лиственных пород. Таким образом, через 100–110 лет после забрасывания сельскохозяйственных земель сформировавшиеся на них сообщества становятся физиономически мало отличимыми от лесов, существовавших до освоения территории. Они могут идентифицироваться только по косвенным признакам, одним из которых является значительно более высокая продуктивность по сравнению с участками, не вовлекавшимися в прошлом в сельскохозяйственное использование.

УВЕДОМЛЕНИЕ: Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-29-05153).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Агроэкологическое состояние и перспективы использования земель России, выбывших из активного сельскохозяйственного оборота. М.: Росинформагро-тех; 2008.
2. Ананьева НД, Благодатская ЕВ, Демкина ТС. Оценка устойчивости микробных комплексов к природным и антропогенным воздействиям. Почвоведение. 2002;(5):580-7.
3. Ананьева НД, Стольников ЕВ, Сусьян ЕА, Ходжаева АК. Грибная и бактериальная микробная биомасса (селективное ингибирование) и продуцирование CO₂ и N₂O дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов. Почвоведение. 2010;(11):1387-93.
4. Базыкина ГС, Скворцова ЕБ, Тонконогов ВД, Хохлов СФ. Влияние составляющих водного баланса и температурного режима на свойства постагрогенных дерново-подзолистых почв Подмоскovie. Почвоведение. 2007;(6):685-97.
5. Владыченский АС, Телеснина ВМ. Сравнительная характеристика постагрогенных почв южной тайги в разных литологических условиях. Вестник МГУ Сер. 17. Почвоведение. 2007;(4):3-10.
6. Владыченский АС, Телеснина ВМ, Чалая ТА. Влияние растительного опада на химические свойства и биологическую активность постагрогенных почв южной тайги. Вестник МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 2012;(1):3-10.
7. Ермолаев АМ, Ширшова ЛТ. Влияние погодных условий и режима использования сенокосного луга на продуктивность травостоя и свойства серых лесных почв. Почвоведение. 2000;(12):1501-8.
8. Залесов СВ, Магасумова АГ, Юровских ЕВ. Зарастание бывших сельскохозяйственных угодий в Слободо-Турином районе Свердловской области. Леса России и хозяйство в них. 2010;(3):14-23.
9. Кечайкина ИО, Рюмин АГ, Чуков СН. Постагрогенная трансформация органического вещества дерново-подзолистых почв. Почвоведение. 2011;(10):1178-93.
10. Кузнецова ИВ, Тихонравова ПИ, Бондарев АГ. Изменение свойств залежных серых лесных почв. Почвоведение. 2009;(9):1442-50.
11. Литвинович АВ, Павлова ОЮ, Чернов ДВ, Фомина АС. Изменение гумусного состояния дерново-подзолистой песчаной почвы при окультуривании и последующем исключении из хозяйственного оборота. Агрохимия. 2004;(8):13-9.
12. Литвинович АВ, Павлова ОЮ, Дричко ВФ, Чернов ДВ, Фомина АС. Деградация кислотно-основных свойств окультуренной дерново-подзолистой песчаной почвы в зависимости от срока нахождения в залежи. Почвоведение. 2005;(10):1232-9.
13. Люри ДИ, Горячкин СВ, Караева НА, Денисенко ЕА, Нефедова ТГ. Динамика сельскохо-

зййственнх земель в ХХ веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС; 2010.

14. Мостовая АС, Курганова ИН, Лопес де Гереню ВО, Хохлова ОС, Русаков АВ, Шаповалов АС. Изменение микробиологической активности серых лесных почв в процессе естественного лесовосстановления. Вестник Воронежского гос. университета. Сер. Химия, биология, фармацевтика. 2015;(2):64-72.
15. Панкова ЕИ, Новикова АФ. Деградиационные почвенные процессы на сельскохозяйственных землях России. Почвоведение. 2000;(3):366-79.
16. Перепечина ЮИ, Глушенков ОИ, Корсиков РС. Оценка лесов, расположенных на землях сельскохозяйственного назначения в Брянской области. Лесотехнический журнал. 2015;1(17):74-84.
17. Рыжова ИМ, Ерохова АА, Подвезенная МА. Изменение запасов углерода в постагрогенных экосистемах в результате естественного восстановления лесов в Костромской области. Лесоведение. 2015;(4):307-17.
18. Сукачев ВН, Зонн СВ. Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР; 1961.
19. Уткин АИ, Гульбе ТА, Гульбе ЯИ, Ермолова ЛС. О наступлении лесной растительности на сельскохозяйственные земли в Верхнем Поволжье. Лесоведение. 2002;(5):44-52.

Общий список литературы/Reference List

1. Agroekologicheskoye Sostoyaniye i Perspektivy Ispolzovaniya Zemel Rossii, Vybyvshikh iz Aktivnogo Selskokhozyaystvennogo Oborota. Moscow: Rosinformagro-Tekh; 2008. (In Russ.)
2. Ananyeva ND, Blagodatskaya EV, Demkina TS. [Estimating the resistance of soil microbial complexes to natural and anthropogenic impacts]. Pochvovedeniye. 2002;(5):580-7. (In Russ.)
3. Ananyeva ND, Stolnikova EV, Susyan EA, Khodzhaeva AK. [The fungal and bacterial biomass (selective inhibition) and the production of CO₂ and N₂O by sod-podzol soils of postagrogenic biogeocenoses]. Pochvovedeniye. 2010;(11):1387-93. (In Russ.)
4. Bazykina GS, Skvortsova EB, Tonkonogov VD, Khokhlov SF. [Water budget items and temperature regime of postagrogenic sod-podzol soils of Moscow region and their effect on soil properties]. Pochvovedeniye. 2007;(6):685-97. (In Russ.)
5. Vladychenskiy AS, Telesnina VM. [Comparative characteristic of south taiga postagrogenic soil humus indexes for different litology conditions]. Vestnik MGU Ser 17 Pochvovedeniye. 2007;(4):3-10. (In Russ.)
6. Vladychenskiy AS, Telesnina VM, Chalaya TA. [Plant leaf fall influence on biological activity of

south taiga post agrogenic soils]. Vestnik MGU Ser 17 Pochvovedeniye. 2012;(1):3-10. (In Russ.)

7. Yermolayev AM, Shirshova LT. [Influence of climate conditions and management of sown meadows on the herbage productivity and properties of gray forest soils]. Pochvovedeniye. 2000; (2):1501-8. (In Russ.)
8. Zalesov SV, Magasumova AG, Yurovskikh EV. [Regeneration of former agricultural lands in Slovdoto-Turinsky district of Sverdlovsk region]. Lesa Rossii i Khozyaystvo v Nkh. 2010;(3):14-23. (In Russ.)
9. Kechaykina IO, Ryumin AG, Chukov SN. [Post-agrogenic transformation of organic matter in soddy-podzolic soils]. Pochvovedeniye. 2011;(10):1178-93. (In Russ.)
10. Kuznetsova IV, Tikhonravova PI, Bondarev AG. [Changes in the properties of cultivated gray forest soils after their abandoning]. Pochvovedeniye. 2009;(9):1442-50. (In Russ.)
11. Litvinovich AV, Pavlova OYu, Chernov DV, Fomina AS. [Changes in the humus status of sandy sod-podzol soil under cultivation and following removal from the economic cycle]. Agrokhimiya. 2004;(8):13-9. (In Russ.)
12. Litvinovich AV, Pavlova OYu, Drichko VF, Chernov DV, Fomina AS. [Changes in the acid-base properties of cultivated sandy sod-podzol soils as related to the layland state duration]. Pochvovedeniye. 2005;(10):1232-9. (In Russ.)
13. Lyuri DI, Goryachkin SV, Karayeva NA, Denisenko EA, Nefedova TG. Dinamika Selskokhoziaystvennykh Zemel v XX Veke i Postagrogennoye Vosstanovleniye Rstitelnosti i Pochv. [Dynamics of Agricultural Lands of Russia in the XX Century and Postagrogenic Restoration of Vegetation and Soils]. Moscow: GEOS; 2010. (In Russ.)
14. Mostovaya AS, Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Khokhlova OS, Rusakov AV, Shapovalov AS. [Changes in the microbial activity of gray forest soils during the natural reforestation]. Vestnik Voronezhskogo Gosugarstvennogo Universiteta Ser Khimiya Biologiya Farmatsiya. 2015;(2):64-72. (In Russ.)
15. Pankova EI, Novikova AF. [Soil degradation processes on agricultural lands of Russia]. Pochvovedeniye. 2000;(3):366-79. (In Russ.)
16. Perepechina YuI, Glushenkov OI, Korsikov RS. [Evaluation of forests located on agricultural lands in Bryansk region]. Lesotekhnicheskiy Zhurnal. 2015;1(17):74-84. (In Russ.)
17. Ryzhova IM, Yerokhova AA, Podvezennaya MA. [Alterations of the carbon storages in postagrogenic ecosystems due to natural reforestation in Kostroma Oblast]. Lesovedeniye. 2015;(4):307-17.
18. Sukachev VN, Zonn SV. Metodicheskiye Ukazaniya k Izucheniyu Lesa. [Manual of Forest Studies]. Moscow: AN SSSR; 1961. (In Russ.)

19. Utkin AI, Gulbe TA, Gulbe YaI, Yermolova LS. [On advance of forest vegetation to agricultural lands in the Upper Volga River Basin]. *Lesovedeniye*. 2002;(5):44-52. (In Russ.)
20. Anderson TH. Physiological analysis of microbial communities in soil: Applications and limitations. In: *Beyond the Biomass*. Rits K, Dighton J, Giller KE. (Eds.). London: J. Wiley & Sons Publ.; 1994. p. 67-76.
21. Caspersen JP, Pacala SW, Jenkins JC, Hurtt GC, Moorcroft PR, Birdsey RA. Contributions of land-use history to carbon accumulation in U.S. forests. *Science*. 2000;290:1148-51.
22. Crowder A, Harmsen R. Notes on forest succession in old fields in southeastern Ontario: The woody species. *Can Field Naturalist*. 1998;112:410-8.
23. Fan S, Gloor M, Mahlman J, Pacala S, Sarmiento J, Takahashi T, Tans P. A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. *Science*. 1998;282:442-6.
24. Goodale CL, Aber JD, McDowell WH. The long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. *Ecosystems*. 2000;3:433-50.
25. Harmer R, Peterken G, Kerr G, Poulton P. Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biol Conserv*. 2001;101(3):291-304.
26. Hooker TD, Compton JE. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. *Ecol Applicat*. 2003;13(2):299-313.
27. Houghton RA, Hackler JL, Lawrence KT. The U.S. carbon budget: contributions from land-use change. *Science*. 1999;285:574-8.
28. Kalinina O, Goryachkin SV, Karavaeva NA, Lyuri DI, Najdenko L, Giani L. Self-restoration of post-agrogenic sandy soils in the southern Taiga of Russia: Soil development, nutrient status, and carbon dynamics. *Geoderma*. 2009; 152:35-42.
29. Kalinina O, Chertov O, Dolgikh AV, Lyuri DI, Vormstein S, Giani L. Self-restoration of post-agrogenic stagnic albeluvisols: Soil development, carbon stocks and dynamics of carbon pools. *Geoderma*. 2013;207-208:221-33.
30. Karelin DV, Lyuri DI, Goryachkin SV, Lunin VN, Kudikov AV. Changes in the carbon dioxide emission from soils in the course of post-agrogenic succession in the chernozem forest-steppe. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(11):1229-41.
31. Kurganova I, Yermolaev A, Lopes de Gerenyu V, Larionova A, Kuznyakov Y, Keller T, Lange S. Carbon balance in soils of abandoned lands in Moscow region. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(1):50-8.
32. Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Myakshina TN, Sapronov DV, Lichko VI, Yermolaev AM. Changes in the carbon stocks of former croplands in Russia. *Žemės Ūko Mokslai*. 2008;15(4):10-5.
33. Lyuri DI, Karelin DV, Kudikov AV, Goryachkin SV. Changes in soil respiration in the course of the post-agrogenic succession on sandy soils in the southern taiga zone. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(9):935-47.
34. Morris SJ, Bohm S, Haile-Mariam S, Paul EA. Evaluation of carbon accrual in afforested agricultural soils. *Global Change Biol*. 2007;13(6):1145-56.
35. Pacala SW, Hurtt GC, Baker D, Peylin P, Houghton RA, Birdsey RA, Heath L, Sundquist ET, Stallard RF, Ciais P, Moorcroft P, Caspersen JP, Shevliakova E, Moore B. and nine others. Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. *Science*. 2001;292:2316-20.
36. Perez-Cruzado C, Mansilla-Salinero P, Rodriguez-Soalleiro R, Merino A. Influence of tree species on carbon sequestration in afforested pastures in a humid temperate region. *Plant and Soil*. 2011;35(1-2):333-53.
37. Silver WL, Osterlag R, Lugo AE. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restor Ecol*. 2000;8:394-407.
38. Stanturf JA, Madsen I. Restoration concepts for temperate and boreal forests of North America and Western Europe. *Plant Biosystems*. 2002;2:143-58.
39. Susyan EA. Forest succession on abandoned arable soils in European Russia: Impacts on microbial biomass, fungal-bacterial ratio, and basal CO₂ respiration activity. *Eur J Soil Biol*. 2011;47:169-74.
40. Thuille A, Schulze E-DEF. Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps. *Global Change Biol*. 2006;12:325-42.
41. Tikkanen OP, Chernyakova I, Heikkilä R. Vanished villages – imprint of traditional agriculture in forest landscape of western White Sea Karelia. *Trudy Karelsinki Nauchnogo Tsentra RAN*. 2014;6:148-56.
42. Vladychenskii AS, Telesnina VM, Rumyantseva KA, Chalaya TA. Organic matter and biological activity of postagrogenic soils in the Southern Taiga using the example of Kostroma Oblast. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(5):518-29.
43. van der Wal A, van Veen JA, Smant W, Boschker TS, Bloem J, Kardol P, van der Putten WH, de Boer W. Fungal biomass development in a chronosequence of land abandonment. *Soil Biol Biochem*. 2006;38:51-60.