

## НЕОДНОРОДНОСТЬ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПРИ ПОСТАГРОГЕННОЙ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ В СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЕ ТАЙГИ

© 2023 г. Е. Н. Наквасина<sup>а</sup>, Т. А. Парина<sup>а</sup>, \*, А. Г. Волков<sup>а</sup>, Л. В. Голубева<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова,  
Россия 163002 Архангельск, наб. Северной Двины, 17

<sup>б</sup>Архангельский педагогический колледж, Россия 163002 Архангельск, ул. Смольный Буян, 5

\*e-mail: t.parina@narfu.ru

Поступила в редакцию 05.03.2022 г.

После доработки 08.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

Представлены результаты исследований по выявлению особенностей неоднородности почвенно-растительного покрова на ранних стадиях самовосстановительной сукцессии, детерминированных биотическими и биокосными условиями, измененными под влиянием антропогенных факторов после длительной распашки на азональных окарбоначенных почвах в подзоне средней тайги (Россия, Архангельская обл., Каргопольский р-н). Объем анализируемого материала: 25 полнопрофильных почвенных разрезов, 500 почвенных проб, 125 площадок для учета видов деревьев и кустарников, 25 стандартных геоботанических пробных площадей, 250 площадок для учёта травянистых видов. Показано, что в первые 15 лет восстановительной сукцессии на залежном поле приоритет в фитоценотической значимости имеет травянистая растительность. В условиях остаточного карбонатных почв лесной зоны специализация экологических свойств, как приуроченность видов к определенным факторам, проявляется слабо и только у отдельных травянистых видов. Факторами формирования мозаичности растительного покрова на 15-летней залежи являются не изменчивость почвенных свойств и влияние поселившихся древесных и кустарниковых видов, а биологические свойства видов травянистых растений, их специфические потребности к экологическим факторам. Плодородие и увлажнение почв – главные факторы, обуславливающие варьирование растительности на этой стадии.

*Ключевые слова:* неоднородность, сукцессия, залежь, заброшенная пашня, почвенный покров, растительный покров, элементный состав пахотного горизонта, средняя подзона тайги

DOI: 10.31857/S0367059723010080, EDN: HAWHYD

Изучению неоднородности растительного и почвенного покровов в последнее время уделяется все больше внимания. Считается, что неоднородность является основополагающей в сохранении биоразнообразия и существовании видов и поддержания экосистем [1–5], а ее снижение может привести к потере биоразнообразия [6].

Формирование неоднородности представляется закономерным природным процессом [7, 8], главными факторами которого являются биотические [5], создающие фитоценогенные микрогруппировки [9]. При этом признается роль биокосных факторов, связанных с педогенными причинами и почвообразующими породами [9–12]. Относительно земель, используемых в сельском хозяйстве, однозначно признается влияние агротехнических и агромелиоративных приемов в сочетании с естественно-генетическими факторами на формирование неоднородности почвенного

покрова как в отношении морфогенетических показателей, так и изменчивости агрохимических свойств почв [4, 10, 12–15]. Уровень сельскохозяйственной нагрузки и тип землепользования определяют комбинации факторов в природно-антропогенных экосистемах, которые способствуют специализации среды обитания видов [16].

Распахивание почв природных ландшафтов при вовлечении в сельскохозяйственную деятельность влияет на формирование неоднородности почв неоднозначно. Гетерогенность почвенного покрова по отдельным параметрам может снижаться, по другим увеличиваться – эти изменения имеют региональный характер [15, 17]. Так, агрогенное воздействие выравняет агрофизические и агрохимические показатели верхнего почвенного слоя [9, 12, 18], но в то же время при интенсивном сельскохозяйственном производстве неравномерность внесения удобрений при-

водит к усилению гетерогенности связанных с ними свойств [8, 19]. Кроме того, на пашнях, в верхнем гомогенном слое почв (пахотном горизонте), могут сохраняться мозаики природных почв, связанные с внутренним рельефом почвообразующих пород [9, 11] и сохраняющие свое влияние во время восстановительной сукцессии. Распахивание почв нарушает естественные процессы и сохраняет свое воздействие длительное время [12, 15], оказывая влияние на сукцессионные процессы. Мозаичность почвенно-растительного покрова при демутиационных сукцессиях усиливается при расселении на открытые местообитания опушечной и луговой растительности [18].

Неоднородность растительного и почвенного покрова различных ландшафтов чаще рассматривалась представителями отдельных специальностей – геоботаниками, почвоведом, агрономами, а число комплексных работ невелико. Знание пространственной неоднородности почв востребовано для точного земледелия: для оптимального управления продуктивностью посевов с учетом плодородия почв на каждом метре поля [2, 7, 8, 15], для мониторинга и оценки уровня деградации земель [20] и сельскохозяйственного управления [21]. Мозаичность растительности в различных ландшафтах изучали для познания структуры фитоценозов, динамики смен растительности, моделирования биоразнообразия и изучения продуктивности биогеоценозов [5, 13, 22–24]. Все чаще экосистемы рассматриваются комплексно, с междисциплинарных точек зрения [21], основываясь на мозаично-циклической концепции развития экосистем [25] и учитывая их разные элементы [4, 25, 26].

При этом важным считается изучить не только мозаичность растительного покрова и почвенной среды, но и их взаимодействие [26, 27] в системе “вид–среда обитания” [2, 28]. Мозаичность почвенного покрова обеспечивает неоднородность и разнообразие автохтонных и аллохтонных видов растений и микроорганизмов [4, 29], так как создаются экологические ниши для их поселения. Так, на черноземах именно пространственная составляющая и экологические функции почв обеспечили 43.6% разнообразия почвенной микрофлоры [30].

Особый интерес с точки зрения неоднородности почвенно-растительного покрова вызывают залежи (выведенные из оборота пашни), проходящие этапы восстановительной сукцессии при зарастании лесом. Отчуждение пашни не только влияет на рост древесной растительности, но и запускает различные механизмы процесса самозарастания [31, 32]. Поселение видов деревьев и кустарников начинает усиливать прежде всего почвенную неоднородность [20, 28]. В то же время, по данным Vellend et al. [33], в лесах, сформиро-

ванных на бывших полях, биоразнообразие ниже по сравнению с нативными, что может сохраняться столетиями.

Отчуждение сельскохозяйственных земель из активного пользования, охватившее не только Россию, но практически все регионы мира, вызывает проблему экологических изменений в ландшафтах, которые предсказать невозможно [34] из-за значительных локальных и региональных особенностей влияния абиотических и биотических факторов, типов окружающих залежи сообществ, предшествующих агротехнических воздействий и применяемых технологий. Для прогнозирования реакции видов на изменение ландшафта, динамики формирования сообществ необходимо изучение процессов зарастания таких земель с учетом типологических характеристик почв, общей сукцессионной смены растительности и истории поля.

Цель наших исследований – выявить особенности неоднородности почвенно-растительного покрова на ранних стадиях самовосстановительной сукцессии, детерминированные биотическими и биокосными условиями, измененными влиянием антропогенных факторов после длительной распашки, для прогнозирования потенциала формирования лесных насаждений в подзоне средней тайги на азональных окарбонированных почвах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для Европейского Севера России исторически характерно мелкополье. В советское время нередко проводили перепланировку полей, в частности при укрупнении совхозов, что приводило к объединению полей разных сроков использования, припахиванию вновь осваиваемых участков с разной технологией освоения. Все это влияло на мозаичность почвенного покрова в пределах большого поля при его забрасывании. Окружающий лес является источником обсеменения залежи лесными видами. Под пологом древесной растительности на землях сельскохозяйственного пользования сохраняется потенциал сорной и культурной растительности многопольного севооборота.

Объектом нашего изучения было заброшенное поле площадью 44.7 га в районе бывшей деревни Васильево (Каргопольский р-н Архангельской обл., 61°30'41.79" с.ш., 38°47'30.92" в.д.). Предмет изучения – неоднородность почвенно-растительного покрова заброшенного поля.

Неоднородность понимается нами как варьирование свойств в пространстве и во времени [35], а однородность соответственно как константность значений в пределах изучаемого объекта [36]. Неоднородность почвенного покрова



**Рис. 1.** Расположение трансекты на поле в районе бывшей деревни Васильево Каргопольского р-на Архангельской области (а) и местоположение объекта исследований на Русской равнине (б).

залежного поля анализируется нами через оценку показателей, характеризующих пространственную изменчивость (мощность пахотного слоя, гранулометрический состав, содержание элементов питания), которая возникает в процессе залежобразования. Неоднородность растительного покрова оценивается через элементы горизонтальной структуры растительности, которая проявляется в том, что на разных участках преобладают (имеют высокий индекс фитоценотической значимости) растения разных видов и/или отсутствуют растения каких-либо видов, встречающиеся в окружающих залежь фитоценозах.

Для Каргопольской суши, где проводились исследования, характерны аazonальные текстурно-метаморфические грубогумусированные остаточнок-карбонатные почвы [37], сформированные на карбонатной морене и известковой плите. Эти почвы широко использовались в сельском хозяйстве, как правило, обладают одновременно практически несовместимыми свойствами: высокой гумусностью, высоким значением рН, с одной стороны, и оподзоленностью, с другой.

Рассматриваемое нами поле имеет сложную историю, связанную с двукратным укрупнением: в послевоенное время поле укрупняли за счет отжига и распашки лесного участка, позднее (1960-е годы) — за счет припахивания старых огородов бывшей деревни и поймы ручья. Таким образом, время сельскохозяйственного использования поля колеблется от 30 лет до более века (на полях деревенских огородов). В последние десятилетия перед забрасыванием залежное поле использовалось в многопольном севообороте. По данным СХП «Каргопольское», в севообороте выращивали кормовые многолетние злаки, бобовые культуры (горох, клевер), зерновые культуры (овес, ячмень, озимую и яровую рожь), после уборки культур поле передавалось под осеннее пастбище для крупного рогатого скота. Поле заброшено окончательно в 1999 г., обследовано нами в 2015 г.

На территории поля вдоль его длинной стороны, примыкающей к лесу, заложили трансекту:

25 точек с интервалом 20 м, общая длина трансекты 500 м (рис. 1). Подобная методика изучения мозаичности почвенно-растительного покрова применяется как в России, так и за рубежом [13, 14, 38].

Общий рельеф поля равнинный, высота над уровнем моря — 136 м, встречаются линейные перепады 50–80 см, представленные колеями, оставленными машинами. Поле с трех сторон окружено лесом. В нулевой точке трансекты произрастает 90-летний сосняк хвощово-разнотравный (состав 8С2Е + Б): средняя высота *Pinus sylvestris* —  $29.5 \pm 0.8$  м, диаметр —  $33.3 \pm 1.7$  см. Согласно перечету на пяти площадках размером  $2 \times 5$  м, подрост (2300 шт/га) представлен *Pinus sylvestris*, *Picea abies* × *P. obovata*, *Populus tremula* и *Betula pendula* × *B. pubescens* (состав 39С35Е17Ос9Б) в основном средней крупности (0.5–1 м); подлесок (900 шт/га) представлен *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia* и *Juniperus communis*. Почва органо-аккумулятивная светлогумусовая глееватая остаточнок-карбонатная среднесуглинистая.

В конечной точке трансекты произрастает 80-летний осинник разнотравный (снытьевый), в состав которого входят *Populus tremula*, *Betula pendula* × *B. pubescens*, *Alnus incana* и *Picea abies* × *P. obovata*, *Pinus sylvestris* (8Ос2Б + Олх ед. Е, С). Диаметр *Populus tremula* составляет в среднем  $52.2 \pm 5.6$  см, высота —  $32.2 \pm 1.3$  м. Подрост (11000 шт/га) представлен *Alnus incana* и *Picea abies* × *P. obovata* (состав 91Олх9Е) высотой не более 1.5 м, подлесок (2400 шт/га) — *Padus racemosa*, *Salix caprea* и *Sorbus aucuparia*. Почва текстурно-дифференцированная дерново-подзолистая остаточнок-карбонатная легкосуглинистая.

Точки опробования закрепляли в натуре колышками с указанием номера. У каждой из точек закладывали почвенный разрез с описанием горизонтов и диагностикой почвы. Отбирали пробы почвы металлическим буром для определения плотности сложения по общепринятой методике с толщи пахотного горизонта (5–15 см) с интервалом 1 м на расстоянии 10 м в обе стороны от точки

опробования (20 проб в каждой точке опробования, всего 500 проб). Эту же почву использовали для химических анализов, проводимых по общепринятым методикам. Состав и численность видов деревьев и кустарников описывали на 5 площадках размером  $2 \times 5$  м, расположенных вблизи опорной точки, напочвенный покров – на 10 площадках размером  $1 \times 1$  м, расположенных в пределах геоботанической площади  $10 \times 10$  м, с центром в точке опробования. Всего было заложено: 25 полнопрофильных почвенных разрезов, 125 площадок для учета видов деревьев и кустарников, 25 стандартных геоботанических пробных площадей, 250 площадок для учета травянистых видов. Для каждого вида определяли проективное покрытие по равномерной шкале (0–5–10–15...95–100%). Номенклатура видов указана по сводке С.К. Черепанова [39].

Чтобы учесть проективное покрытие и встречаемость вида в напочвенном покрове, использовали фитоценотический индекс (индекс Понятовской – Сырокомской, индекс фитоценотической значимости, ИФЗ) [40]:

$$I = \frac{n}{N} \Sigma P,$$

где  $I$  – фитоценотический индекс, ИФЗ;  $n$  – число площадок, на которых отмечен вид;  $N$  – общее число площадок;  $\Sigma P$  – сумма проективных покрытий вида на отмеченных площадках. Для удобства значения полученных индексов логарифмировали.

Анализировали данные о соотношении на трансекте эколого-ценотических групп видов растений [41], групп по отношению к фактору увлажнения, фактору трофности почвы, соотношение групп по жизненным формам [42].

Элементный состав пахотного горизонта почв определяли на CHNS анализаторе EA 3000 в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Арктика” Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова. Подвижные формы фосфора и калия определяли после экстрагирования раствором соляной кислоты (0.2 моль/дм), с последующим количественным измерением подвижных соединений фосфора на фотоэлектроколориметре и калия – на пламенном фотометре в лаборатории САС “Архангельская”.

Для анализа флористической структуры и экологических условий в пределах трансекты использована ординация методом NMS (мера расстояния – коэффициент Сьеренсена) в программном пакете PC-ORD 6.0 [43]. Интерпретация полученных осей ординации проведена с использованием индикаторных значений по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [44], расчет которых выполнен в программе Ecoscale 5.0 [45]. Для анализа

видового списка, расчета индексов сходства/различия и ординации использовали R и пакет Vegan [46].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Неоднородность почвенного покрова.** Почва поля диагностируется как старопахотная реградированная текстурно-дифференцированная дерново-подзолистая остаточно-карбонатная. Однако на линии трансекты выделяются две почвенные разновидности, занимающие 60 и 40% площади поля соответственно. Отличия проявляются прежде всего в строении нижней части почвенного профиля, не затронутой вспашкой. Это не позволяет отнести почвенный покров поля к однородному в типологическом отношении.

Вскипание почвы от НС1 на глубине 40–55 см подтверждает окарбончатость почвообразующей породы. Изменчивость толщи пахотного горизонта и общей толщи почвы менее 25% (табл. 1), и показатели в пределах трансекты оцениваются как однородные [47]. Изменчивость толщи образующегося реградированного горизонта W (39%) носит ценотический (вторичный) характер, при сохранении первичных признаков почвообразования (толщи почвы до почвообразующей породы) и выравненного пахотной деструкцией агрогенного горизонта Pw.

Деструктивные изменения почвы, созданные 30-летней вспашкой, сохраняются, несмотря на 15-летнее восстановление и зарастание видами трав, деревьев и кустарников. Плотность сложения почвы имеет минимальную изменчивость из всех изученных показателей (3%), что согласуется с исследованиями других авторов [12, 15].

Слабая изменчивость по протяженности трансекты в пределах поля характерна для обменной кислотности, содержания органического углерода и связанного с ним содержания гумуса (8–21%). Несмотря на низкую изменчивость показателя  $pH_{KCl}$ , реакция среды значимо влияет на содержание подвижного калия ( $r = 0.73$  при  $p \leq 0.05$ ) и определяет степень сформированности реградированного горизонта ( $r = -0.59$  при  $p \leq 0.05$ ).

В нашем случае неоднородность пахотного горизонта в пределах поля проявляется по содержанию подвижных форм фосфора и калия (рис. 2а), коэффициент изменчивости которых составляет 46–53%. Это может быть связано как с изначальной невыравненностью внесения удобрений в период сельскохозяйственного использования поля, так и носить ценотический характер и заключаться в поступлении опада различного качества при зарастании поля. На большую изменчивость содержания фосфора в пахотных горизонтах дерново-подзолистых почв указывается в ряде источников [8, 19], однако уровень изменчивости определяется литологией почв [15].

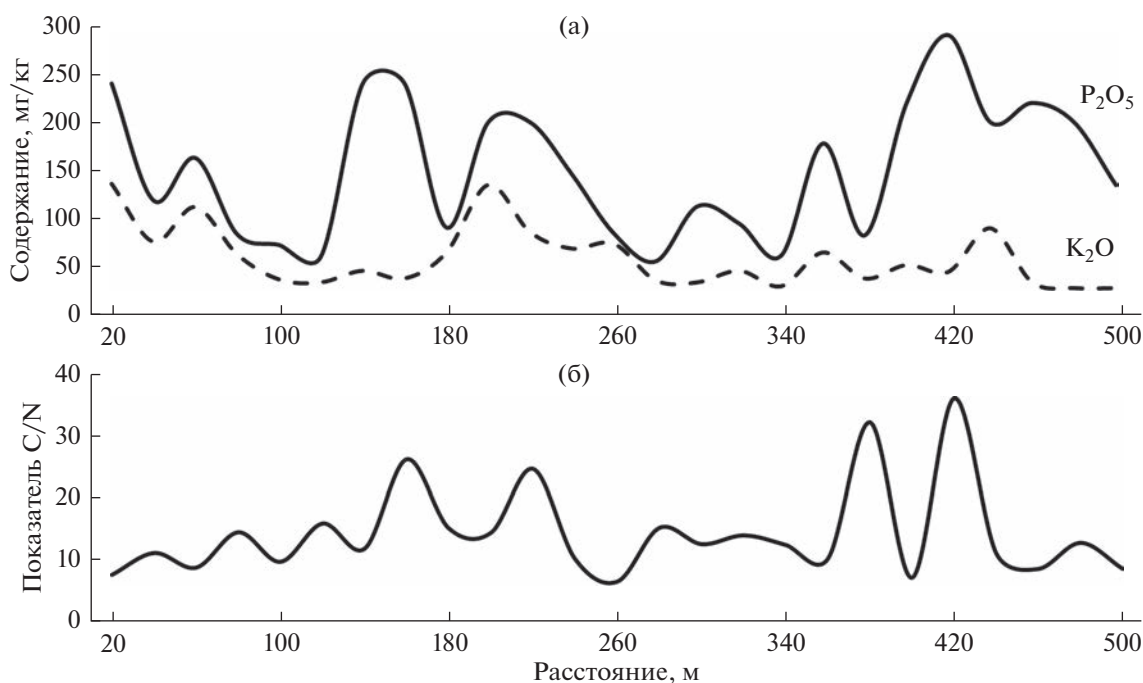
**Таблица 1.** Характеристики почвенных переменных

Показатель		$M \pm m$	Минимум– максимум	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %
Содержание, мг/кг	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	151.8 ± 14.0	56.0–290.0	69.9	46
	K <sub>2</sub> O	59.9 ± 6.3	28.0–136.0	31.6	53
Элементный состав, %	N	0.09 ± 0.01	0.01–0.16	0.05	41
	C	1.25 ± 0.05	0.58–1.76	0.26	21
Содержание гумуса, %		2.2 ± 0.1	1.0–3.0	0.5	21
C/N		15.8 ± 1.8	7.0–35.0	8.0	50
pH <sub>KCl</sub>		5.8 ± 0.1	4.8–6.8	0.5	8
Плотность сложения, г/см <sup>3</sup>		1.25 ± 0.01	1.19–1.30	0.03	3
Мощность, см	W	7.7 ± 0.6	3.0–12.0	3.0	39
	Pw	19.8 ± 0.7	13.0–26.0	3.3	17
	Профиль	43.7 ± 1.5	31.0–62.0	7.5	17

Примечание:  $M$  – среднее значение,  $m$  – стандартная ошибка; W – мощность реградированного горизонта, см; Pw – мощность пахотного горизонта, см; Профиль – мощность профиля, см.

В пределах изученного поля изменчивость содержания азота (41%) при небольшой изменчивости количества органического углерода (21%) обеспечивает высокую изменчивость показателя C/N, который колеблется от 7 до 35 при коэффициенте изменчивости 50% (табл. 1, рис. 26). По мнению ряда авторов [3, 26, 29], пространственная неоднородность содержания N и показателя C/N в почве может способствовать повышению

разнообразия растительности, в том числе и древесной, играя активную роль в сохранении богатства видов. Есть мнение [48], что именно содержание органического углерода определяет 50% физических свойств почвы, прежде всего структурообразование, и, следовательно, совместно с азотом отражает изменения, происходящие как в органогенной, так и минеральной частях почвы под влиянием лесных пород [31].



**Рис. 2.** Изменчивость содержания подвижных форм фосфора и калия (а) и показателя C/N (б) в пределах трансекты залежного поля.

**Таблица 2.** Корреляционная связь почвенных показателей с факторами гумусонакопления

Показатели	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
N, %	0.0	-0.2	1.0	0.4	0.4	0.1	<b>-0.7</b>	0.4	0.3	0.3	0.0
C, %	<b>-0.5</b>	0.1	0.4	<b>1.0</b>	<b>1.0</b>	0.2	-0.3	-0.1	0.0	-0.2	0.3
C/N	0.0	0.4	<b>-0.7</b>	-0.3	-0.3	-0.01	1.0	<b>-0.5</b>	-0.3	-0.3	-0.1

Примечание: 1 – содержание  $P_2O_5$ , мг/кг; 2 – содержание  $K_2O$ , мг/кг; 3 – содержание N, %; 4 – содержание C, %; 5 – содержание гумуса, %; 6 –  $pH_{KCl}$ ; 7 – показатель C/N; 8 – мощность реградированного горизонта W, см; 9 – мощность пахотного горизонта Pw, см; 10 – мощность профиля, см; 11 – плотность сложения, г/см<sup>3</sup>. Полу жирным выделены достоверные значения коэффициента корреляции.

Установлено, что в пределах трансекты залежного поля влияние содержания азота и углерода на изученные показатели и свойства почвы незначительное (табл. 2). Прослеживается лишь значимая связь содержания подвижного фосфора с углеродом ( $r = -0.5$  при  $p \leq 0.05$ ). Прямая значимая корреляционная связь ( $r = -0.5$ , достоверен при  $p \leq 0.05$ ) между показателем C/N и мощностью формирующегося реградированного горизонта Pw в верхней части пахотного горизонта позволяет говорить о связи величины C/N с развитием дернины при залужении поля. Этот горизонт густо насыщен корнями и обеспечивает запасы корневого опада, насыщенного азотом, при разрастании бобовых, в частности *Trifolium pratense*. Мощность реградированного горизонта оказалась не связана с содержанием азота и калия ( $r = 0.4$  при  $p \leq 0.05$ ), но в определенной мере обусловлена рыхлостью пахотного горизонта ( $r = 0.4$  при  $p \leq 0.05$ ).

**Неоднородность растительного покрова.** В результате процесса восстановительной сукцессии на заброшенном поле сформировался растительный покров, характеризующийся определенными сходными чертами, с одной стороны, и неоднородностью, с другой. Общий флористический список сосудистых растений в пределах трансекты (всего флористический учет вдоль трансекты выполнен на 3750 м<sup>2</sup>: 125 площадок по 10 м<sup>2</sup> для учета видов деревьев и кустарников; 25 стандартных геоботанических пробных площадей по 100 м<sup>2</sup>, в пределах которых 250 площадок по 1 м<sup>2</sup> для учета травянистых видов) включает 101 вид из 75 родов и 33 семейств. Основу составляют покрытосеменные растения (отдел Magnoliophyta), среди них преобладают двудольные; отдел Equisetophyta представлен тремя видами из рода *Equisetum*; отдел Polypodiophyta – одним видом из рода *Athyrium*; отдел Lycoperidiophyta – одним видом из рода *Lycopodium*. Кроме того, на трансекте зарегистрированы три вида из отдела Bryophyta, один напочвенный вид из Lichenophyta.

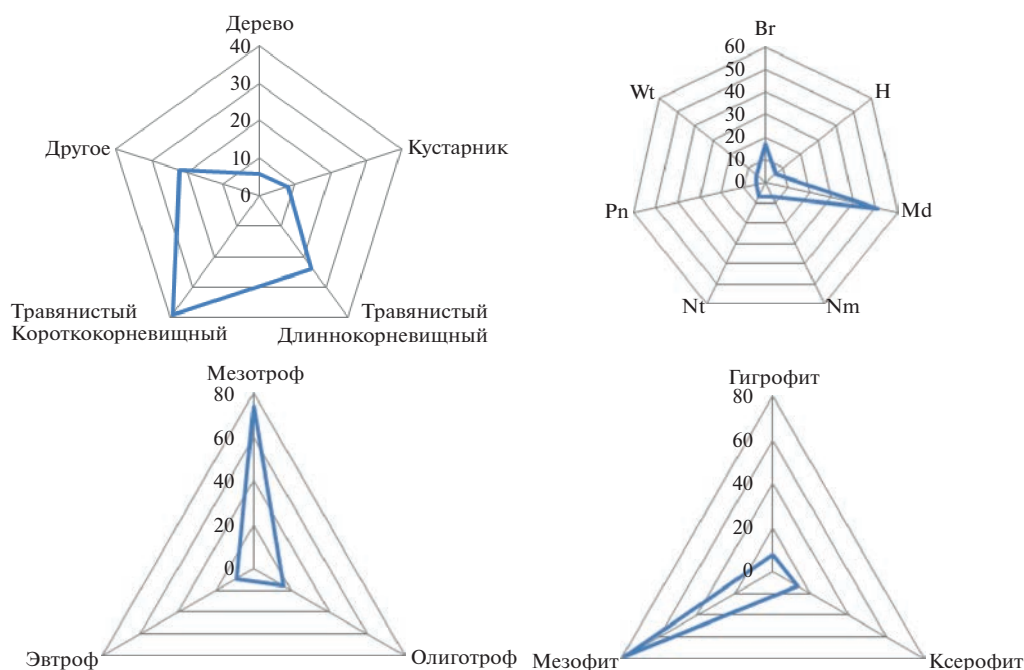
В целом наибольшее участие в сложении растительного покрова залежного сообщества (по количеству видов и их проективному покрытию) принимают травянистые короткокорневищные

гемикриптофиты со средней требовательностью к почвенному питанию и влаге (рис. 3). Деревья и кустарники (исходя из численности и габитусных размеров) пока играют незначительную роль в сложении залежного сообщества (см. рис. 3), однако сами по себе, при отсутствии всех видов хозяйственной деятельности, они являются существенным перспективным ценотическим фактором, повышающим уровень неоднородности [49]. Преобладающей эколого-ценотической группой ожидаемо (при отсутствии пока большей ценотической роли деревьев и кустарников) является луговая-луговоопушечная – это виды *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale* и др.

В то же время считается, что заметное воздействие древесных пород на почву и нижние ярусы растительности проявляется уже в первые 20 лет [50] и заключается в постепенном изменении уровня освещенности, качества и количества опада, состава кроновых вод и прежде всего отражается на почвенной биоте [51]. В условиях Каргопольской суши деревьям и кустарникам для этого требуется больше времени.

Пул древесных пород на изучаемом поле представлен основными лесообразующими видами: *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *Alnus incana*, а также видами подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Juniperus communis*, *Rosa majalis*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. acutifolia*). Средняя численность для видов деревьев –  $63 \pm 6.1$  шт/100 м<sup>2</sup>, основных лесообразующих видов подроста –  $47 \pm 4.2$  шт/100 м<sup>2</sup>, видов подлеска –  $16 \pm 3.6$  шт/100 м<sup>2</sup>, причем подлесок на 86% представлен видами ив.

Окружение поля лесными массивами с трех сторон определило одновременное поселение на нем основных лесообразующих видов посредством распространения семян от стен леса. По возрастному и размерному составу пула подроста (от всходов до деревьев высотой более 1.5 м) просматривается первоочередное заселение видами хвойных: *Pinus sylvestris* – доля в численности составляет 67%, в меньшей степени *Picea abies* – 19%. Доля подроста лиственных невелика (14% от общей численности деревьев), среди них много всходов *Betula pendula* (до 64 шт/100 м<sup>2</sup>).



**Рис. 3.** Соотношение эколого-ценотических групп видов в пределах трансекты залежного поля: Br – бореальная; H – высокотравная; Md – луговая и лугово-опушечная; Nm – неморальная; Nt – нитрофильная; Pn – боровая; Wt – водно-болотная (гигрофильная).

Вдоль трансекты в разных точках количество отдельных древесно-кустарниковых видов и их численность неоднородны (рис. 4). Особенно высокая изменчивость численности характерна для подлеска – от 1 до 51 шт/100 м<sup>2</sup>; для подроста коэффициент изменчивости численности в пределах трансекты составляет 45%.

Видовая насыщенность на 100 м<sup>2</sup> для травяного яруса вдоль трансекты в среднем составляет 27 видов – по отдельным участкам трансекты она варьирует от 14 до 35 видов. Проявляется влияние численности древесных и кустарниковых пород на видовое разнообразие травяного яруса ( $r = -0.25$  при  $p \leq 0.05$ ). Разрастание крон деревьев и кустарников изменяет уровень освещенности, меняется растительный опад, однако в молодом возрасте влияние древесных пород не оказывает кардинального влияния на состав напочвенного покрова, что согласуется с мнением ряда исследователей [50]. По их данным, признаки леса при зарастании полей начинают проявляться через 20 лет после отчуждения и начала зарастания древесными и кустарниковыми породами. На этой стадии сукцессионного развития, несмотря на поселение видов деревьев и кустарников, залежный ценоз все еще относится к луговой стадии развития, с преобладанием травянистых рыхлокустовых видов.

Наибольший индекс фитоценотической значимости обнаружен для таких видов травяного

яруса, как *Trifolium pratense* (ИФЗ = 7.5), *Hypericum perforatum* (ИФЗ = 6.5), *Galium mollugo* (ИФЗ = 6.4), *Briza media* (ИФЗ = 6.4) и *Leucanthemum vulgare* (ИФЗ = 5.8). Показатель учитывает встречаемость вида и покрытие, но в пределах трансекты проективное покрытие видов с высоким фитоценотическим индексом меняется. Интересно отметить, что по нашим наблюдениям *Elytrigia repens* всегда является индикатором молодых залежей на пойменных почвах района исследований, а в условиях 15-летнего самовосстановления окультуренных окрещенных почв не проявляет высокую фитоценотическую значимость. Этому могло способствовать быстрое разрастание других видов, в частности из семейства бобовых, в условиях повышенного плодородия почв с благоприятной для них реакцией среды.

Характер распространения видов, поселившихся на залежном поле после его отчуждения из активного севооборота, обусловлен многими факторами: возможностью заноса зачатков, семенным и/или вегетативным расселением уже внедрившихся видов, воздействием внешних факторов (например, остановками гусеобразных на пролете) и в том числе свойствами верхнего (пахотного) горизонта почвенного покрова, вариабельность которых будет формировать фитоценотические группировки. Почвенные условия на отдельных участках вдоль трансекты создают экологические ниши для определенных видов и влияют на их локальную приуроченность, но при

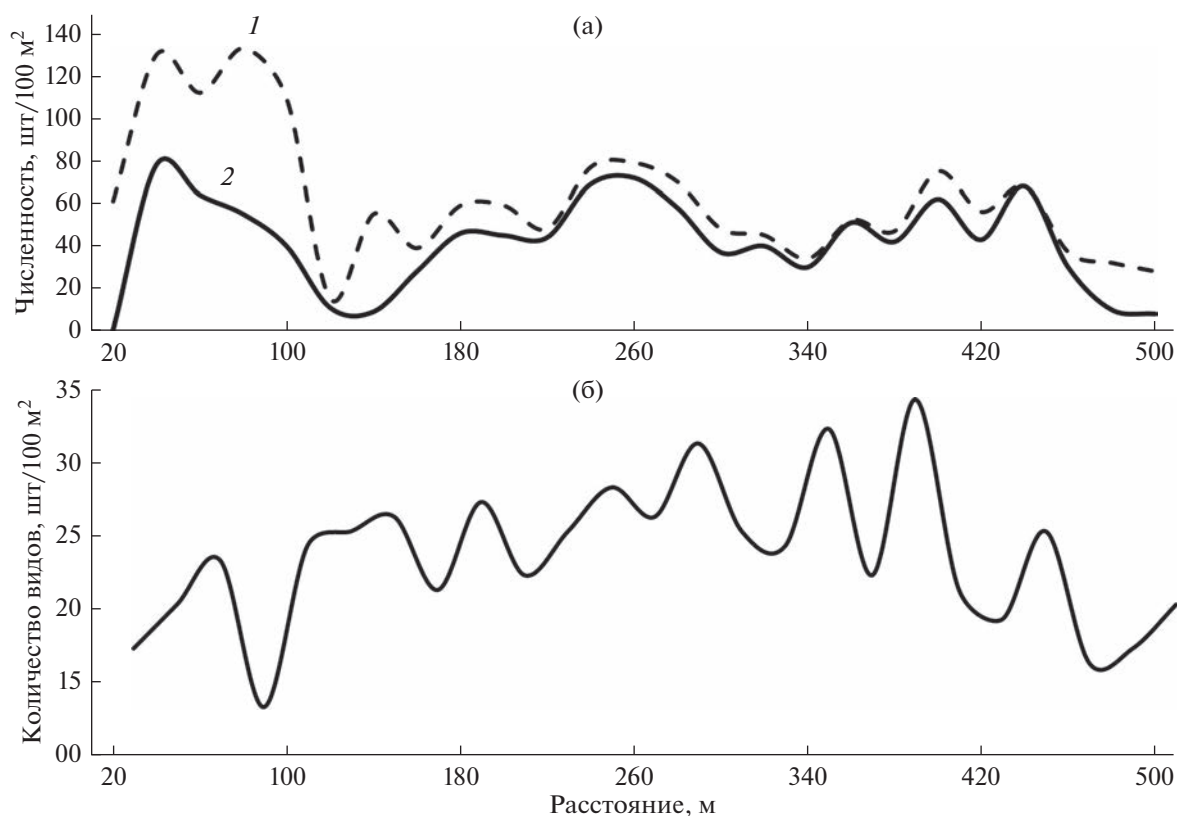


Рис. 4. Изменчивость численности видов деревьев (а) и кустарников (1), и в том числе хвойных (2), и количества видов травянистого яруса (б) в пределах трансекты залежного поля.

этом сказывается влияние комплекса самой формирующейся растительности, в частности зарождающиеся конкурентные и ценотические отношения между видами древесного и травянистого ярусов.

### ОБСУЖДЕНИЕ

**Связь неоднородности растительного и почвенного покровов.** Агрогенное воздействие на неоднородный по генезису почвенный покров и формирование пахотного горизонта приводит к относительной выравненности свойств верхнего горизонта почвы, которая может сохраняться длительное время [12]. Однако в условиях 15-летнего самовосстановления биогеоценоза значимого влияния неоднородности свойств почв на формирование растительного покрова не выявлено. В данном случае большее влияние оказывают изменения, обусловленные заселением растительности из близлежащих растительных сообществ, а также сохранением семенных и вегетативных зачатков после действующих севооборотов. Одним из таких видов является фитоценотический лидер среди травянистых растений *Trifolium pratense*.

Влияние неоднородности свойств почвы проявляется специализированно, прежде всего в раз-

растании отдельных видов травянистого покрова. Так, для видов с высоким ИФЗ показана значимая корреляционная связь проективного покрытия с почвенными показателями в пределах трансекты (табл. 3). Большую значимость в их произрастании имеют содержание углерода и реакция среды. Соответствие экологической ниши конкретному виду растения обусловлено специфическими потребностями растений.

Корреляционный анализ показал, что существует тесная прямая связь между проективным покрытием *Leucanthemum vulgare* и содержанием в почве углерода, проективным покрытием *Briza media* с кислотностью почвы и содержанием в ней азота и углерода, а тесная обратная связь – между проективным покрытием *Galium mollugo* и *Hypericum perforatum* с содержанием калия, покрытием *Trifolium pratense* и содержанием углерода.

Результаты упорядочивания видов общего флористического списка для изученного участка залежного поля неметрическим многомерным шкалированием, представленные на рис. 5, демонстрируют неоднородность флористической структуры и наличие определенных градиентов. Отсутствие четко просматриваемых кластеров характерно как для древесных и кустарниковых видов, так и для травянистых. Векторы почвенных



**Таблица 3.** Корреляционная связь показателей растительного покрова с почвенными показателями в пределах трансекты залежного поля

Показатели растительного покрова	Почвенные показатели				
	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	N	C	pH <sub>KCl</sub>
Численность, шт/100 м <sup>2</sup> :					
древесных и кустарниковых видов	-0.19	0.34	0.25	-0.04	0.22
сосны	-0.25	0.26	0.37	0.25	0.27
ели	-0.05	-0.05	-0.11	-0.15	-0.11
ивы	-0.15	0.14	0.20	0.13	0.12
Число травянистых видов, шт.	-0.51	-0.22	0.05	0.32	0.16
Общее количество видов, шт.	-0.52	-0.27	-0.15	0.20	0.11
Виды растительного покрова (ИФЗ, lg):					
<i>Leucanthemum vulgare</i> (5.8)	-0.26	0.24	0.28	<b>0.38</b>	0.26
<i>Galium mollugo</i> (6.4)	-0.05	<b>-0.43</b>	-0.04	0.08	<b>-0.38</b>
<i>Briza media</i> (6.4)	-0.18	0.29	<b>0.41</b>	<b>0.65</b>	<b>0.45</b>
<i>Hypericum perforatum</i> (6.5)	0.03	<b>-0.42</b>	-0.08	-0.08	<b>-0.52</b>
<i>Trifolium pratense</i> (7.5)	0.13	-0.14	-0.01	<b>-0.43</b>	-0.20

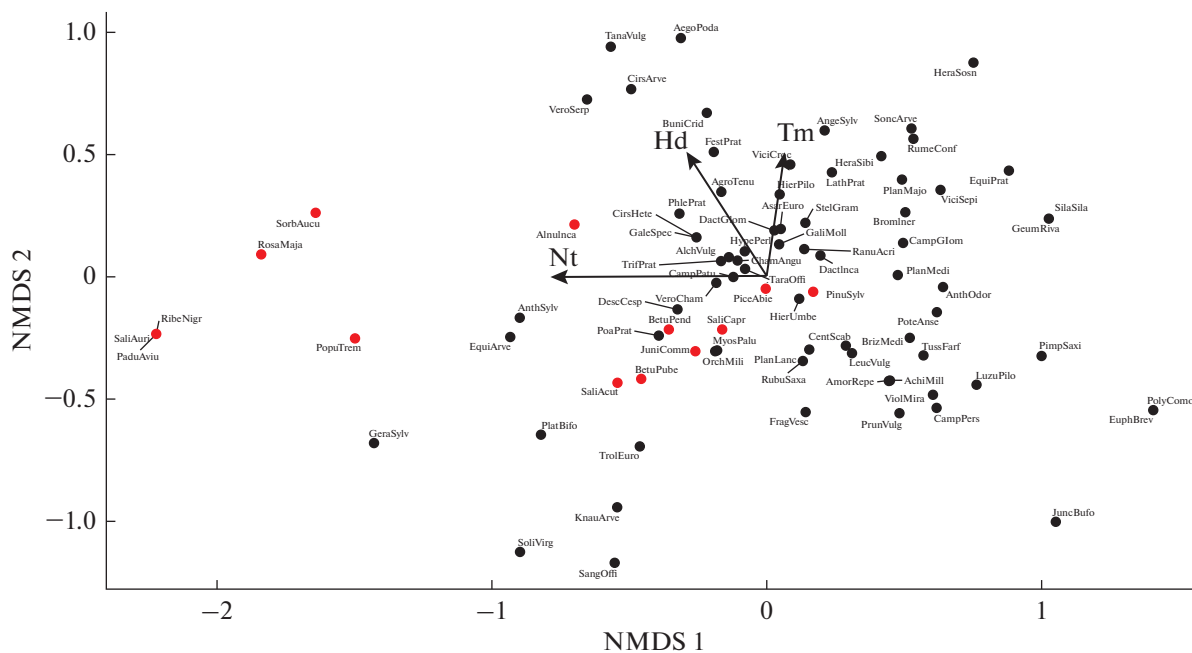
Примечание. Полу жирным выделены достоверные значения коэффициента корреляции.

свойств, полученные с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова [44], наложенные на график ординации (см. рис. 5), показывают наиболее существенное влияние на неоднородность древесно-кустарниковой и травянистой растительности в условиях Каргопольской суши таких факторов, как богатство почв азотом и увлажнение почв. При этом *Pinus sylvestris*, *Picea abies* приурочены к менее богатым почвам, а *Populus tremula* тяготеет к участкам с повышенным содержанием азота в почве. Такое же распределение, с приуроченностью к более высокому содержанию азота в почве, характерно для видов подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Juniperus communis*, *Rosa majalis*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. acutifolia*).

Полученная графическая интерпретация упорядочивания видов флористического списка в целом отражает общую закономерность, характерную для начальных стадий формирования залежных сообществ: большинство видов на графике локализуется в пределах одной общей области. Для залежей, находящихся на луговой рыхлокустовой стадии (по соотношению жизненных форм — см. рис. 3), это ожидаемо, так как парцеллярная структура лесного фитоценоза находится еще в самой начальной стадии формирования. К такому состоянию залежь пришла постепенно в течение 15 лет в результате нескольких процессов. С одной стороны, длиннокорневищевые травы (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis* и др.) с течением времени достигли развития и, постепенно заполняя корневищами почвенный слой, уплотнили почву, в результате чего затруднился доступ воздуха в почву, повысилось увлажнение, длинно-

корневищевые злаки в этих условиях стали слабее развиваться и постепенно начали выпадать из травостоя. С другой стороны, длиннокорневищные растения сами по себе имеют слабую конкурентную мощь и вытесняются рыхлодерновинными злаками, короткорневищными видами разнотравья, ползучими и куртинообразующими бобовыми. На месте корневищных видов трав на заброшенном поле Каргопольской суши быстро появляются более конкурентноспособные и менее требовательные к воздуху и почве рыхлокустовые злаки: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Phleum pratense*. Одновременно в травостое увеличилась доля видов из семейства бобовых, в первую очередь *Trifolium pratense*.

Свой вклад в процесс разделения экологических ниш вносят сложная история поля и неоднородность экологических условий, связанная с ландшафтными особенностями поля, в частности на ординационной диаграмме (см. рис. 5) выделяются несколько обособленных групп. Левее от основного скопления точек, символизирующих виды, отделяются виды, которые в начале трансекты (точки апробирования 1–5) характеризуются высокой встречаемостью (*Geranium sylvaticum*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Plantanthera bifolia*, *Trollius europaeus*, *Equisetum arvense*, *Anthriscus sylvestris*). Исходя из эколого-биологических особенностей данных травянистых видов, численности древесно-кустарниковых видов в этой части трансекты, близости стены леса можно заключить, что данный залежный участок в пределах поля быстрее перейдет в лесную стадию.



**Рис. 5.** Результаты упорядочивания видов растительного покрова залежного поля неметрическим многомерным шкалированием (красным выделены древесные и кустарниковые виды): Nt – богатство почв азотом, Hd – увлажнение почв, Tm – термоклиматическая шкала. Травянистые виды: AchiMill – *Achillea millefolium* L., AegoPoda – *Aegopodium podagraria* L., AgroTenu – *Agrostis tenuis* Sibth., AlchVulg – *Alchemilla* sp., AmorRepe – *Amoria repens* (L.) C. Presl, AngeSylv – *Angelica sylvestris* L., AnthOdor – *Anthoxanthum odoratum* L., AnthSylv – *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., AsarEuro – *Asarum europaeum* L., BrizMedi – *Briza media* L., BromIner – *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, BuniOri – *Bunias orientalis* L., CampGlom – *Campanula glomerata* L., CampPatu – *Campanula patula* L., CampPers – *Campanula persicifolia* L., CentScab – *Centaurea scabiosa* L., ChamAngu – *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., CirsArve – *Cirsium arvense* (L.) Scop., CirsHete – *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, DactGlom – *Dactylis glomerata* L., DactInca – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo, DescCesp – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., EquiArve – *Equisetum arvense* L., EquiPrat – *Equisetum pratense* Ehrh., EuphBrev – *Euphrasia brevipila* Burnat & Greml, FestPrat – *Festuca pratensis* Huds., FragVesc – *Fragaria vesca* L., GaleSpec – *Galeopsis speciosa* Mill., Galimoll – *Galium mollugo* L., GeraSylv – *Geranium sylvaticum* L., GeumRiva – *Geum rivale* L., HeraSibi – *Heraacleum sibiricum* L., HeraSosn – *Heraacleum sosnowskyi* Manden., HierPilo – *Hieracium pilosella* L., HierUmbe – *Hieracium umbellatum* L., HypePerf – *Hypericum perforatum* L., JuncBufo – *Juncus bufonius* L., KnauArve – *Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult., LathPrat – *Lathyrus pratensis* L., LeucVulg – *Leucanthemum vulgare* Lam., LuzuPilo – *Luzula pilosa* (L.) Willd., MyosPalu – *Myosotis palustris* (L.) L., OrchMili – *Orchis militaris* L., PhlePrat – *Phleum pratense* L., PimpSaxi – *Pimpinella saxifraga* L., PlanLanc – *Plantago lanceolata* L., PlanMajo – *Plantago major* L., PlanMedi – *Plantago media* L., PlatBifo – *Platanthera bifolia* (L.) Rich., PoaPrat – *Poa pratensis* L., PolyComo – *Polygala comosa* Schkuhr, PoteAnse – *Potentilla anserina* L., PrunVulg – *Prunella vulgaris* L., RanuAcri – *Ranunculus acris* L., RubuSaxa – *Rubus saxatilis* L., RumeConf – *Rumex confertus* Willd., SangOffi – *Sanguisorba officinalis* L., SilaSila – *Silaum silaus* (L.) Schinz & Thell., SoliVirg – *Solidago virgaurea* L., SoncArve – *Sonchus arvensis* L., StelGram – *Stellaria graminea* L., TanaVulg – *Tanacetum vulgare* L., TaraOffi – *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., TrifPrat – *Trifolium pratense* L., TrolEuro – *Trollius europaeus* L., TussFarf – *Tussilago farfara* L., VeroCham – *Veronica chamaedrys* L., VeroSerp – *Veronica serpyllifolia* L., ViciCrac – *Vicia cracca* L., ViciSepi – *Vicia sepium* L., ViolMira – *Viola mirabilis* L. Деревья и кустарники: PinuSylv – *Pinus sylvestris* L., PiceAbie – *Picea abies* (L.) H. Karst., BetuPube – *Betula pubescens* Ehrh., BetuPend – *B. pendula* Roth, PopuTrem – *Populus tremula* L., AlnInc – *Alnus incana* (L.) Moench, SorbAucu – *Sorbus aucuparia* L., PaduAviu – *Padus avium* Mill., JuniComm – *Juniperus communis* L., RosaMaja – *Rosa majalis* Herrm., SaliAuri – *Salix aurita* L., SaliCapr – *S. caprea* L., SaliAcut – *S. acutifolia* Willd.

Одна обособленная группа видов (*Aegopodium podagraria*, *Tanacetum vulgare*, *Cirsium arvense*, *Bunias orientalis*, *Veronica serpyllifolia*) и вторая группа (*Juncus bufonius*, *Polygala comosa*, *Euphrasia brevipila*) представлены сорно-придорожными видами и видами нарушенных местообитаний: через обследуемое поле проходит несколько зарастающих дорог, встречаются кротовины и разрытые муравейники.

Развитие лесного сообщества на изучаемом нами заброшенном поле находится в начале сукцессионного ряда по отношению к формирова-

нию зональных типов растительности. Именно с этим может быть связана недостаточная четкость флористической структуры на ординационной диаграмме. В климаксовых лесных сообществах роль типа биогеоценоза и его парцеллярного строения стабилизирована [52], и парцеллы, а в их пределах и тессеры значительно связаны со свойствами почв, отражая состав растительности [51–53]. На ранних этапах сукцессии при формировании горизонтального строения ценоза, когда еще не стабилизирован древесный ярус леса, идет смена растительности открытого луга на лесную,

расселение растительности и ее мозаичность могут быть связаны не только с гетерогенностью свойств почв, но и определяться опадом и комплексом микроорганизмов, прежде всего в формирующейся лесной подстилке [51]. Из почвенных элементов питания при формировании гетерогенности растительности и ее кластеризации на группировки (парцеллы, тессеры) по мнению ряда авторов большую роль играют азот и углерод [31], азот и фосфор [53]. Стратегии расселения отдельных видов в связи с гетерогенностью почв пока изучены недостаточно и определяются биолого-экологическими особенностями видов и специфической потребностью в элементах минерального питания.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При сельскохозяйственном использовании в почве формируется пахотный горизонт, который нивелирует генетические свойства почв и почвообразующих пород в пределах поля. Постоянная пахота, внесение удобрений и мелиорантов, использование севооборота, поддерживающих плодородие почв в этот период, приводят к формированию горизонта с относительно однородными свойствами, которые сохраняются и после отчуждения поля и начала восстановительной сукцессии. Формирование растительного покрова на изученной залежи в лесной зоне происходит в результате расселения древесных и кустарниковых видов от стен леса, поселения видов травянистой растительности за счет распространения зачатков от ближайших ценопопуляций (на опушках, полянах, ранее заросших полях), а также за счет диаспор сорной и культурной растительности, встречающейся или используемой в севооборотах, и их постоянной конкурентной борьбы.

Широкие спектры возможностей расселения растительности формируют ее смешанный характер, однако в первые 15 лет восстановительной сукцессии, после отчуждения поля из активного сельскохозяйственного пользования, наибольшую фитоценологическую значимость имеет травянистая растительность, формируя луговые ценозы. Поселение древесных и кустарниковых видов в первые 15 лет существенно не влияет на пул травянистой растительности и не способствует образованию локальных (территориальных) группировок. Гетерогенность почвенных свойств и более высокое плодородие верхнего (пахотного) горизонта почв, по сравнению с почвами нативных лесных насаждений, способствуют формированию широкого спектра экологических ниш, не ограничивающих экологические аспекты формирования мозаики растительности на залежах. На этом этапе, через 15 лет залежеобразования, в условиях остаточных карбонатных почв лесной зоны, специализация экологических свойств, как

приуроченность видов к определенным факторам, проявляется слабо и только у отдельных травянистых видов. Факторами, определяющими формирование мозаичности растительного покрова на залежи, являются не изменчивость почвенных свойств и влияние поселившихся древесных и кустарниковых пород, которые со временем должны усилить свое влияние за счет разрастания крон и распространения корней, а биологические свойства видов травянистых растений, их специфические потребности к экологическим факторам.

Главными факторами, обуславливающими варьирование растительности на этой стадии сукцессии, являются плодородие почв и увлажнение. Именно на них реагируют виды травяного покрова 15-летней залежи в условиях Каргопольской суши. Древесно-кустарниковые виды менее дифференцированы в отзывчивости на мозаичность почвенных свойств на залежи из-за более широкой экологической амплитуды и отзывчивости на повышенное плодородие почв на залежном поле. На специфику почвенного питания, в частности насыщенность азотом, отзываются виды кустарников, входящие в пул подлесочных пород.

Исследования поддержаны грантом РФФИ и правительства Архангельской области № 17-44-290111.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. Смирновой О.В., Шапошникова Е.С. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
2. *Ettema Ch.H., Wardle D.A.* Spatial soil ecology // Trends in ecology & evolution. 2002. V. 17. № 4. P. 177–183. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
3. *Zhou Z., Sun O.J., Luo Z.* et al. Variation in small-scale spatial heterogeneity of soil properties and vegetation with different land use in semiarid grassland ecosystem // Plant and Soil. 2008. V. 310. № 1. P. 103–112. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9633-1>
4. *Townsend D.E., Fuhlendorf S.D.* Evaluating relationships between spatial heterogeneity and the biotic and abiotic environments // The American Midland Naturalist. 2010. V. 163. № 2. P. 351–365. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-163.2.351>
5. *Лебедева В.Х., Инамов В.С., Туходеева М.Ю.* Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2015. № 2. С. 32–46.

6. *Moreira E.F., Boscolo D., Viana B.* Spatial Heterogeneity Regulates Plant–Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. № 4. P. 1–19.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
7. *Медведев В.В.* Неоднородность как закономерное проявление горизонтальной структуры почвенного покрова // *Грунтознавство*. 2010. Т. 11. № 1–2. С. 6–15.
8. *Медведев В.В., Мельник А.И.* Неоднородность агрохимических показателей почвы в пространстве и во времени // *Агрохимия*. 2010. № 1. С. 20–26.
9. *Мишин Д.М.* Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // *Изв. Самарского НЦ РАН*. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1320–1323.
10. *Витковская С.Е.* Особенности пространственной неоднородности агрохимических показателей почвы и массы растений в полевом опыте // *Плодородие*. 2009. № 5. С. 8–9.
11. *Гончаров В.М., Фаустова Е.В.* Новые подходы к исследованию пространственной агрофизической неоднородности почвенного покрова // *Вестник Оренбургского гос. ун-та*. 2011. № 12 (131). С. 181–183.
12. *Басевич В.Ф.* Почвенные сукцессии и их связь с неоднородностью подзолистых почв // *Вестник Московского ун-та. Сер. 17. Почвоведение*. 2011. № 3. С. 38–42.
13. *Юркевич М.Г.* Горизонтальная структура агроценозов Южной Карелии // *Экология и география почв* / Под ред. Красильникова П.В. Петрозаводск, 2009. С. 105–115.
14. *Al-Rowaily S., El-Bana M., A.R. Al-Dujain F.* Changes in vegetation composition and diversity in relation to morphometry, soil and grazing on a hyper-arid watershed in the central Saudi Arabia // *Catena*. 2012. V. 97. P. 41–49.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.05.004>
15. *Иванов А.И., Конашенков А.А., Хомяков Ю.В.* и др. Оценка параметров пространственной неоднородности показателей плодородия дерново-подзолистых почв // *Агрохимия*. 2014. № 2. С. 39–49.
16. *Ntasin A., Sompongchaiyakul P., Singhruck P.* Soil Nutrients in heterogeneities land use in Hanoi-Luang Headwater Area of the Mekong River // *Journal of Environmental Management and Tourism*. 2017. V. 8. № 5. P. 1006–1012.  
[https://doi.org/10.14505/jemt.v8.5\(21\).04](https://doi.org/10.14505/jemt.v8.5(21).04)
17. *Сидорова В.А.* Изменение пространственной вариативности почвенных свойств в результате антропогенного воздействия // *Экология и география почв* / Под ред. Красильникова П.В. Петрозаводск, 2009. С. 30–47.
18. *Paz-González A., Vieira S.R., Taboada Castro M.T.* The effect of cultivation on the spatial variability of selected properties of an umbric horizon // *Geoderma*, 2000. V. 97. P. 273–292.
19. *Литвинович А.В.* Пространственная неоднородность агрохимических показателей пахотных дерново-подзолистых почв // *Агрохимия*. 2007. № 5. С. 89–94.
20. *Okayasu T., Okuro T., Jamsran U., Takeuchi K.* Degraded rangeland dominated by unpalatable forbs exhibits large-scale spatial heterogeneity // *Plant Ecology*. 2012. V. 213. № 4. P. 625–635.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-012-0027-3>
21. *Dechesne A., Badawi N., Aamand J., Smets B.F.* Fine scale spatial variability of microbial pesticide degradation in soil: scales, controlling factors, and implications // *Frontiers in Microbiology*. 2014. V. 5. № 667.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00667>
22. *Seabloom E.W., Björnstad O.N., Bolker B.M., Reichman O.J.* Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands // *Ecological Monographs*. 2005. V. 75. № 2. P. 199–214.  
<https://doi.org/10.1890/03-0841>
23. *Kumar S., Tohlgren T.J., Chong G.W.* Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness // *Ecology*. 2006. V. 87. № 12. P. 3186–3198.  
<https://www.jstor.org/stable/20069347>
24. *DeAngelis D.L., Yurek S.* Spatially explicit modeling in ecology: a review // *Ecosystems*. 2017. V. 20. № 2. P. 284–300.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-016-0066-z>
25. *Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А.* и др. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Ильчском заповеднике // *Лесоведение*. 2011. № 6. С. 67–78.
26. *Wang L., Okin G.S., D'Odorico P.* et al. Ecosystem-scale spatial heterogeneity of stable isotopes of soil nitrogen in African savannas // *Landscape Ecology*. 2013. V. 28. № 4. P. 685–698.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-012-9776-6>
27. *Chen P., Chu Y., Gu F.* et al. Spatial heterogeneity of vegetation and soil characteristics in oasis-desert ecotone // *The Journal of Applied Ecology*. 2003. V. 14. № 6. P. 904–908.
28. *Schooley R.L.* Spatial heterogeneity and characteristic scales of species-habitat relationships // *BioScience*. 2006. V. 56. № 6. P. 533–537.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[533:shacso\]-2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[533:shacso]-2.0.co;2)
29. *Davies K.F., Chesson P., Harrison S.* et al. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship // *Ecology*. 2005. V. 86. № 6. P. 1602–1610.  
<https://www.jstor.org/stable/3450785>
30. *Zhukov A., Gadorozhnaya G.* Spatial heterogeneity of mechanical impedance of atypical chernozem: the ecological approach // *Ekológia (Bratislava)*. 2016. V. 35. № 3. P. 263–278.  
<https://doi.org/10.1515/eko-2016-0021>
31. *Солодовников А.Н., Рожков В.А.* Исследование влияния древесной породы на почву методом дискриминантного анализа // *Бюлл. Почвенного института им. В.В. Докучаева*. 2019. Вып. 96. С. 22–38.  
<https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-96-221-46>
32. *Москаленко С.В., Бобровский М.В.* Расселение лесных видов растений из старовозрастных дубрав на брошенные пашни в заповеднике “Калужские засеки” // *Изв. Самарского НЦ РАН*. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1332–1335.

33. *Vellend M., Verheyen K., Kathryn M.* et al. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use // *J. of Ecology*. 2007. V. 95. № 3. P. 565–573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01233.x>
34. *Macdonald D.V., Crabtree J.R., Wiesinger G.* et al. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response // *J. of Environmental Management*. 2000. V. 59. № 1. P. 47–69. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335>
35. *Розанов Б.Г.* Морфология почв: Учебное пособие для вузов по спец. “Почвоведение и агрохимия”. М.: Изд-во МГУ, 1983. 320 с.
36. *Дмитриев Е.А.* Глава из неоконченной книги “Неоднородность почвы” // Масштабные эффекты при исследовании почв. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 8–38.
37. *Горячкин С.В.* Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция). М.: ГЕОС, 2010. 414 с.
38. *Geurpens M., Vanongeval L., Vogels N., Meykens J.* Spatial variability of agricultural soil fertility parameters in a gleyic podzol of Belgium // *Precision Agriculture*. 2004. V. 1. P. 319–326. <https://doi.org/10.1023/A:1009977109430>
39. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
40. *Понятовская В.М., Сырокомская И.В.* Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества // Труды БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. Л.: АН СССР, 1960. Вып. 12. С. 127–139.
41. *Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. Смирновой О.В. СПб., 2004. Кн.1. С. 165–175.
42. *Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х.* Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ). СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2015. 166 с.
43. *McCune B., Mefford M.J.* PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 6. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design. 2011. 28 p.
44. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
45. *Грохлина Т.И., Ханина Л.Г.* О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам // Математическое моделирование в экологии: Мат-лы 4-й нац. науч. конф. с международн. участием. Отв. ред. Комаров А.С. Пушкино, 2015. С. 63–64.
46. *Oksanen J., Blanchet F., Friendly M.* et al. 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4.
47. *Витковская С.Е.* Методы оценки неоднородности почвенного покрова при планировании и проведении полевых опытов. СПб.: Агрофизический институт, 2011. 52 с.
48. *Басевич В.Ф., Тетенькин В.Л.* Неоднородность подзолистых почв и пестрополье // Вестник Московского ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2010. № 2. С. 35–42.
49. *Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю.* О неоднородности лесной и болотной растительности Нижне-Сверского заповедника // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 6. С. 746–767.
50. *Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х., Панфиловская К.А.* Классификация типов зарастания суходольных лугов // Сборник научных трудов ГНБС. 2016. Т. 143. С. 242–248.
51. *Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О.* и др. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
52. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Отв.ред. Добровольский Г.В., Чернов И.Ю. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. 273 с.
53. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Отв. ред. Федорев Н.Г. М.: Наука, 2006. 287 с.