
ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 631.962.6

ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖАХ В ЛЕСОСТЕПИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

© 2023 г. Н. М. Ковалева^a, *, Р. С. Собачкин^a

^aИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, д. 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: nk-75@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2021 г.

После доработки 30.03.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Видовое богатство залежных земель лесостепной зоны Красноярского края насчитывает 64 вида со- судистых растений из 50 родов и 19 семейств. Ведущие семейства ценофлоры: бобовые (*Leguminosae*) (10 видов или 16%), сложноцветные (*Compositae*) (10 или 16%), мятликовые (*Poaceae*) (9 или 14%), розоцветные (*Rosaceae*) (7 или 11%). Основу флоры залежей составили мезофиты (69%) с незначительным участием мезоксерофитов (17%) и мезогигрофитов (9%). Среди эколого-ценотических групп наибольшее участие принимали виды лугово-лесного разнотравья и злаков (34%), рудеральные (22%) и лесостепные (14%). Надземная фитомасса травяного покрова зависела от возраста залежи ($p < 0.001$) и густоты соснового подроста ($p < 0.05$). Разнотравно-кострецовье залежи являлись наиболее продуктивными среди залежей лесостепной зоны (1.14 ± 0.11 – 2.02 ± 0.25 т га $^{-1}$). Разнотравно-злаковые залежи, испытывающие на себе существенное эдификаторное влияние сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (густота 29.6 тыс. шт. га $^{-1}$ в пересчете в крупный подрост), имели наименьшую надземную фитомассу (0.23 ± 0.06 т га $^{-1}$). Залежные участки возрастом 7–18 лет активно возобновляются древесной растительностью, где густота сосны обыкновенной варьировала в широких пределах от 0.9 до 29.6 тыс. шт. га $^{-1}$ в пересчете в крупный подрост. Установлено, что при увеличении густоты сосны обыкновенной происходит снижение числа видов, видового разнообразия, видовой насыщенности, а также проективного покрытия травяного покрова ($p < 0.001$).

Ключевые слова: сосна обыкновенная, залежь, лесостепь, видовое разнообразие, надземная фитомасса, эколого-ценотические группы.

DOI: 10.31857/S0024114823040058, **EDN:** XRSXRS

Изучение процессов формирования растительных сообществ на залежных землях позволяет оценить современные тенденции динамики растительного покрова. Проблема изучения залежей является не только сельскохозяйственной, экономической, но и экологической (Csecserits et al., 2011; Prishchepov et al., 2013; Kuebbing et al., 2014; Kämpf et al., 2016; Knapp et al., 2016). Залежь – природная экосистема, которая не использовалась для возделывания сельскохозяйственных культур более года и выведена из оборота, где происходит восстановление природной экосистемы посредством естественных сукцессионных процессов или в результате искусственной рекультивации (Люри и др., 2010). При выводе сельскохозяйственных территорий из использования на месте агроценозов возникают постагрогенные фитоценозы, характеризующиеся совершенно разным составом и структурой растительности. Восстановление растительного покрова на залежах протекает по типу вторичных сукцессий, относящихся к сингенетическим сменам раститель-

ности (Титлянова и др., 1993; Зайченко, Хакимзянова, 1999). Сукцессия залежной растительности зависит от климатических и эдафических условий местности, характера растительности, окружающей залежь, размеров залежного участка, длительности его обработки, от мощности гумусового горизонта, засоренности и культуры предшественника, характера обработки и типа почвы, характера использования залежи (Szabo, Prach, 2009; Давыдова и др., 2012; Сорокина и др., 2016).

По данным Управления Росреестра по Красноярскому краю, площадь сельхозугодий составила 4921.7 тыс. га $^{-1}$, в том числе в тыс. га: пашни – 2966.2, залежи – 125.5, сенокосы – 669.2, пастбища – 1145.7. Не используется 1136.6 тыс. га $^{-1}$ ранее распаханных земель, которые фактически являются разновозрастными залежными землями (Государственный доклад ..., 2016). Исследования, посвященные изучению растительности залежных земель в Сибири, немногочисленны: это работы Л.М. Черепнина (1953), А.А. Титляновой, Н.П. Косых (2000), Ю.П. Ковалевой (2005),

Таблица 1. Характеристика травяного покрова на залежных землях Красноярской лесостепи

№ ПП	Тип залежи	Видовая насыщенность (видов м ⁻²)	Индекс Шеннона (H)	Индекс Бергера-Паркера (D)	Проективное покрытие, %	Надземная фитомасса, т га ⁻¹	Густота подроста в пересчете в крупный, тыс. шт. га ⁻¹
Возраст залежи (3–5 лет)							
1.	Бурьянистая	9.2 ± 0.66	2.77	0.24	72	1.00 ± 0.41	—
2.	Бурьянистая	8.0 ± 0.32	2.85	0.24	56	0.76 ± 3.6	—
Возраст залежи (7–11 лет)							
3.	Разнотравно-мятликовая	7.8 ± 0.97	3.04	0.19	57	0.47 ± 0.02	3.8
4.	Разнотравно-кострецовская	9.4 ± 0.81	2.86	0.24	56	1.14 ± 0.11	4.0
5.	Разнотравно-кострецовская	5.8 ± 0.66	2.57	0.29	58	1.86 ± 0.34	18.4
6.	Разнотравно-кострецовская	5.2 ± 0.20	2.56	0.29	56	2.02 ± 0.25	—
Возраст залежи (15–18 лет)							
7.	Разнотравно-злаковая	7.2 ± 0.58	2.86	0.23	57	0.68 ± 0.07	1.1
8.	Разнотравно-злаковая	9.8 ± 0.20	2.78	0.26	48	0.74 ± 0.08	2.4
9.	Разнотравно-злаковая	6.8 ± 0.66	2.82	0.25	52	0.25 ± 0.12	7.2
10.	Разнотравно-злаковая	5.6 ± 0.24	2.36	0.36	36	0.23 ± 0.06	29.6
11.	Бурьянистая	9.2 ± 0.58	2.64	0.26	51	1.01 ± 0.19	—
12.	Бурьянистая	10.2 ± 0.58	2.81	0.24	61	0.97 ± 0.33	0.9

В.В. Токавчука, О.А. Сорокиной (2009), О.А. Сорокиной с соавторами (2016), О.А. Сорокиной (2018). Цель исследования – оценка видового богатства залежных земель, находящихся на разных стадиях постагротенной сукцессии в лесостепной зоне Красноярского края.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в 2016–2017 гг. в лесостепной зоне Красноярского края Емельяновского района ($56^{\circ}20'–56^{\circ}24'$, $92^{\circ}48'–92^{\circ}58'$). Емельяновский административный район по агроклиматическому районированию относится к Красноярскому лесостепному равнинному округу, который представляет собой подгорную наклонную равнину, где абсолютные высоты колеблются в пределах 300–350 м. Климат района прохладный, умеренно-увлажненный, средняя годовая температура составляет 1.8°C . Безморозный период длится не более 85 дней. Среднегодовое количество осадков 360 мм (Агроклиматический справочник ..., 1961).

Красноярская лесостепь является одной из “островных” в южной земледельческой части Красноярского края, по площади занимает 504 тыс. га⁻¹. Лесная растительность Красноярской лесостепи представлена 2 типами (лиственными и хвойными лесами), 3 группами (мелко-лиственными, светлохвойными и темнохвойными лесами) и 6 формациями. Преобладают березовые (береска повислая (*Betula pendula* Roth.)), осиново-березовые и осиновые (осина обыкно-

венная (*Populus tremula* L.)) леса, расположенные колками среди полей и по склонам сопок и увалов различной крутизны. Ближе к окраинам лесостепей появляются сосновые (сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.)), реже лиственничные (лиственница сибирская (*Larix sibirica*)), по долинам рек – заболоченные березовые (береска пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.)) и еловые (ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.)) долинные леса (Антипова, 2008). В Красноярской лесостепи преобладают серые лесные почвы (39%), широко распространены черноземы (36%), 11% составляют дерново-подзолистые почвы, на долю интразональных почв приходится 15% (Сорокина и др., 2016).

Объектами исследования являлись залежные участки возрастом 3–18 лет, вышедшие из-под сельскохозяйственного использования, спонтанно застраивающие сосной обыкновенной, а также без ее участия (табл. 1). Возраст залежей устанавливался по возрасту возобновления, информации местных органов самоуправления и опросу местных жителей.

Видовое богатство, видовую насыщенность и проективное покрытие травяного покрова на залежах оценивали на учетных площадках размером 1 × 1 м (по 10 штук), равномерно размещенных на пробных площадях (ПП) по общепринятой методике (Понятовская, 1964). Методом укосов (на этих же площадках) отбирали надземную фитомассу живого напочвенного покрова рамкой 25 × 25 см с последующим разбором по видам, высушиванием до абсолютно-сухого со-

стояния и определением массовой доли каждого вида в укосе. Для видовой насыщенности и надземной фитомассы приведены стандартные отклонения. Для экологической характеристики видов использованы таблицы Н.В. Степанова (1994).

Структурное разнообразие залежей оценивалось по соотношению эколого-ценотических групп (ЭЦГ). Принадлежность видов травяно-кустарничкового яруса к эколого-ценотическим группам (ЭЦГ) определялась в соответствии с классификациями ЭЦГ Т.Н. Буториной (1963), Н.И. Молоковой (1992), Д.И. Назимовой с соавторами (2012). Под ЭЦГ понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанных с разными типами сообществ. Номенклатура сосудистых растений приведена согласно The Plant List (2013). Для статистической обработки применяли однофакторный дисперсионный анализ. Влияние исследуемого фактора определяли по статистической значимости критерия Фишера. Кластерный анализ проводился с использованием программы StatSoft Statistica 6.0.

Для оценки видового разнообразия залежей применен индекс Шеннона (H):

$$H = -\sum p_i \ln p_i,$$

где p_i – относительное обилие каждого вида (Шмидт, 1984),

и индекс Бергера-Паркера (D):

$$D = p_{\max},$$

где p_{\max} – относительная значимость наиболее обильного вида (Berger, Parker, 1970).

Для оценки структуры возобновления древесных видов на каждой пробной площади проведен сплошной перечет подроста с разделением на высотные группы (мелкий – подрост высотой 0.1–0.5, средний – 0.6–1.5, крупный – 1.6 м и более). Всходы определяли как однолетние древесные растения, самосев – как древесные растения в возрасте до двух лет. Всходы и самосев учитывали отдельно от подроста. Учет деревьев на пробных площадях проводился по диаметрам на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Для определения общего количества подроста применяли коэффициенты пересчета мелкого и среднего подроста в крупный согласно Правилам лесовосстановления (Министерство природных ресурсов ..., 2007). Для мелкого подроста использовали коэффициент 0.5, среднего – 0.8, крупного – 1.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое богатство залежей лесостепной зоны Красноярского края представлено 64 видами травянистых растений, которые относятся к 50 родам и 19 семействам, что составило 5.5% от общего числа видов сосудистых растений, выявленных в Красноярской лесостепи (Антилова, 2016). По

числу видов преобладали семейства: бобовые (10 видов или 16%), сложноцветные (10 или 16%), мятликовые (9 или 14%), розоцветные (7 или 11%), гвоздиковые (*Caryophyllaceae*) (6 или 9%) и яснотковые (*Lamiaceae*) (5 или 8%). Основу ценопланты залежей составляли мезофиты, представленные подавляющим большинством видов (69%). Доминантами среди них выступали: василек скабиозовый (*Centaurea scabiosa* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.), кипрей узколистный (*Epilobium angustifolium* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum campylodes* G.E. Haglund), подорожник средний (*Plantago media* L.). Незначительная роль принадлежала мезоксерофитам (17%): кострецу безостому (*Bromus inermis* Leyss.), бедренцу камнеломке (*Pimpinella saxifraga* L.), доннику желтому (*Melilotus officinalis* (L.) Pall.), полыни горькой (*Artemisia absinthium* L.), а также мезогигрофитам (9%): шлемнику обыкновенному (*Scutellaria galericulata* L.), сассюрее мелкоцветковой (*Saussurea parviflora* (Poir.) DC.), полевице гигантской (*Agrostis gigantea* Roth). Среди эколого-ценотических групп (ЭЦГ) преимущественное положение на залежах лесостепной зоны занимали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (34%), с наибольшей встречаемостью – подорожник средний, тимофеевка луговая, мятлик луговой, тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.). Доля рудеральных видов составила 22% от общего числа со значительным вкладом выюнка полевого (*Convolvulus arvensis* L.), одуванчика лекарственного, пастернака посевного (*Pastinaca sativa* L.). Доля лесостепных и луговых видов незначительна (14 и 8% соответственно).

Начальная стадия постагротенной сукцессии (возраст залежей 3–5 лет) в лесостепной зоне представлена бурьянистым типом, на залежах выявлено 32 вида травянистых растений из 26 родов и 11 семейств. Ведущими семействами являлись бобовые (22%) и сложноцветные (17%). Большинство видов на залежах представлено мезофитами (59%), где доминировали пастернак посевной, тысячелистник обыкновенный, одуванчик лекарственный (табл. 2). На ранней стадии постагротенной сукцессии значительное участие в сложении травяного покрова принимали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (38%), рудеральные (25%) и лесостепные (16%) (рис. 1). Видовая насыщенность составила 8.0–9.2 видов m^{-2} , индекс Шеннона – 2.77–2.85, проективное покрытие травяного яруса на залежах варьировало от 56 до 76% (табл. 1). Основную долю в надземной фитомассе (61%) составили рудеральные виды – пастернак посевной, полынь горькая со значительным вкладом лесостепных (25%) – мятлика узколистного (*Poa angustifolia* L.), костреца безостого (рис. 2).

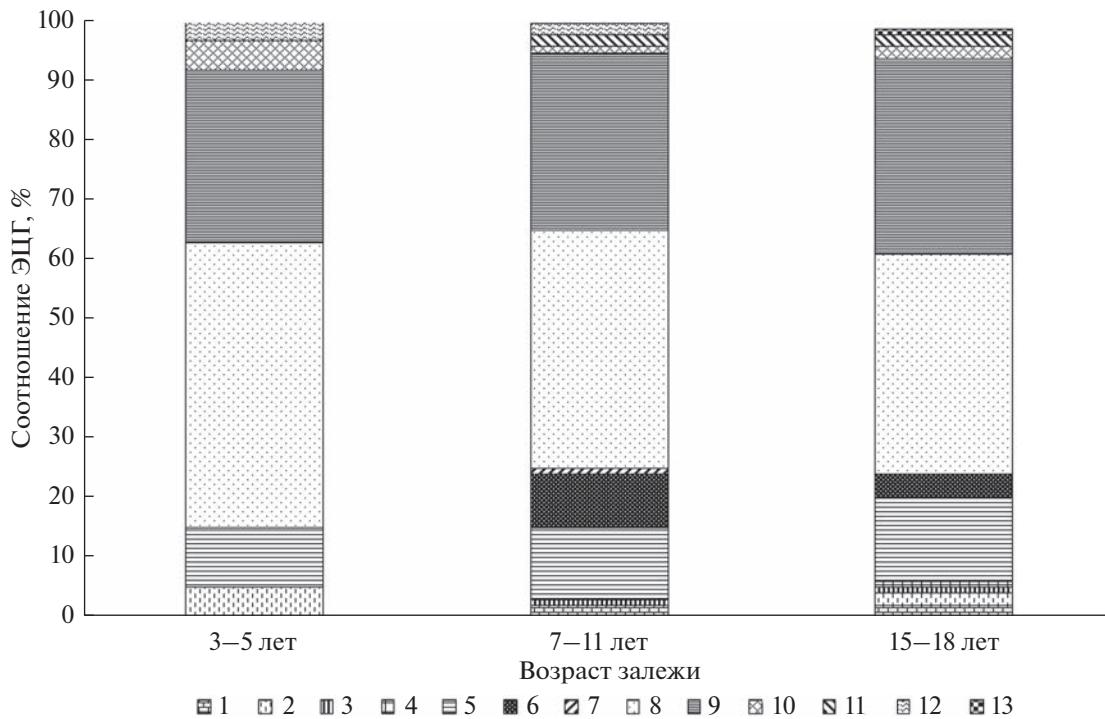


Рис. 1. Спектр эколого-ценотических групп (ЭЦГ) на залежах разного возраста. 1 – адвентивная, 2 – боровая, 3 – борово-степная, 4 – борово-таежная, 5 – лесостепная, 6 – луговая, 7 – лугово-лесное крупнотравье, 8 – лугово-лесное разнотравье и злаки, 9 – рудеральная, 10 – светлохвойная, 11 – сегетальная, 12 – степная, 13 – темнохвойная.

Залежные участки возрастом 7–11 лет в лесостепной зоне Красноярского края характеризовались большим видовым богатством, чем залежи начальной стадии постагротенной сукцессии, где выявлено 46 видов травянистых растений из 37 родов и 15 семейств. Как и на начальной стадии постагротенной сукцессии, ведущими семействами являлись бобовые (17%) и сложноцветные (15%), увеличилась доля видов из семейства розоцветные (13%). Подавляющее большинство видов на залежах представлено мезофитами (71%). Как и на начальной стадии постагротенной сукцессии, на залежах доминировали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (41%), рудеральные (26%) и лесостепные (13%) виды. В надземной фитомассе отмечено пре-

обладание лесостепных видов (46%) – костреца безостого и видов лугово-лесного разнотравья и злаков (30%) – мяты сибирской (*Poa sibirica*) (рис. 2). На залежах данного возраста отмечено возобновление древесной растительности (табл. 1).

В лесостепной зоне залежи в возрасте от 7 до 11 лет относятся к двум типам – разнотравно-мятликовому (ПП 3) и разнотравно-кострецовому (ПП 4–6). В травяном покрове разнотравно-мятликовых залежей выявлено 26 видов из 22 родов и 11 семейств. Ведущими семействами являлись бобовые (19%), сложноцветные и гвоздиковые (по 15%). Разнотравно-мятликовые залежи характеризовались наименьшим индексом Берге-

Таблица 2. Характеристика травяного покрова залежей в зависимости от возраста

Возраст залежи, лет	Доминантная микрогруппировка	Доминанты и содоминанты	Число видов
3–5	Бурьянестая	Пастернак посевной, тысячелистник обыкновенный, полынь горькая, одуванчик лекарственный	32
7–11	Разнотравно-кострецовая	Кострец безостый, тимофеевка луговая, одуванчик лекарственный	35
	Разнотравно-мятликовая	Мятлик луговой, подорожник средний, люцерна посевная	26
15–18	Разнотравно-злаковая	Мятлик луговой, подорожник средний, одуванчик лекарственный	41
	Бурьянестая	Василек скабиозовый, кипрей узколистный	34

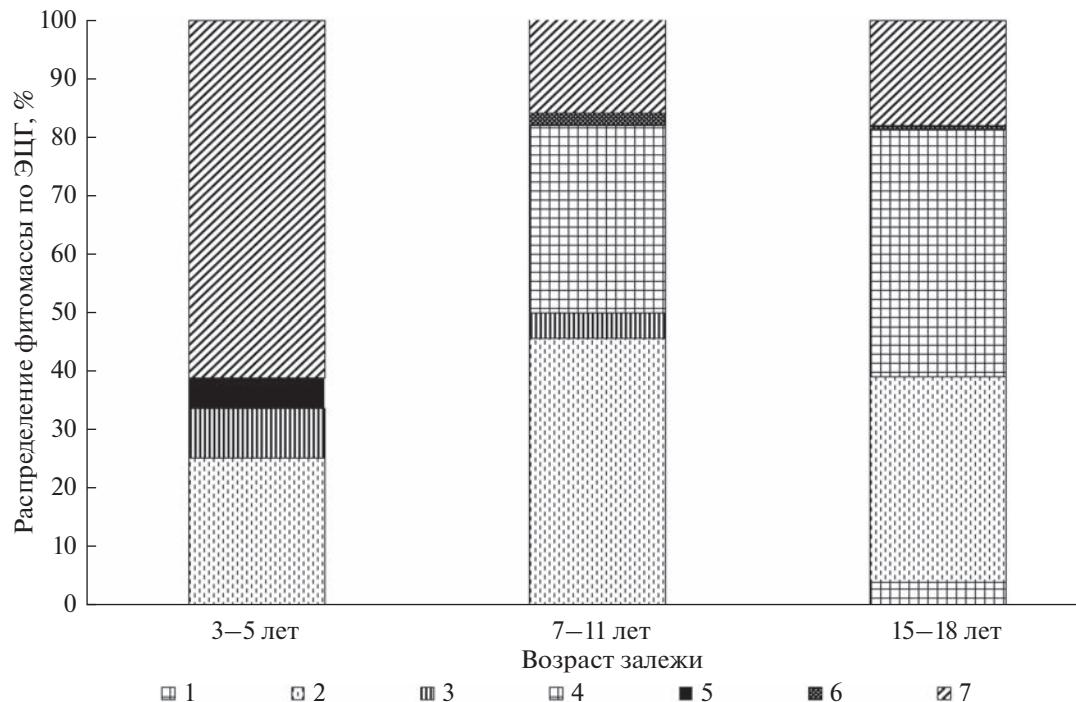


Рис. 2. Распределение надземной фитомассы по ЭЦГ. 1 – адвентивная, 2 – лесостепная, 3 – луговая, 4 – лигово-лесное разнотравье и злаки, 5 – светлохвойная, 6 – сегетальная, 7 – рудеральная.

ра-Паркера ($D = 0.19$), что показывает увеличение видового разнообразия ($H = 3.04$) (табл. 1). В травяном покрове преобладали виды лигово-лесного разнотравья и злаки (46%), а также рудеральные (27%).

Видовое богатство разнотравно-кострецовых залежей (ПП 4–6) варьировало от 17 до 21 вида (табл. 1). Всего на трех залежных участках выявлено 35 видов цветковых растений из 32 родов и 15 семейств. В напочвенном покрове преобладали виды лигово-лесного разнотравья и злаков (40%), рудеральные (26%) и лесостепные (17%). Видовая насыщенность варьировала в широких пределах от 5.2 (ПП 6) до 9.4 видов m^{-2} (ПП 4). Проективное покрытие травяного яруса составило 56–58%, где доминировал лесостепной вид – кострец безостый (табл. 2). Разнотравно-кострецовые залежи (ПП 4 и 5) с наличием подроста сосны обыкновенной (с густотой 4.0 и 17.1 тыс. шт. $га^{-1}$ соответственно) характеризовались высоким участием видов лигово-лесного разнотравья и злаков (тимофеевка луговая, подорожник средний) – 47% и рудеральных (одуванчик лекарственный, репешок волосистый (*Agrimonia pilosa* Ledeb.), звездчатка злаковидная (*Stellaria graminea* L.)) – 35%. На залежах без участия сосны обыкновенной (ПП 6) преобладали виды: лесостепные, лигово-лесное разнотравье и злаки и рудеральные (по 24% в каждой), луговые (18%).

Видовое богатство залежей возрастом 15–18 лет насчитывает 47 видов травянистых расте-

ний из 39 родов и 16 семейств. Ведущими семействами являлись бобовые (19%), сложноцветные (15%) и мятыковые (13%). Как и на залежах более раннего возраста, в травяном покрове преобладали мезофиты (70%). Наибольшее участие в сложении травяного покрова принимали виды лигово-лесного разнотравья и злаков (34%), рудеральные (26%) и лесостепные (15%) (рис. 1). Наибольшая доля в надземной фитомассе представлена видами лигово-лесного разнотравья и злаков (42%) и лесостепными (35%) (рис. 2).

В лесостепной зоне залежи возрастом 15–18 лет относятся к двум типам – разнотравно-злаковому и бурьянному (табл. 2). Видовое богатство разнотравно-злаковых залежей (ПП 7–10) насчитывает 37 видов, относящихся к 30 родам и 13 семействам, где доминировали мятылик луговой, подорожник средний, одуванчик лекарственный (табл. 2). По числу видов преобладали семейства бобовых (24%), сложноцветных (16%) и мятыковых (14%). Основная доля видов относится к лигово-лесному разнотравью и злакам (43%), рудеральным (32%) и лесостепным (19%) (рис. 1). Видовая насыщенность разнотравно-злаковых залежей варьировала от 5.6 ± 0.24 до 9.8 ± 0.20 видов m^{-2} в зависимости от густоты подроста ($p < 0.001$). Залежный участок (ПП 10), испытывающий на себе максимальное эдификаторное влияние сосны обыкновенной (густота 29.6 тыс. шт. $га^{-1}$ в пересчете в крупный подрост), характеризовался низкими показателями: видового богатства (14 видов), видо-

вой насыщенности (5.6 ± 0.24 видов m^{-2}) и проектного покрытия (36%) травяного покрова. Индекс Бергера-Паркера был наибольшим среди исследуемых залежных участков ($D = 0.36$), что говорит об уменьшении разнообразия и увеличении степени доминирования одного вида (табл. 2). Разнотравно-злаковые залежи (ПП 7–9) с меньшей густотой сосны обыкновенной (1.1–7.2 тыс. шт. ga^{-1}) характеризовались наибольшим видовым богатством (19–21 видов), видовым разнообразием ($H = 2.78–2.86$) и видовой насыщенностью ($6.8 \pm 0.66–9.8 \pm 0.20$ видов m^{-2}) (табл. 1). Проектное покрытие травяного покрова разнотравно-злаковых залежей варьировало от 36 до 57% в зависимости от густоты подроста сосны обыкновенной ($p < 0.001$). В травяном покрове доминировали виды лугово-лесного разнотравья и злаков – подорожник средний, мятылик луговой, а также рудеральные виды – одуванчик лекарственный, осот полевой (*Sonchus arvensis* L.).

Исследования показали, что разнотравно-злаковые залежи в результате антропогенного влияния (пожаров) могут переходить в бурьянистый тип (ПП 11 и 12). Видовое богатство бурьянистых залежей составило 34 вида из 32 родов и 15 семейств. Наиболее представлены семейства: сложноцветные (18%), розоцветные (15%), бобовые, подорожниковые (*Plantaginaceae*) и мятыликовые (по 9% каждое). В результате пирогенного фактора на залежах снизилась доля видов лугово-лесного разнотравья и злаков (29%), увеличилась доля рудеральных (32%) и лесостепных видов (25%). Общее проектное покрытие травяного яруса составило 51–61%, где доминировали василек скабиозовый, иван-чай узколистный (табл. 2).

Исследуемые залежные участки расположены в непосредственной близости от экспериментального хозяйства Института леса им. В.Н. Сукачева “Погорельский бор”. По данным К.С. Бугаевой (2009), в типологическом отношении лесная растительность “Погорельского бора” представлена условно-коренными типами леса – сосняками разнотравно-зеленомошными, бруснично-разнотравно-зеленомошными, а также березняками осоково-разнотравными. На территории “Погорельского бора” выявлено 177 видов высших сосудистых растений, относящихся к 136 родам и 43 семействам (Бугаева, 2009). Автор отмечает в количественном спектре ЭЦГ “Погорельского бора” преобладание видов лугово-лесного разнотравья, крупнотравья и злаков (52%), а также боровых, борово-таежных, борово-степных видов, которые в совокупности составляют 32%, что является специфической особенностью боров подтаежной и лесостепной зон. О принадлежности “Погорельского бора” к лесостепной зоне говорит и участие лесостепных видов (5%).

Установлено, что число видов, выявленных на залежах лесостепной зоны, составляет 47% от общего числа видов сосудистых растений, установленных в экспериментальном хозяйстве “Погорельский бор”. На залежах так же, как и на территории “Погорельского бора”, в спектре ЭЦГ преобладали виды лугово-лесного разнотравья. Кроме того, вследствие антропогенной нагрузки отмечена высокая представленность рудеральных видов как на молодых залежах, так и на залежах более поздней стадии постагрегенной сукцессии (рис. 1).

Важным аспектом в проблеме залежей является изучение продуктивности растительного сообщества как современного фактора, влияющего на почвообразование. Данные о запасах надземной и подземной фитомассы дают представление о количестве растительного вещества, участвующего в биологическом круговороте, а также раскрывают пути приспособления различных экосистем к изменяющимся факторам воздействия (Сорокина и др., 2016). Исследования, посвященные структуре и запасам фитомассы залежных земель в Сибири, немногочисленны (Титлянова, Косых, 2000; Ковалева, 2005; Сорокина и др., 2016; Сорокина, 2018).

По данным Ю.П. Ковалевой (2005), запас растительного вещества на залежах возрастом 3–12 лет Койбальской степи Минусинской котловины (Красноярский край) варьирует от 2.7 до 4.2 т ga^{-1} . Наименьшая надземная фитомасса характерна для бурьянистой стадии (возраст залежей 3–4 года), наибольшая фитомасса – для корневищной стадии постагрегенной сукцессии (возраст залежей 5–7 лет). В исследованиях О.А. Сорокиной с соавторами (2016) приведены данные по изучению залежей Красноярского природного округа, где видовое богатство разновозрастных залежей оценивается в 16 видов травянистых растений с преобладанием разнотравья и злаков. По данным авторов, фитомасса травянистых видов на чистых и зарастающих лесом залежах варьирует от 2.3 до 6.3 т ga^{-1} воздушно-сухой массы. В структуре фитомассы залежей преобладает разнотравный компонент.

При сравнении полученных данных с данными О.А. Сорокиной с соавторами (2016) установлено, что залежи лесостепной зоны Красноярского края характеризуются более низкой продуктивностью (табл. 1). Надземная фитомасса травяного покрова на начальной стадии постагрегенной сукцессии (залежи возрастом 3–5 лет) варьировала в незначительных пределах от 0.76 ± 3.6 до 1.00 ± 0.41 т ga^{-1} . Основную долю в фитомассе (61%) составляли рудеральные виды – пастернак посевной, полынь горькая со значительным участием лесостепных видов (25%) – мятылика узколистного, костреца безостого (рис. 2).

Фитомасса залежных участков возрастом 7–11 лет изменялась в широких пределах и зависела от ти-

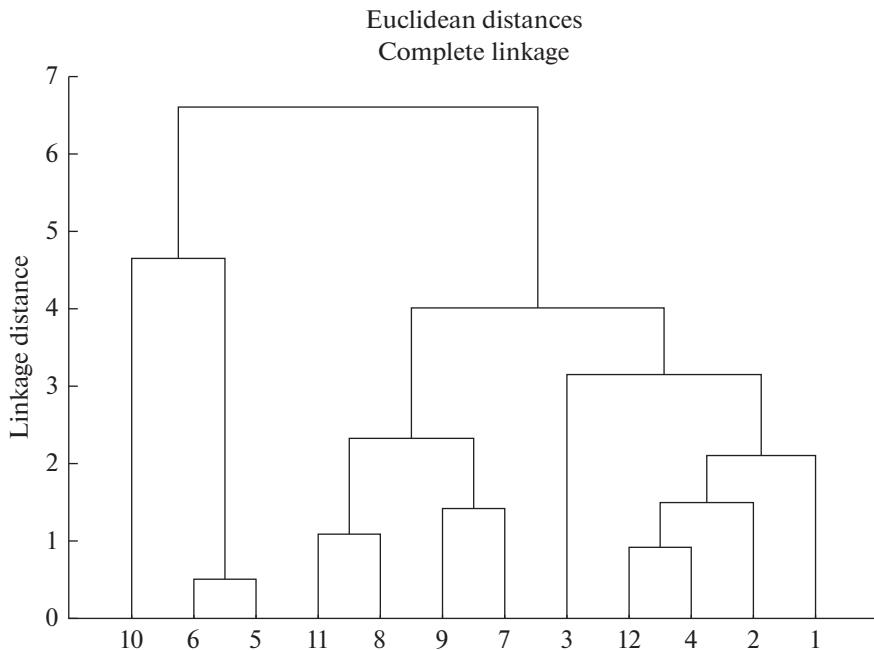


Рис. 3. Дендрограмма, построенная методом полных связей. 1–12 – номера пробных площадей.

па растительного покрова и густоты подроста (табл. 1). По сравнению с начальной стадией постагрегенной сукцессии на залежах отмечено снижение рудеральных видов (рис. 2). Разнотравно-кострецовье залежи являлись наиболее продуктивными среди залежей лесостепной зоны. Надземная фитомасса травяного покрова варьировала от 1.14 ± 0.11 (ПП 4) до 2.02 ± 0.25 т га⁻¹ (ПП 6), где основной вклад приходился на кострец безостый и мятыник сибирский (72–95% от общей фитомассы). Надземная фитомасса залежей разнотравно-мятликового типа характеризовалась низкими значениями (0.47 ± 0.02 т га⁻¹), где основная доля приходилась на мятыник луговой. Также существенный вклад в фитомассу вносили люцерна посевная (*Medicago sativa* L.) и подорожник ланцетный (*Plantago lanceolata* L.), которые относятся к адвентивному и рудеральному компонентам.

Надземная фитомасса травяного покрова на залежах более позднего возраста (15–18 лет) варьировала в широких пределах от 0.23 ± 0.06 до 1.01 ± 0.19 т га⁻¹. Разнотравно-злаковые залежи, испытывающие на себе существенное эдификаторное влияние сосны обыкновенной (ПП 9 и 10), имели наименьшую надземную фитомассу (0.23 ± 0.06 и 0.25 ± 0.12 т га⁻¹ соответственно) (табл. 1). Надземная фитомасса залежных участков (ПП 7 и 8) с меньшей густотой сосны обыкновенной (1.1 и 2.4 тыс. шт. га⁻¹ соответственно) характеризовалась более высокими значениями 0.68 ± 0.07 – 0.74 ± 0.08 т га⁻¹ (табл. 1). Надземная фитомасса травяного покрова бурьянистых залежей была выше, чем на разнотравно-мятликовых

залежах (0.97 ± 0.33 – 1.01 ± 0.19 т га⁻¹), основная доля фитомассы приходилась на кипрей узколистный, василек скабиозовый, кострец безостый, мятыник луговой.

Анализ сходства флор залежей, проведенный на основе кластерного анализа, показал, что исследуемые залежные участки образуют три кластера (рис. 3). Первый кластер малочисленный, куда вошли три залежи (ПП 5, 6 и 10). Данные залежные участки характеризовались низкими показателями видового богатства (14–17 видов), видовой насыщенности ($5.2\text{--}5.8$ видов м⁻²) и индекса Шеннона ($H = 2.36\text{--}2.57$) среди исследуемых участков. В данном кластере наиболее близки между собой ПП 5 и 6. Обе залежи относились к разнотравно-кострецовому типу, отличаясь друг от друга наличием соснового подроста (табл. 1). ПП 10 (разнотравно-злаковая залежь) имела схожие характеристики травяного яруса, отличалась от двух предыдущих низкими значениями проективного покрытия и надземной фитомассы травяного покрова.

Во второй кластер вошли четыре залежи (ПП 7–9 и 11), возраст которых составлял от 15 до 18 лет. Три залежи (ПП 7–9) относились к разнотравно-злаковому типу, ПП 11 – залежь с признаками пожара, представленная бурьянистой растительностью. Залежные сообщества второго кластера характеризовались более высокими показателями видового богатства (18–21 вид), видовой насыщенности ($7.2\text{--}9.8$ видов м⁻²) и видовым разнообразием ($H = 2.64\text{--}2.86$), чем залежи первого кластера (табл. 1).

Таблица 3. Структура возобновления сосны обыкновенной на залежах

№ ПП	Средние показатели			Фактическая густота, тыс. шт. га ⁻¹		
	диаметр, см	высота, м	возраст, лет	до 0.5 м	0.6–1.5 м	1.6 м и более
3	—	0.9 ± 0.2	6	—	4.7	—
4	2.5 ± 0.6	1.9 ± 0.4	7	—	3.1	1.5
5	2.3 ± 0.3	1.7 ± 0.2	10	—	3.6	15.5
7	3.0 ± 1.1	2.1 ± 0.3	6	0.2	0.9	0.3
8	3.1 ± 0.9	2.4 ± 0.4	8	—	1.5	1.2
9	6.3 ± 2.3	5.6 ± 0.8	14	—	—	7.2
10	2.3 ± 1.1	2.4 ± 0.5	10	—	7.0	24.0
12	3.4 ± 2.0	3.0 ± 0.8	10	—	—	0.9

Третий кластер образуют четыре залежи, возраст которых варьировал в широких пределах от 5 до 18 лет. Три залежных участка (ПП 1, 2 и 12) в данном кластере относились к бурьяннистому типу, ПП 4 – к разнотравно-кострецовому. Залежи, вошедшие в третий кластер, имели схожие характеристики травяного покрова с залежами второго кластера. Так, видовое богатство на залежах составило 20–21 вид, видовая насыщенность – 8.0–10.2 видов м⁻² и индекс Шеннона ($H = 2.77–2.86$) (табл. 1). В данном кластере наиболее близки между собой ПП 4 и 12, несмотря на то, что залежи относились к разным типам (разнотравно-кострецовому и бурьяннистому), на участках отмечены похожие характеристики травяного покрова (табл. 1).

Основным источником обсеменения исследуемых залежных участков являются прилегающие спелые древостои с господством сосны обыкновенной в составе (9–10С с примесью березы). Этим объясняется преобладание сосны обыкновенной в структуре возобновления и отсутствие других древесных пород. На залежах возрастом 3–5 лет отмечено отсутствие древесной растительности (ПП 1 и 2). Возобновление на залежах возрастом 7–11 лет разнотравно-мятликового (ПП 3) и разнотравно-кострецового (ПП 4–6) типов характеризуется наличием соснового подроста, густота которого варьирует от 3.8 до 18.4 тыс. шт. га⁻¹ в пересчете в крупный подрост. Подрост сосны обыкновенной на залежных участках разнотравно-мятликового типа относился к категории среднего по высоте (табл. 3), со средним возрастом 6 лет и фактической густотой 4.7 тыс. шт. га⁻¹. Возобновление на залежах разнотравно-кострецового типа было представлено крупным подростом сосны обыкновенной высотой 1.6 м и более (более 70% от общего количества подроста), подрост средней категории составил 30% при среднем возрасте 10 лет.

Возобновление на залежах возрастом 15–18 лет разнотравно-злакового (ПП 7–10) и бурьяннистого (ПП 12) типов представлено сосновой обыкновенной в широком диапазоне густоты (от 0.9 до 29.6 тыс. шт. га⁻¹ в пересчете в крупный).

Подрост сосны обыкновенной на разнотравно-злаковых залежах относился преимущественно к категории крупного с фактической густотой деревьев от 0.3 до 24.0 тыс. шт. га⁻¹, густота среднего по высоте подроста варьировала от 0.9 до 7.0 тыс. шт. га⁻¹ (табл. 3). Наименьшая фактическая густота подроста на залежах в возрасте 15–18 лет отмечена на бурьяннистой стадии постагрогенной сукцессии, она составила 0.9 тыс. шт. га⁻¹, подрост характеризовался как крупный (высотой 1.6 м и более). Установлено, что при увеличении густоты сосны обыкновенной отмечено снижение числа видов, видового разнообразия, видовой насыщенности, а также проективного покрытия травяного покрова ($p < 0.001$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесостепной зоне Красноярского края на залежах возрастом от 5 до 18 лет выявлено 64 вида травянистых растений, относящихся к 50 родам и 19 семействам. По числу видов преобладали семейства: бобовые, сложноцветные, мятликовые, розоцветные, гвоздиковые, яснотковые. Основу ценофлоры залежей составляли мезофиты (69%) с незначительным участием мезоксерофитов (17%) и мезогигрофитов (9%). Среди эколого-ценотических групп преимущественное положение на залежах занимали виды лугово-лесного разнотравья и злаков (34%) иrudеральные (22%) с незначительной долей лесостепных (14%) и луговых (8%). При увеличении возраста залежи увеличивается доля лесостепных видов, доляrudеральных остается высокой.

Величина надземной фитомассы травяного покрова зависела от возраста залежи ($p < 0.001$), а также от густоты соснового подроста ($p < 0.05$). Разнотравно-кострецовые залежи являлись наиболее продуктивными среди залежей лесостепной зоны ($1.14 \pm 0.11–2.02 \pm 0.25$ т га⁻¹). Разнотравно-злаковые залежи, испытывающие на себе существенное эдификаторное влияние сосны обыкновенной, имели наименьшую надземную фитомассу ($0.23 \pm 0.06–0.25 \pm 0.12$ т га⁻¹).

На залежных участках возрастом 7–18 лет отмечено возобновление древесной растительности, где густота сосны обыкновенной варьировала в широких пределах от 0.9 до 29.6 тыс. шт. га⁻¹ в пересчете в крупный подрост. Средний возраст подроста сосны обыкновенной изменялся от 6 до 14 лет, средняя высота деревьев варьировала от 0.9 ± 0.2 до 5.6 ± 0.8 м. Установлено, что при увеличении густоты сосны обыкновенной происходит снижение числа видов, видового разнообразия, видовой насыщенности, а также проективного покрытия травяного покрова ($p < 0.001$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 268 с.

Антипова Е.М. Флора северных лесостепей Средней Сибири: автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.00.05. Томск: Томский государственный университет, 2008. 35 с.

Антипова Е.М. Растительность северных лесостепей Средней Сибири. Красноярск: КГПУ им. В.П. Астафьева, 2016. 296 с.

Бугаева К.С. Структура и динамика лесной растительности Погорельского бора: Красноярская лесостепь: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.16, 03.00.05. Красноярск, 2009. 18 с.

Буторина Т.Н. Эколо-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: АН СССР, 1963. С. 30–52.

Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2015 году. Красноярск. 2016. 314 с. URL: http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/Sostoianie_OS/2015/Gos.doklad_sost_ohrane_okr_sredi_KK_2015.pdf (дата обращения: 14.03.2016).

Давыдова О.Ю., Будажапов Л.В., Таїсаев Т.Т., Куликов Г.Г. Ботанический состав и стадии зарастания залежей в аридных условиях Бурятии // Вестник Бурятского государственного университета. 2012. № 2. С. 247–250.

Зайченко О.А., Хакимзянова Ф.И. Восстановление залежной растительности в степях Южно-Минусинской котловины // География и природные ресурсы. 1999. № 4. С. 57–62.

Ковалева Ю.П. Структура и динамика запасов растительного вещества в залежных экосистемах степной зоны, находящихся на различных стадиях восстановления // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем: Матер. Всерос. конф. Иркутск, 2005. С. 326–329.

Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постагротенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 426 с.

Министерство природных ресурсов Российской Федерации. Приказ от 16 июля 2007 г. № 183 “Об утверждении Правил лесовосстановления”. URL: <https://normativ.kontur.ru/document?moduleId=1&documentId=224952> (дата обращения: 11.01.2021).

Молокова Н.И. Эколо-ценотический анализ и феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса: (На примере гумидных районов Саян): автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16; 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1992. 16 с.

Назимова Д.И., Дробушевская О.В., Данилина Д.М., Коновалова М.Е., Кофман Г.Б., Бугаева К.С. Биоразнооб-

разие и динамика низкогорных лесов Саян: региональный и локальный уровни // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 131–172.

Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 209–289.

Сорокина О.А., Токавчук В.В., Рыбакова А.Н. Постагротенная трансформация серых почв залежей. Красноярск: КГАУ, 2016. 239 с.

Сорокина О.А. Оценка запасов фитомассы и плодородия серых почв залежей // Почвы и окружающая среда. 2018. Том 1. №3. С. 170–179.

Степанов Н.В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Красноярск: Изд-во Красноярского гос. ун-та, 1994. 108 с.

Титлянова А.А., Афанасьев Н.А., Наумова Н.Б., Андриевский В.С., Артамонова В.С., Булавко Г.И., Гантимурова Н.И., Косинова Л.Ю., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Мордкович Г.Д., Наумов А.В., Напрасникова Е.В., Половинко Г.П., Стебаева С.К., Якутин М.В. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука, 1993. 157 с.

Титлянова А.А., Косых Н.П. Изменение растительного покрова и первичной продукции в Южной Сибири за последние 150 лет // Проблемы региональной экологии: Материалы 2-й Всерос. конф. Томск, 2000. С. 46–47.

Токавчук В.В., Сорокина О.А. Оценка влияния леса на агрохимические свойства почв залежей лесостепной зоны // Вестник КрасГАУ. 2009. № 6. С. 9–17.

Черепнин Л.М. Растительность залежей южной части Красноярского края // Ученые записки Красноярского гос. пед. ин-та. 1953. Т. 2. С. 112–120.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л: ЛГУ, 1984. 288 с.

Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. V. 168. P. 1345–1347.

Csecserits A., Czucz B., Halassy M., Kröel-Dulay G., Rédei T., Szabó R., Szitár K., Török K. Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary // Plant Biosystems. 2011. V. 145. № 3. P. 715–729.

Kämpf I., Mathar W., Kuzmin I., Hözel N., Kiehl K. Post-Soviet recovery of grassland vegetation on abandoned fields in the forest steppe zone of Western Siberia // Biodiversity and Conservation. 2016. V. 25. P. 2563–2580.

Knapp S., Stadler J., Harpke A., Klotz S. Dispersal traits as indicators of vegetation dynamics in long-term old-field succession // Ecological Indicators. 2016. V. 65. P. 44–54.

Kuebbing S.E., Souza L., Sanders N.J. Effects of co-occurring non-native invasive plant species on old-field succession // Forest Ecology and Management. 2014. V. 324. № 15. P. 196–204.

Prishchepov A.V., Müller D., Dubinin M., Baumann M., Radloff V.C. Determinants of agricultural land abandonment in post-Soviet European Russia // Land Use Policy. 2013. V. 30. P. 873–884.

Szabó R., Prach K. Old-field succession related to soil nitrogen and moisture, and the importance of plant species traits // Community Ecology. 2009. V. 10. P. 65–73.

The Plant List. Version 1.1. 2013. URL: <http://www.theplantlist.org> (дата обращения: 11.10.2019).

Restoration of Vegetation on Fallows in Krasnoyarsk Territory's Forest Steppes

N. M. Kovaleva^{1,*} and R. S. Sobachkin¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: nk-75@mail.ru

The species richness of the long-fallow lands in the Krasnoyarsk Territory's forest-steppe zone includes 64 species of vascular plants from 50 genera and 19 families. Leading families of cenoflora are *Leguminosae* (10 species or 16%), *Compositae* (10 or 16%), *Poaceae* (9 or 14%) and *Rosaceae* (7 or 11%). The basis of the long-fallow lands flora were mesophytes (69%) with an insignificant participation of mesoxerophytes (17%) and mesohygrophytes (9%). Among the ecological-coenotic groups, species of meadow-forest forbs and grasses (34%), ruderal (22%) and forest-steppe (14%) species took the largest part. The aboveground phytomass of the grass cover depended on the age of the fallow ($p < 0.001$) and the density of the pine undergrowth ($p < 0.05$). Forb-brome fallows were the most productive among all in the forest-steppe zone ($1.14 \pm 0.11 - 2.02 \pm 0.25 \text{ t ha}^{-1}$). Forb-gramineous fallows, experiencing a significant edificatory influence of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) (density of 29600 units ha^{-1} in terms of large undergrowth), had the lowest aboveground phytomass ($0.23 \pm 0.06 \text{ t ha}^{-1}$). Fallow plots aged 7–18 years undergo rapid reforestation, with the density of Scots pine varying widely from 0.9 to 29.6 thousand units ha^{-1} in terms of large undergrowth. It has been established that with an increase in the Scots pine density, the number of species, species diversity, species saturation, as well as the projective grass cover tend to decrease ($p < 0.001$).

Keywords: *Scots pine, long-fallow lands, forest-steppe, species diversity, above-ground phytomass, ecological and coenotic groups.*

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnoyarskomu krayu i Tuvin'koii avtonomnoi oblasti* (Handbook of agroclimatic features in Krasnoyarsk krai and Tuva autonomous oblast), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1961, 288 p.
- Antipova E.M., *Flora severnykh lesosteppei Srednei Sibiri. Avtoref. diss. dok. biol. nauk* (Flora of the northern forest-steppes of Central Siberia. Extended abstract of the Doctor's biol. sci. thesis), Tomsk: Tomskii gosudarstvennyi universitet, 2008, 35 p.
- Antipova E.M., *Rastitel'nost' severnykh lesosteppei Srednei Sibiri* (Vegetation of the northern forest-steppes of Central Siberia), Krasnoyarsk: KGPU im. V. P. Astaf'eva, 2016, 296 p.
- Berger W.H., Parker F.L., Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments, *Science*, 1970, Vol. 168, pp. 1345–1347.
- Bugaeva K.S., *Struktura i dinamika lesnoi rastitel'nosti "Pogorelskogo bora" (Krasnoyarskaya lesostep')*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Structure and dynamics of forest vegetation in Pogorelskii bor, Krasnoyarsk forest-steppe. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: IL SO RAN, 2009, 18 p.
- Butorina T.N., Ekologo-tsentrcheskii analiz kustarnich-kovo-travyanogo yarusa lesnykh assotsiatii (Eco-coenotic analysis of shrubs and grasses story in forest associations), In: *Tipy lesov Sibiri* (Types of forests of Siberia), Moscow: Izd-vo ILiD So AN SSSR, 1963, pp. 30–51.
- Cherepnin L.M., Rastitel'nost' zalezhei yuzhnoi chasti Krasnoyarskogo kraya (Vegetation of old field in the southern part of the Krasnoyarsk region), *Uchenye zapiski Krasnoyarskogo gos. ped. in-ta*, 1953, Vol. 2, pp. 112–120.
- Csecserits A., Czúcz B., Halassy M., Kröel-Dulay G., Rédei T., Szabó R., Szitár K., Török K., Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary, *Plant Biosystems*, 2011, Vol. 145, No. 3, pp. 715–729.
- Davydova O.Y., Budazhapov L.V., Taisaev T.T., Kulikov G.G., Botanicheskii sostav i stadii zarastaniya zalezhei v aridnykh usloviyakh Buryatii (Botanical composition and stages of abandoned land overgrowing in arid conditions of Buryatia), *Vestnik Buryatskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, 2012, No. 2, pp. 247–250.
- Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy v Krasnoyarskom krae v 2015 godu* (State report on the state and protection of the environment in the Krasnoyarsk Territory in 2015), Krasnoyarsk, 2016, 314 p., available at: http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/Sostoianie_OS/2015/Gos.doklad_sost_ohrane_okr_sredi_KK_2015.pdf (March14, 2016).
- Kämpf I., Mathar W., Kuzmin I., Hözel N., Kiehl K., Post-Soviet recovery of grassland vegetation on abandoned fields in the forest steppe zone of Western Siberia, *Biodiversity and Conservation*, 2016, Vol. 25, pp. 2563–2580.
- Knapp S., Stadler J., Harpke A., Klotz S., Dispersal traits as indicators of vegetation dynamics in long-term old-field succession, *Ecological Indicators*, 2016, Vol. 65, pp. 44–54.
- Kovaleva Y.P., Struktura i dinamika zapasov rastitel'nogo veshchestva v zalezhnykh ekosistemakh stepnoi zony, nak-hodyashchikhsha na razlichnykh stadiyakh vosstanovleniya (The structure and dynamics of plant matter reserves in old field ecosystems of the steppe zone at various stages of recovery), *Prirodnaya i antropogenennaya dinamika nazemnykh ekosistem* (Natural and anthropogenic dynamics of terrestrial ecosystems), Irkutsk, Proc. Conf., 11–15 October, 2005, Irkutsk: Irkutsk State Technological Univ, 2005, pp. 326–329.
- Kuebbing S.E., Souza L., Sanders N.J., Effects of co-occurring non-native invasive plant species on old-field succession, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 324, No. 15, pp. 196–204.
- Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Denisenko E.A., Nefedova T.G., *Dinamika sel'skokhozyaistvennykh zemel' Rossii v XX veke i postagrogennoe vosstanovlenie rastiteli*

tel'nosti i pochv (Dynamics of agricultural lands in Russia in 20th century and postagrogenic rehabilitation of vegetation and soils), Moscow: GEOS, 2010, 416 p.

Ministerstvo prirodnnykh resursov Rossiiskoi Federatsii. Prikaz ot 16 iyulya 2007 g. № 183 (Ministry of Natural Resources of the Russian Federation Order No. 183 dated July 16, 2007), available at: <https://normativ.kontur.ru/document?moduleId=1&documentId=224952> (January 11, 2021).

Molokova N.I., *Ekologo-tsenoticheskii analiz i fenoindikatsiya vysotno-poyasnykh kompleksov tipov lesa (na primere gvidnykh raionov Sayan)*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Ecological and coenotic analysis and phenoindication of high-altitude zone complexes of forest types (case study of the Sayan humid regions). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, 1992, 16 p.

Nazimova D.I., Drobushhevskaya O.V., Danilina D.M., Konovalova M.E., Kofman G.B., Bugaeva K.S., Bioraznoobrazie i dinamika nizkogornykh lesov Sayan: regional'nyi i lokal'nyi urovni (Biodiversity and dynamics of the Sayan low mountain forests: regional and local levels), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2012, Vol. 1, pp. 131–172.

Ponyatovskaya V.M., Uchet obiliya i osobennosti razmeshcheniya vidov v estestvennykh rastitel'nykh soobshchestvakh (Accounting of abundance and distribution patterns of species in natural vegetation communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Moscow-Lenindrad: Nauka, 1964, Vol. 3, pp. 209–299.

Prishchepov A.V., Müller D., Dubinin M., Baumann M., Radeloff V.C., Determinants of agricultural land abandonment in post-Soviet European Russia, *Land Use Policy*, 2013, Vol. 30, pp. 873–884.

Shmidt V.M., *Matematicheskie metody v botanike* (Mathematical methods in botany), Leningrad: Izd-vo LGU, 1984, 288 p.

Sorokina O.A., Otsenka zapasov fitomassy i plodorodiya serykh pochv zalezhei (Assessment of biomass reserves and

fertility of gray soils of deposits), *Pochvy i okruzhayushchaya sreda*, 2018, Vol. 1, No. 3, pp. 170–179.

Sorokina O.A., Tokavchuk V.V., Rybakova A.N., *Postagrogenicheskaya transformatsiya serykh pochv zalezhei* (Postagrogenic transformation of gray soils of old fields), Krasnoyarsk: KGAU, 2016, 239 p.

Stepanov N.V., *Florogeneticheskii analiz (na primere severo-vostochnoi chasti Zapadnogo Sayana)* (Florogenetic analysis (on the example of the northeastern part of the Western Sayan)), Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo gos. un-ta, 1994, 108 p.

Szabó R., Prach K., Old-field succession related to soil nitrogen and moisture, and the importance of plant species traits, *Community Ecology*, 2009, Vol. 10, pp. 65–73.

The Plant List, Version 1.1. 2013, available at: <http://www.theplantlist.org> (October 11, 2019).

Titlyanova A.A., Afanas'ev N.A., Naumova N.B., Andrievskii V.S., Artamonova V.S., Bulavko G.I., Gantimurova N.I., Kosinova L.Yu., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Mordkovich G.D., Naumov A.V., Naprasnikova E.V., Polovinko G.P., Stebaeva S.K., Yakutin M.V., *Suktsessii i biologicheskii krugovorot* (Successions and the biological cycle), Novosibirsk: Nauka, 1993, 157 p.

Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Izmenenie rastitel'nogo pokrova i pervichnoi produktii v Yuzhnoi Sibiri za poslednie 150 let (Changes in vegetation cover and primary production in southern Siberia over the past 150 years), *Problemy regional'noi ekologii* (Regional ecology issues), Tomsk, Proc. of Second All-Russian Conf., pp. 46–47.

Tokavchuk V.V., Sorokina O.A., Otsenka vliyanija lesa na agrokhimicheskie svoistva pochv zalezhei lesostepnoi zony (Assessment of the influence of forests on the agrochemical properties of soils of old fields in the forest-steppe zone), *Vestnik KrasGAU*, 2009, No. 6, pp. 9–17.

Zaichenko O.A., Khakimyanova F.I., Vosstanovlenie zalezhnii rastitel'nosti v stepyakh Yuzhno-Minusinskoi kotloviny (Recovery of vegetation on abandoned agricultural lands in steppes of southern Minusinsk Hollow), *Geografiya i prirodnye resursy*, 1999, No. 4, pp. 57–62.