

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

УДК 631.481+630*114.351+630*261+630*182.21+59.009

СТАДИИ ПОСТАГРОГЕННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ КОМПОНЕНТОВ ЭКОСИСТЕМ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ”

© 2023 г. О. В. Шопина^{a, b}, А. П. Гераськина^a, А. И. Кузнецова^a, Е. В. Тихонова^a,
А. В. Титовец^{a, d}, И. М. Бавшин^{a, c}, В. Р. Хохряков^{a, c}, И. Н. Семенов^{a, b, *}

^aЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

^bМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

^cНациональный парк “Смоленское Поозерье”,
ул. Гуревича, 19, пос. Пржевальское, Смоленская область, 216270 Россия

^dИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, 21, п/о Успенское, Московская область, 143030 Россия

*e-mail: semenkov@geogr.msu.ru

Поступила в редакцию 23.05.2022 г.

После доработки 04.07.2022 г.

Принята к публикации 28.07.2022 г.

Убыль сельского населения в России сопровождалась забрасыванием земель сельскохозяйственного назначения с последующим восстановлением лесных ценозов. Цель работы — исследование почв и фитоценозов шести стадий восстановления сосновых лесов на легких по гранулометрическому составу породах на северо-западе Смоленской области. Приведены результаты по 18-ти ключевым участкам, характеризующим каждую из шести стадий в тройной повторности. Под агроценозами и однолетними залежами вскрыты агроземы (Arenosols (Aric)) с мощным пахотным горизонтом, минимальной численностью и биомассой макрофауны, представленной в основном фитофагами и сапрофагами. Морфологические свойства постагrogenных серогумусовых почв (Arenosols (Ochric)) и дерново-подбуров (Entic Podzols) второй стадии относительно первой отличаются слабо, но биомасса макрофауны максимальна среди почв всех стадий. Основной вклад в нее вносят личинки насекомых ввиду интенсивного заселения лугов летающими насекомыми. Молодые — до 30 лет — сосняки произрастали на аналогичных почвах второй стадии восстановления с заметными следами постагrogenной трансформации. За 10 лет развития леса сформировалась подстилка и протогумусовый горизонт. В средневозрастных — 70–80 лет — сосняках на дерново-подбуров постагrogenных реградированных морфологически проявляются признаки элювиального процесса. В составе макрофауны уменьшается доля подстилочного населения. В лесах старше 80 лет начинается распад соснового древостоя с формированием сложного ельника. В почвах исчезает ровная нижняя граница старопашотного горизонта без формирования подзолистого горизонта. Здесь выявлена максимальная биомасса подстилочной макрофауны. За заключительную стадию приняты сосняки кустарничково (бруснично)-зеленомошные старше 90 лет, произрастающие на подзолах (Albic Podzols), сохранивших остатки старопашотного горизонта. Среди макрофауны по биомассе преобладают подстилочные формы, однако биомасса меньше по сравнению с предыдущей стадией. Почвы пятой и шестой стадий при сопоставимом возрасте лесов имеют разную степень морфологического проявления альфегумусового процесса.

Ключевые слова: сукцессия, постагrogenные почвы, беспозвоночные, подстилка, Podzols, Arenosols

DOI: 10.31857/S0032180X22600706, **EDN:** JKUIJS

ВВЕДЕНИЕ

В России за счет увеличения площади выводимых из использования пахотных земель образуются постагrogenные экосистемы. Половина из них находится в южной тайге [17, 33]. Важную роль в постагrogenной трансформации почв играет смена растительности и состава почвенной макрофауны, участвующей в преобразовании опада.

При сельскохозяйственном использовании природные почвы южно-таежных экосистем превращаются в свои агроаналоги за счет формирования пахотного горизонта Р из органогенных, гумусового АУ, элювиального или подзолистого (ЕL или Е) горизонтов. Части других ниже лежащих горизонтов обычно сохраняются в ненарушенном состоянии [29]. В текстурно-дифференцированных

почвах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов постагрогенные изменения относительно детально исследованы в Московской [2, 28], Калужской [12], Ленинградской [15], Новгородской [14] и Костромской [1] областях. Почвы на породах легкого гранулометрического состава на отложениях Валдайского оледенения обследованы в Новгородской области [40], Дании [51], Польше [50] и Швеции [34].

По данным этих исследований тенденции постагрогенных изменений текстурно-дифференцированных (Retisols, Luvisols) и альфегумусовых (Podzols) почв похожи. Однако суглинистые почвы восстанавливаются до природного уровня медленнее песчаных [11, 25]. Ровная нижняя граница постагрогенного горизонта АУра, как один из наиболее консервативных признаков постагрогенных почв, деградирует за счет элювиальных процессов, подкисления и зоогенных турбаций. В дерново-подзолистых почвах она сохраняется 90–170 лет [11, 13, 14, 20, 28], в дерново-подзолистых на двучленах — 40–100 лет [25], в подзолах — 170 лет [40]. Застаивание влаги на границе с текстурным горизонтом ВТ в суглинистых почвах способствует сохранению ровной границы [12]. С другой стороны, почвы легкого гранулометрического состава содержат меньше органического углерода, активность почвенной фауны в них ниже, что благоприятствует сохранению ровной нижней границы горизонта АУра.

После забрасывания сельскохозяйственных земель на начальной стадии постагрогенной сукцессии почвы под залежными лугами и кустарниками трансформируются следующим образом: однородный агрогоризонт Р преобразуется в серогумусовый постагрогенный АУра с ровной нижней границей, иногда с уплотненной остаточной плужной подошвой, без каких-либо признаков реградации, кроме дернины или фрагментарного растительного опада. Далее при формировании (хвойно-) мелколиственного леса в верхней части АУра за счет накопления растительных остатков [27] и минерализации детрита появляется протогумусовый горизонт реградации W. Со временем его мощность увеличивается, и отличия от горизонта АУра становятся более явными. Наконец, он по структуре и свойствам становится не отличимым от природного серогумусового горизонта АУ. В результате такая почва характеризуется лишь остаточными признаками использования под пашню в виде большей однородности гумусового горизонта и остатков плужной подошвы.

Минерализация и гумификация растительных остатков осуществляются почвенными беспозвоночными во взаимосвязи с микроорганизмами [4, 26]. Крупные почвенные сапрофаги измельчают, перемешивают, перемещают и затем

переваривают растительный опад. При постагрогенной сукцессии меняется набор групп почвенной макрофауны. На начальных этапах в залежных землях, как правило, высока численность фитофагов и сапрофагов [8, 45]. Дальнейшее формирование устойчивого горизонта подстилки создает благоприятные условия для подстилочной и почвенно-подстилочной групп сапрофагов. Увеличивается разнообразие и численность хищников [9].

Свойства подстилки и состав беспозвоночных взаимосвязаны. С одной стороны, подстилка определяет условия среды (это и трофический ресурс для сапрофагов, и важное местообитание для всех функциональных групп макрофауны), поэтому увеличение мощности подстилки за счет поступления опада приводит к росту плотности и биомассы всех трофических групп таких организмов [35]. С другой стороны, почвенная фауна влияет на свойства подстилки. Наибольшее воздействие на морфологические свойства оказывают такие крупные почвенные сапрофаги, как дождевые черви. Несмотря на то, что в почвах легкого гранулометрического состава, как правило, разнообразие, численность и биомасса дождевых червей низкие [31], даже присутствие только одного подстилочного вида (*Dendrobaena octaedra*) значительно меняет структуру подстилки. В результате его трофической деятельности уменьшается мощность подстилки [36], изменяется морфология гумифицированного подгоризонта, в котором увеличивается доля копрогенных агрегатов. Кроме того, в ходе локомоторной деятельности червей перемешиваются ферментативный и гумифицированный подгоризонты [43].

Цель работы — характеристика стадий реградации песчаных почв и трансформации состава почвенной макрофауны в ходе восстановления сосновых боров в национальном парке “Смоленское Поозерье”. В рамках исследования проверяли следующую гипотезу: в ходе постагрогенной сукцессии растительности наблюдается сопряженная смена почвенной макрофауны и свойств почв.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В Смоленском Поозерье при забрасывании земель полностью снималась антропогенная нагрузка, и прежняя пашня зарастала лесом с факультативной луговой стадией [28].

На основе анализа космических снимков Landsat и Sentinel-2 и исторических карт в пределах национального парка “Смоленское Поозерье” выбраны районы работ, опробованные в ходе полевых рекогносцировочных обследований в мае 2021 г. Выделены 18 ключевых участков, характеризующих агроценозы, залежные луга и разновозрастные сосновые леса на (су)песчаных по-

родах с включениями гравия и дресвы в пределах Слободской холмисто-моренной возвышенности (рис. 1). При выборе пробных площадей в пределах ключевых участков руководствовались следующими принципами: расположение на выровненной поверхности междуречья, вдали от локальных понижений (болот, временных и постоянных водотоков) как мест, куда способна перемещаться почвенная макрофауна во время сильных засух, и населенных пунктов, под достаточно однородным растительным покровом без явных признаков мозаичности, обусловленной микрорельефом, на (су)песчаных породах флювиогляциального генезиса Валдайского оледенения. Обследованные сосняки объединены в молодые (менее 30 лет), средневозрастные¹ (70–80) и старовозрастные (80–120). В июне–июле 2021 г. на этих участках проведены полевые работы (с трехкратной повторностью для каждой стадии).

На каждой пробной площади выполнено 2 геоботанических описания на квадратных площадках 10 × 10 м для нелесных стадий и 20 × 20 м — для лесных по стандартной методике [19, 44], определен возраст 3–5 деревьев по кернам стволов, взятых возрастным буравом, заложен один полнопрофильный почвенный разрез, описано его морфологическое строение, измерена мощность подстилки в пятикратной повторности. Изучен состав почвенной макрофауны — размерной группы почвенных беспозвоночных, ширина тела которых более 2 мм [46] в пяти стандартных почвенно-зоологических пробах (монолиты площадью 25 × 25 см и глубиной 30 см) [10]. Монолиты разбирали вручную (отдельно подстилку и минеральные горизонты). На лесных участках дополнительно разбирали сосновый и березовый валеж 2–3 стадий разложения как важное местообитание крупных почвенных беспозвоночных. Всего разобрано 90 почвенных проб и 12 фрагментов валежа. Общий объем собранного материала составил 385 особей беспозвоночных.

Латинские названия сосудистых видов растений даны по [18], мхов — по [38]. При характеристике растительности использована эколого-ценотическая группировка растений ЦЭПЛ РАН (<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html>). Диагностика рощ и почвенных горизонтов выполнена в соответствии с актуальными российскими подходами [3, 21, 27, 29].

Большинство представителей макрофауны идентифицировано до надвидовых таксонов. Виды дождевых червей определены по [5]. Биомасса макрофауны определена путем взвешивания особей, зафиксированных в этаноле (96% — для дож-

девых червей, 70% — для других групп). Наборы данных между стадиями сравнивали при помощи теста Манна–Уитни ($p < 0.05$). Индекс разнообразия Симпсона (D) рассчитан по формуле: $D = 1/\sum (N_i/N)^2$, где N — общая численность особей (экз./м²), N_i — численность особей i -го таксона (экз./м²). Связи между мощностью подгоризонтов подстилки и численностью/биомассой групп макрофауны рассчитывали с помощью коэффициента корреляции (r) Спирмена в программе “PAST 4.0” и визуализировали на ординационной диаграмме, построенной по методу главных компонент, с помощью стандартных команд языка “R”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По всем изученным компонентам экосистем выделенные стадии контрастно отличаются друг от друга (табл. 1–3).

Сукцессионная смена растительности. Для агрофитоценозов типично низкое видовое разнообразие, а для молодых залежей (пашня годичной давности под паром) — высокое видовое разнообразие растений. По проективному покрытию преобладали злаки.

Старые залежи второй стадии представлены преимущественно низкотравными луговыми сообществами с проективным покрытием около 60% и средней видовой насыщенностью (меньше 30 видов на 100 м²). В травостое наиболее распространены злаки (в частности, *Festuca rubra*) и виды родов *Artemisia* и *Potentilla*.

После смыкания полога соснового древостоя на третьей стадии резко менялась структура сообществ за счет выпадения луговых видов и увеличения доли лесных, что сопровождалось уменьшением проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса с 80–85% в 10-летних сосняках до 1–20% в сосняках 25-летних по причине уменьшения освещенности. В 10-летних постагрогенных сосняках доминантом являлся *Rumex thyrsiflorus*. Лесные виды в молодых сосняках представлены бореальными *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum pratense*, *Solidago virgaurea* и неморальными *Anthriscus sylvestris* и *Epilobium montanum*. Отмечен низкий подрост ели (*Picea abies*), березы повислой (*Betula pendula*), осины (*Populus tremula*) и дуба черешчатого (*Quercus robur*). В травяно-кустарничковом ярусе сообществ сосняков 20–25-летнего возраста преобладали бореальные виды, а также отмечено много видов деревьев и кустарников. В небольшом количестве отмечены неморальные и боровые виды. В более молодых сообществах мхи (обычно доминировал *Pleurozium schreberi*) покрывали менее 5% (в 20–25-летних сосняках — 20–45%, а на участках с высокой сомкнутостью крон древостоев могли отсутствовать).

¹ Данные по 30–50-летним соснякам на месте пахотных земель отсутствуют, так как в Смоленском Поозерье в этот период был пик распашки и минимальна площадь забираемых земель.

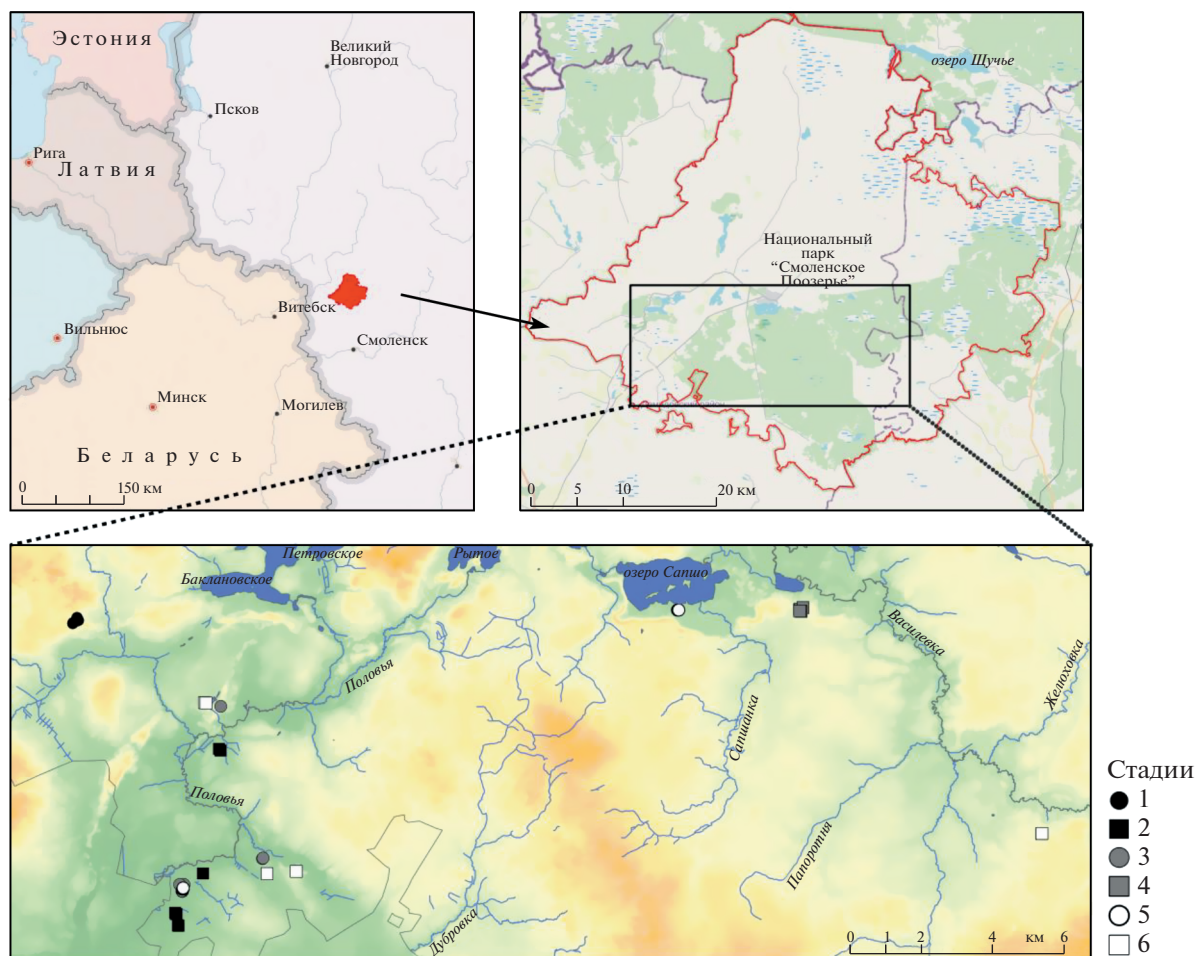


Рис. 1. Объекты исследований. Пунсонами показаны объекты, представляющие разные стадии постагрогенной сукцессии.

Древостой четвертой стадии средневозрастных сосняков (сомкнутость 50–70%) имел небольшую примесь березы, ель формировала второй подъярус. В ярусе подроста и подлеска (про-

ективное покрытие 10–35%) отмечены *Picea abies*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Betula pendula*, единично – *Malus sylvestris* и *Euonymus verrucosa*. В травяно-кустарничковом ярусе при

Таблица 1. Характеристика растительности выделенных стадий

Показатель	Стадия					
	1	2	3	4	5	6
Растительность	Молодые залежи и агрофитоценозы	Низкотравные, суховатые и сухие луга	Молодые (10–30 лет) постагрогенные сосняки	Средневозрастные (70–80 лет) постагрогенные сосняки	Старовозрастные (80–120 лет) постагрогенные сосняки	Старовозрастные (90–120 лет) постагрогенные сосняки
Доминанты древесного яруса	Отсутствует	Отсутствует	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
Видовое разнообразие сосудистых растений	82	74	116	52	104	70

Примечание. Указан средний возраст деревьев. Древостой на пятой стадии представлен первым поколением деревьев, восстановившихся после прекращения обработки сельскохозяйственных земель. В разновозрастных древостоях шестой стадии отмечались деревья до 180 лет. Время существования леса на шестой стадии могло быть существенно больше, чем возраст деревьев.

Таблица 2. Характеристика почв стадий постагрогенной сукцессии

Показатель	Стадия постагрогенной сукцессии					
	1	2	3	4	5	6
Почвы	Агрозоемы	Постагрогенные дерново-подбуры и серогумусовые почвы	Постагрогенные дерново-подбуры и серогумусовые почвы	Постагрогенные дерново-подбуры реградирированные	Постагрогенные реградирированные (оподзоленные) дерново-подбуры и серогумусовые почвы	Подбуры и подзолы грубогумусированные
Система горизонтов	Rpb(agr)–C	AУtz–AУpa–BF–C и AУtz–AУpa–C	O–(W)–AУpa–(BF)–C и O–(W)–AУpa–C	O–W–AУpa–BF–C	O–W–AУpa–(BF)–C и O–W–AУpa–C	АО–ВНF–BF–C и O(ao)–E–AУpa–BF–C
O1 (n = 15), см	0.3/66	1.4/67	1.6/32	2.1/33	1.3/34	2.9/23
O2 (n = 15), см	0	0	1.0/47	1.7/31	1.5/42	2.5/80
O3 (n = 15), см	0	0	0	0.9/60	1.4/63	1.7/53
A + P (n = 3), см	23/7	22/9	26/18	18/5	16/5	5/9
Переход между поверхностным гумусовым и ниже-лежащими минеральными горизонтами	Резкий/ровная или слабоволнистая	Резкий/ровная или слабоволнистая	Заметный/ровная	Заметный/волнистая	Слабо заметный, постепенный/ровная, затечно-волнистая	Фрагментарный старопахотный горизонт
Граница между гумусовым и ниже-лежащими горизонтами	Ровная	Ровная	Ровная	Волнистая	Ровная или затечно-волнистая	

Примечание. Над чертой – среднее, под чертой – коэффициент вариации (%); n – объем выборки для каждой стадии. В скобках приведены варианты, характерные для отдельных площадей. Индексация горизонтов выполнена в соответствии с актуальными российскими подходами [21, 27].

Таблица 3. Характеристика почвенной макрофауны стадий постагрогенной сукцессии

Характеристики биомассы	Стадия постагрогенной сукцессии					
	1	2	3	4	5	6
Биомасса макрофауны ($n = 5$), г/м ²						
Общая биомасса макрофауны	2.0 ± 1.4	6.0 ± 2.2	3.0 ± 0.4	2.3 ± 0.5	3.8 ± 1.2	1.9 ± 0.2
Подстилочная макрофауна*	0.7 ± 0.5	1.2 ± 0.9	2.4 ± 0.5	1.4 ± 0.4	3.4 ± 2.0	1.2 ± 0.4
Почвенная макрофауна**	1.3 ± 0.7	4.8 ± 2.4	0.6 ± 0.3	0.9 ± 0.4	0.4 ± 0.1	0.7 ± 0.5
Сапрофаги***	0.7 ± 0.4	2.5 ± 1.7	2.0 ± 0.6	0.3 ± 0.1	2.8 ± 1.3	0.7 ± 0.3
Фитофаги****	0.9 ± 0.4	3.0 ± 1.1	0.1 ± 0.1	0.9 ± 0.2	0.5 ± 0.1	0.7 ± 0.2
Хищники*****	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.7 ± 0.2	1.1 ± 0.2	0.5 ± 0.2	0.5 ± 0.3
Биомасса дождевых червей ($n = 5$), г/м ²						
Общая биомасса дождевых червей	0.6 ± 0.5	2.1 ± 0.5	0.5 ± 0.2	ед.	1.9 ± 1.1	0.4 ± 0.2
Подстилочные дождевые черви	0	0	0.5 ± 0.2	ед.	0.7 ± 0.1	0.2 ± 0.1
Почвенно-подстилочные дождевые черви	0	0.6 ± 0.2	0	0	1.2 ± 0.4	0.2 ± 0.1
Собственно почвенные дождевые черви	0.6 ± 0.5	1.5 ± 0.5	0	0	0	0
Индекс разнообразия Симпсона (D)						
Подстилочная фауна	0.76	0.77	0.79	0.80	0.81	0.81
Почвенная фауна	0.64	0.78	0.85	0.76	0.74	0.72
Подстилочная + почвенная фауна	0.86	0.89	0.87	0.86	0.87	0.88
Число семейств фауны	13	17	14	14	14	15
N общ, экз./м ²	46 ± 15	84 ± 16	62 ± 10	67 ± 8	111 ± 15	78 ± 12

Примечание. N — численность; ед. — обнаружен единично при разборе валежа. Приведены среднее и стандартное отклонение, n — число проб.

* *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus*, *Lumbricus rubellus*, Aranei, Julidae, Planorbidae, а также имаго Staphylinidae, Cantharidae, Carabidae, Dytiscidae, Chrysomelidae, Hemiptera, Ectobius.

** *Aporrectodea caliginosa*, *Octolasion lacteum* и личинки Brachycera, Tipulidae, Elateridae, Lepidoptera, Scarabaeidae, Carabidae.

*** Представители Lumbricidae, Julidae, Planorbidae, личинки Brachycera, личинки Tipulidae, имаго Dytiscidae, имаго Ectobius.

**** Представители Chrysomelidae, личинки Elateridae, Lepidoptera и Scarabaeidae, имаго Pentatomidae.

***** Представители Aranei, Staphylinidae, Carabidae, Lithobiidae и имаго Cantharidae.

проективном покрытии 30–70% доминировал *Vaccinium myrtillus*. В эколого-ценотической структуре абсолютно преобладали бореальные виды. Доля боровых и неморальных видов, в основном, не превышала 10%. Моховой ярус хорошо развит и сложен бореальными видами с преобладанием *Pleurozium schreberi*.

В старовозрастных сосняках пятой стадии древостой с сомкнутостью 35–75% имел небольшую примесь березы, во втором подъярусе доминировала ель. Сосновые леса на этой стадии начинали распадаться, о чем свидетельствовало большое количество валежа и формирующаяся оконная структура. Проективное покрытие мохового яруса сильно варьировало — от 3–5 до 50–75%. Оно максимально на площадках с густым еловым подростом и минимально — на площадках с подростом из *Corylus avellana*. Доминировали бореальные виды — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*.

В сосняках заключительной шестой стадии разновозрастный древостой с небольшой примесью березы имел максимальный возраст до 180 лет и отличался минимальной сомкнутостью (30–45%). Второй подъярус из ели и сосны (реже с участием дуба) развит слабо. Подрост и подлесок негустые и образованы 4–9 видами. Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием от 35 до 80% характеризовался высокой долей боровых видов с доминированием *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. Покрытие мохового яруса — 80–100%, доминировал *Pleurozium schreberi*. Высокое обилие имели также *Dicranum polysetum* и *D. scoparium*.

Изменения в почвах и макрофауне. Первая стадия. На данной стадии вскрыты агрозоны (Arenosols (Aric)). Во всех обследованных почвах обнаружен (палево-)бурый (7.5–10YR 3/4, 10YR 4/6) бесструктурный горизонт Р мощностью 20–29 см (рис. 2). Его нижняя часть иногда включала свежие фрагменты нижележащего запаханного есте-

ственного горизонта. Кроме того, под основным пахотным мог выделяться отдельный агрогетерогенный горизонт Pagr.

В агроземах численность и биомасса макрофауны была минимальна. Среди трофических групп наибольший вклад в биомассу вносили фитофаги, представленные в основном личинками жуков-щелкунов (сем. Elateridae), и сапрофаги, среди которых преобладали личинки двукрылых (сем. Tipulidae). Также встречены лесные тараканы (сем. Ectobiidae) и собственно-почвенные дождевые черви *Aporrectodea caliginosa* (так называемый “пашенный червь”). Хищники, представленные стафилинидами (сем. Staphylinidae), жужелицами (сем. Carabidae) и пауками (отр. Aranei), вносили минимальный вклад в биомассу.

Вторая стадия. На этой стадии диагностированы постагрогенные дерново-подбуры (Entic Podzols) и серогумусовые почвы (Arenosols (Ochric)). На поверхности почвы имелся слой остатков трав (1–3 см) и дернина. За ними следовал старопашотный палево-серый (2.5–10YR 5/6) горизонт АУра мощностью 12–27 см и ровной нижней границей, бесструктурный либо непрочнокомковатый по корням. В его нижней части (до 8 см) иногда фиксировали более плотное сложение. Горизонт АУра в серогумусовых постагрогенных почвах сразу сменялся почвообразующей породой. В дерново-подбурах постагрогенных под ним залегал бесструктурный, палево-охристый (10YR 5/8) горизонт ВF. Различия в морфологии почв этой стадии свидетельствуют об использовании под пашню почв, изначально отличающихся по степени выраженности альфегумусового процесса (наличия/отсутствия срединных горизонтов).

По сравнению с агропочвами, в постагрогенных почвах лугов выше численность и биомасса беспозвоночных. Биомасса макрофауны здесь максимальна среди обследованных объектов, поскольку открытые биотопы, не испытывающие в настоящее время прямого антропогенного воздействия, благоприятны для заселения насекомыми. Их личинки вносили большой вклад в биомассу. Как и на пашнях, здесь доминировали по биомассе фито- и сапрофаги. Среди первых наиболее многочисленны личинки представителей семейства пластинчатоусых жуков (Scarabaeidae) и жуков-щелкунов. Реже встречались личинки и имаго жуков-листоедов (сем. Chrysomelidae). Значимо выше, в сравнении с пашней, биомасса сапрофагов. Основной вклад в нее вносили дождевые черви — почвенно-подстилочные (*Lumbricus rubellus*) и собственно-почвенные (*A. caliginosa* и *Octolasion lacteum*). Хищники немногочисленны и представлены теми же группами, что и на пашнях. Как правило, встречались представители рода *Lithobius* из семейства губоногих многоножек (Lithobiidae).

Третья стадия. Под молодыми сосняками описаны постагрогенные дерново-подбуры и серогумусовые почвы. В подбурах уже сформировалась подстилка. За ней мог следовать буро-серый 7.5YR 3/4 горизонт реградации W мощностью 4 см, порошистый, с неяснвыраженной комковатостью по корням. На этой стадии горизонт АУра имел мощность 21–32 см, по цвету не отличался от выявленного соответствующего горизонта прошлой стадии и также имел ровную ясно выраженную нижнюю границу. Аналогично предыдущей стадии, за ним залегал палево-охристый (7.5YR 5/6), бесструктурный горизонт ВF или С.

Смыкание полога влияло на состав почвенной макрофауны: существенно снижалась биомасса летающих жуков, личинки которых составляли основную долю фитофагов (жуки-щелкуны и пластинчатоусые жуки). Формирование лесной подстилки повышало биоразнообразие ее обитателей, особенно среди сапрофагов. В группе сапрофагов появлялись двупарноногие многоножки-кивсяки (сем. Julidae) и лесные виды дождевых червей подстилочной группы: *Dendrobaena octaedra* и *Dendrodrilus rubidus*. Среди хищников, населяющих подстилку, возрастала плотность пауков, жуков-стафилинид и жужелиц.

Четвертая стадия. Под средневозрастными сосняками встречены исключительно дерново-подбуры иллювиально-железистые постагрогенные реградированные (рис. 3). В них развиты все подгоризонты подстилки мощностью до 3 см, за которыми следовал бесструктурный (темно-)серый (2.5–10YR 3/1–3) горизонт W мощностью до 3 см. В нижней части из-за появления первых признаков альфегумусового процесса он светлел до 2.5YR 4/3. Горизонт АУра морфологически аналогичен горизонтам предыдущих стадий, но без ярко выраженной ровной границы за счет появления пятен нижележащего горизонта. Горизонт ВF ярко-охристый (10YR 5/8), бесструктурный. Таким образом, за 80 лет появляются первые признаки альфегумусового процесса, и практически не меняются свойства старопашотного горизонта.

Функциональный состав и общая численность макрофауны на этой стадии близки к предыдущей (табл. 3), за исключением малого количества дождевых червей. Единственный вид *D. octaedra* обнаружен только при разборе валежа. Отсутствие дождевых червей отразилось на биомассе сапрофагов, которая здесь значимо ниже в сравнении с другими стадиями. При этом среди сапрофагов часто встречались двупарноногие многоножки-кивсяки, которые населяли подстилку. Среди хищников в подстилке многочисленны пауки, жуки-стафилиниды и жужелицы. В минеральных горизонтах — представители семейства хищных губоногих многоножек (Lithobiidae).

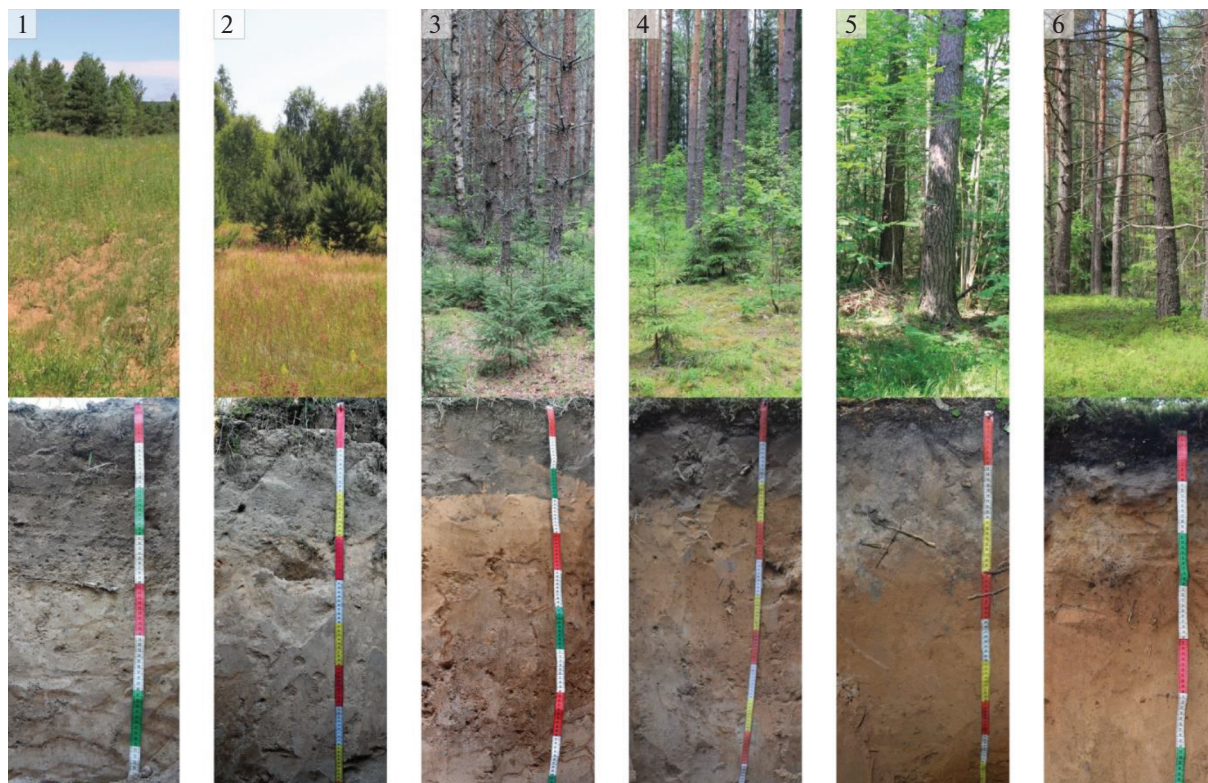


Рис. 2. Почвы разных стадий восстановления (1–6) сосновых лесов: 1 – агрозем, 2 – серогумусовая постагрогенная, 3 и 4 – дерново-подбур иллювиально-железистый постагрогенный реградированный, 5 – дерново-подбур иллювиально-железистый оподзоленный постагрогенный реградированный, 6 – подзол иллювиально-гумусово-железистый грубогумусированный постагрогенный.

Пятая стадия. Под старовозрастными сосняками обнаружены постагрогенные реградированные дерново-подбуры и серогумусовые почвы (рис. 2). В них под подстилкой (до 3 см) встречен (темно-)серый (2.5–5YR 3/1–3) горизонт W мощностью до 6 см, неясно-комковатый по корням. Нижележащий серо-палевый (7.5YR 4/4), до буро-темно-серого (7.5YR 3/2, при прокраске угольками) горизонт AY(ра) имел мощность до 14 см с ровной или затечно-волнистой нижней границей. Почвы этой стадии отличались слабой интенсивностью альфегумусового процесса, что способствовало сохранению ровной нижней границы горизонта AYра. Морфологические свойства горизонта BF аналогичны таковым в почвах предшествующей стадии. Таким образом, пятая стадия характеризует вариант развития почв в более эутрофных условиях по следующим показателям: характер растительности, богатство материнских пород либо сохранение элементов питания, препятствующих развитию альфегумусового процесса, – благодаря чему даже за 120 лет произрастания соснового леса не формируется профиль подзола.

Среди всех обследованных сосновых лесов макрофауна данной стадии отличалась максимальны-

ми величинами численности, общей биомассы и биомассы подстилочных групп беспозвоночных (табл. 3). Наибольший вклад в биомассу вносили сапрофаги, среди которых подстилочные и почвенно-подстилочные дождевые черви, населяющие как валеж, так и подстилку. Много также двупарноногих многоножек и моллюсков. В подстилке многочисленны и разнообразны хищники, среди которых преобладали жуки-стафилиды и пауки. Фитофаги (личинки пластинчатых жуков) малочисленны и встречаются преимущественно в минеральных горизонтах. Там же обитали и хищные губоногие многоножки, вносящие небольшой вклад в биомассу.

Шестая стадия. Почвы шестой стадии отличались развитием сплошного горизонта E с сохранившимися остатками старопашотного горизонта под ним (в двух разрезах из трех) и были диагностированы как подзолы постагрогенные (Albic Podzols). Они сильно отличались от почв пятой стадии, несмотря на сопоставимый возраст древостоя, что говорит об активизации альфегумусового процесса. Под подстилкой в них залегал темно-серый (5YR 3/3) подгоризонт Oao мощностью до 3 см, белесый или пепельно-серый (10YR 6/3) подзолистый горизонт E мощностью до 8 см либо

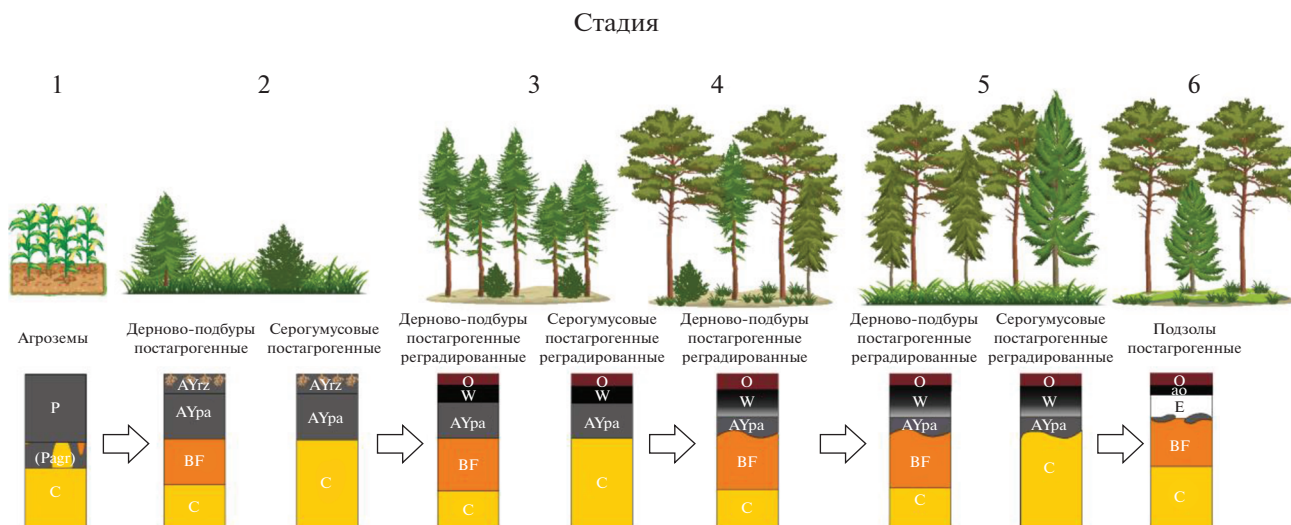


Рис. 3. Схема морфологических изменений почв сосновых лесов Смоленского Поозерья при постагрогенном восстановлении.

серо-бурый (5YR 4/6) горизонт AYpa мощностью до 8 см. Ниже располагался желтовато- или рыжевато-охристый (5–10YR 5–6/6–8) горизонт BF мощностью до 31 см.

Подбур иллювиально-гумусово-железистый с профилем AO–BHF–BF–C под старовозрастным лесом не имел признаков бывшего использования под пашню и может считаться природной почвой, но менее типичной для Смоленского Поозерья [30] в связи со слабой выраженностью альфегумусового процесса, поэтому ее следует рассматривать отдельно от изучаемого ряда.

Таксономический состав макрофауны в целом соответствовал соснякам предыдущей стадии. Однако снижалась биомасса подстилочных групп и сапрофагов, а также общая биомасса (табл. 3). В подстилке из группы сапрофагов преобладали подстилочные виды червей (*D. octaedra*, *Dr. rubidus*), многоножки-кивсаки, моллюски и лесные тараканы. Почвенно-подстилочные дождевые черви *L. rubellus* встречались редко. Среди хищников многочисленны пауки, жуки-стафилиниды и жуки-жужелицы. В минеральных горизонтах немногочисленны личинки пластинчатых жуков и губоногие многоножки.

Взаимосвязи мощности подстилки с разнообразием, численностью и биомассой макрофауны. Подстилка важна для макрофауны как горизонт обитания. Именно изменения в составе подстилочной фауны увеличивают разнообразие зооценозов по значениям индекса разнообразия Симпсона (табл. 3). Выявлены значимые положительные корреляции между: общей численностью макрофауны, общей биомассой макрофауны, биомассой хищников и мощностью подгоризонта

опала подстилки O1 ($r = 0.63$), а также общей мощностью подстилки O ($r = 0.67$; рис. 4).

Подстилка для сапрофагов представляет собой также и трофический ресурс. Значимые отрицательные взаимосвязи мощности подстилки выявлены между: биомассой подстилочных и почвенно-подстилочных дождевых червей и мощностью подгоризонта опала подстилки O1 ($r = -0.52$); общей биомассой дождевых червей и мощностью подгоризонтов O2 ($r = -0.60$) и O3 ($r = -0.52$).

Таким образом, увеличение мощности подстилки от луговых к лесным стадиям повышает разнообразие, общую численность и биомассу подстилочной макрофауны. При этом дождевые черви снижают мощность подстилки.

ОБСУЖДЕНИЕ

В работах [42, 52] показано, что польские постагродарогенные сосняки старше 80 лет становятся похожими на естественные сосновые леса, в которых преобладают устойчивые к кислым почвам виды сосудистых растений, а покрытие мохового яруса достигает 80–100%. Однако земледелие, предшествующее лесовосстановлению, может препятствовать появлению ацидофильных растений [52]. Относительно естественных сосновых лесов постагродарогенные местообитания часто характеризуются повышенными плодородием почв и долей лиственных древесных видов [42, 52]. Примесь лиственных деревьев и кустарников обогащает подстилку быстро разлагающейся биомассой [41], что увеличивает обилие и разнообразие сосудистых растений нижних ярусов. В старовозрастных постагродарогенных сообществах повышается роль мезофитных лесных видов при

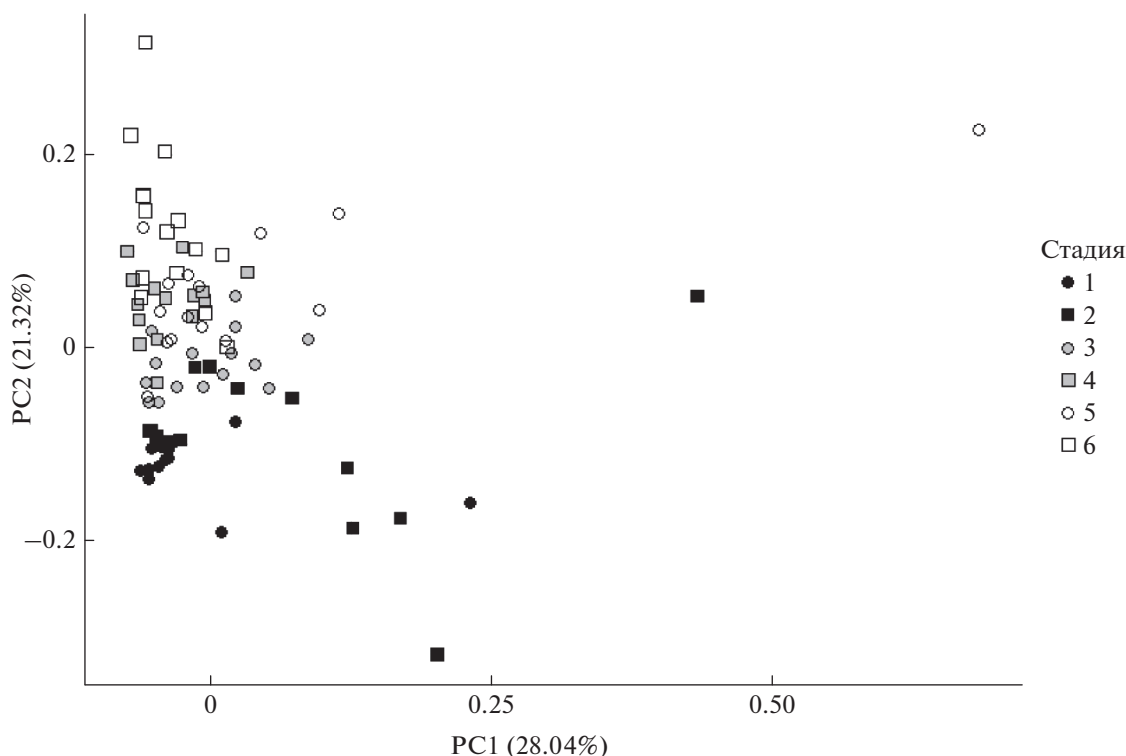


Рис. 4. Ординационная диаграмма по методу главных компонент пробных площадей для показателей численности, биомассы отдельных групп макрофауны и мощности подгоризонтов подстилки.

снижении участия олиготрофных и ацидофильных видов, характерных для естественных сосновых лесов [42].

В ходе спонтанного постагрогенного лесовосстановления в Смоленском Поозерье наиболее яркие почвенно-морфологические изменения связаны с органопрофилем. От начальных стадий к финальным увеличивается мощность подстилочных горизонтов и уменьшается — гумусового. Большая часть подстилок залежей фрагментарна, представлена опадом текущего года. Ферментативный тип подстилки [3] доминирует в молодом сосняке. Подстилка состоит из двух подгоризонтов — деструктивного (O1) и ферментативного (O2). Гумифицированный тип подстилки характерен для более продвинутых стадий сукцессий (80–120 лет), где появляется гумифицированный подгоризонт (O3). С возрастом сосновых лесов увеличиваются запасы подстилки, степень ее гумусированности и мощность. Полученные закономерности отмечены ранее для березово-еловых лесов южной тайги [24], что связано с увеличением ежегодно поступающего древесного опада и уменьшением скорости его разложения вместе с увеличением доли хвойных пород.

Исследование старопашотных подзолов Валдайской возвышенности показало начальное развитие подзолистого горизонта за 55 лет [40], что

не было отмечено в наших исследованиях и может быть связано с более мягким климатом в Смоленском Поозерье — более низким коэффициентом увлажнения, более зольным растительным опадом (меньшей долей хвойного и большей лиственный). Полнопрофильный подзол в данных исследованиях описан после 170 лет произрастания леса (с сохранением остатков старопашотного горизонта) [40], что в целом соотносится с полученными результатами: для шестой стадии за 90–120 лет характерно формирование подзола. Сохранение старопашотного горизонта в профиле почв до 120 лет произрастания леса описано в исследованиях двучленных почв (легкий суглинок, подстилаемый песком) Род-Айленда [37]. В текстурно-дифференцированных почвах Клиско-Дмитровской гряды в течение первых 70–100 лет зарастания в нижней части прежней пахотной толщи появляются признаки горизонта Е. Однако к 150–170 годам полного возвращения пахотных почв к исходным лесным не происходит: сохраняются признаки бывшего использования под пашню [2]. Эти данные согласуются с нашими результатами, отражающими появление лишь первых признаков альфегумусового процесса в почвах 80-летнего сосняка и сохранение остатков старопашотного горизонта в 180-летнем. Описанные разрезы, где под горизонтом Р залегала сразу почвообразующая порода, отражают полное запа-

хивание срединных горизонтов альфегумусовых почв или распашку серо- и грубогумусовых почв, широко распространенных на территории Смоленского Поозерья [30], без таких горизонтов. Эта неопределенность усложняет реконструкцию исходной природной почвы.

В дерново-подзолистых почвах Сатинского учебного полигона (Калужская область) за 15 лет существования залежи верхняя толща старопашотного горизонта преобразовалась в природный горизонт АУ, за которым следует оглеенный горизонт (оглеение усиливается после забрасывания земель) [6, 12]. В постагрогенных почвах на суглинках быстрее, чем в Смоленском Поозерье, теряется структура и изменяется характер верхних горизонтов. Легкий гранулометрический состав и более сухие условия приводят к консервации горизонта Р, морфологические свойства которого не изменяются на второй стадии, и он сохраняется в практически неизменном виде до третьей стадии (10–30 лет лесовосстановления). Аналогичные результаты отмечены в исследованиях посадок сосны на бывших пахотных землях в северо-восточной Польше, где за 30 лет произрастания леса верхние горизонты песчаных почв были ближе к пахотным горизонтам, чем к гумусовым горизонтам природных почв [49].

Через 8 лет после посадки ели обыкновенной в почвах вблизи Копенгагена формировалась подстилка [51], что соотносится с нашими результатами, по которым горизонт подстилки характерен уже для 10-летних сосняков. При лесовосстановлении соснового бора на песчаных почвах в Нидерландах подзол сформировался за 100 лет [32], что может соответствовать процессу, описанному для шестой стадии. В распаханых почвах формирование микропрофиля подзола в толще старопашотного горизонта занимало 150 лет [32]. За аналогичный период времени в Смоленском Поозерье подзол сформировался под менее богатыми сосняками шестой стадии.

Таким образом, почвы стадий 5 и 6 можно рассматривать как два варианта развития постагрогенных почв в Смоленском Поозерье. Почвы стадии 5 имеют слабое проявление альфегумусового процесса, в то время как на стадии 6 может сформироваться отбеленный горизонт Е мощностью до 8 см. Такие различия могут быть обусловлены влиянием почвообразующих пород и растительности. Но этот вопрос заслуживает дальнейшего изучения с привлечением более обширного фактического материала.

В ходе исследований восстановления сосновых лесов выявлено, что таксономическое разнообразие на уровне семейств макрофауны максимально в почвах залежных лугов. Повышенное число семейств макрофауны в почвах многолетних лугов в сравнении с пашней и однолетними

залежами связано с активным заселением этих сообществ летающими фито- и зоофагами, личинки которых активны в почве, не подвергаясь агротехническим мероприятиям, поэтому устойчиво обитающими в таких условиях. Снижение числа семейств при переходе от открытых биотопов (лугов) к закрытым (лесам) — закономерный процесс, связанный с формированием древесного полога и ограничением возможности заселения лесных сообществ летающими насекомыми [48]. При лесовосстановлении разнообразие макрофауны увеличивается в связи с формированием подстилки — важного местообитания почвенной фауны. Именно за счет обилия экологических ниш в подстилке увеличивается разнообразие зооценозов. На поздних стадиях сукцессии присутствуют две группы дождевых червей (подстилочные и почвенно-подстилочные), играющих ключевую роль в деструкции опада. При этом разнообразие собственно-почвенной макрофауны уменьшалось, группа собственно-почвенных дождевых червей не обнаружена, начиная с третьей стадии сукцессии. Дождевые черви этой группы часто приурочены к сельскохозяйственным полям и лугам, при этом могут отсутствовать в сосновых лесах с легким гранулометрическим составом почв [9, 16, 23].

Лесная подстилочная фауна восстанавливается нелинейно, скорее всего, в связи с изменением качества опада, формирующего трофические и топические условия для беспозвоночных. Максимальное разнообразие, численность и биомасса подстилочной фауны выявлены в лесах пятой стадии. В этих лесах формируется смешанный опад как с медленно- (хвоя сосны, ели), так и быстроразлагаемыми фракциями (например, листьями березы или лещины). Известно, что именно смешанный опад наиболее благоприятен для крупных почвенных беспозвоночных в сравнении с хвойным или листовым [7, 47].

Выявлены положительные взаимосвязи между мощностью подстилки и биомассой хищников, для которых подстилка — основная среда обитания. Выявлены отрицательные взаимосвязи между мощностью и запасами подстилки, с одной стороны, и биомассой макросaproфагов, в основном дождевых червей, которые измельчают и потребляют подстилку в ходе трофической деятельности и разрыхляют ее при передвижении [16], с другой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что морфологические свойства почв Смоленского Поозерья за 90–120 лет не восстанавливаются до исходных параметров. После 80 лет существования леса появляются первые морфологические признаки оподзоливания почв и нарушается ровная

нижняя граница старопашотного горизонта. За 120 лет формируется грубогумусовый горизонт и может формироваться подзолистый с сохранением остатков старопашотного под ним. Население макрофауны восстанавливается в подстилке быстрее, чем в минеральных горизонтах. С повышением возраста сосновых лесов увеличиваются запасы подстилки, степень ее гумусированности и мощность. Выявлены положительные взаимосвязи между мощностью подстилки и разнообразием подстилочной фауны. В ходе сукцессии в сосняках увеличивается разнообразие групп дождевых червей: в молодых сосняках подстилку населяет только одна группа люмбрицид (подстилочные), в сосняках продвинутых стадий сукцессии к ней добавляются почвенно-подстилочные черви. Повышение разнообразия люмбрикофауны находит отражение в типах и структуре подстилки: в молодых сосняках ферментативный тип подстилки представлен двумя подгоризонтами (деструктивным и ферментативным), в сосняках продвинутых стадий сукцессии тип подстилки гумифицированный, представлен тремя подгоризонтами за счет появления гумифицированного подгоризонта.

Таким образом, рабочая гипотеза подтвердилась для горизонта подстилки, однако не выявлено восстановление сапрофагов, населяющих минеральные горизонты, что существенно замедляет восстановление морфологических свойств верхних органо-минеральных горизонтов постагрогенных песчаных почв национального парка “Смоленское Поозерье”, которое не произошло за период 90–120 лет.

БЛАГОДАРНОСТИ

При подборе объектов исследования использованы материалы, предоставленные Центром коллективного пользования “Геоportal” (МГУ им. М.В. Ломоносова). Авторы благодарны профессору М.И. Герасимовой за помощь в диагностике почв, а также участникам полевых работ: Д.Р. Бардашову, Е.В. Басовой, Ю.Б. Бачинскому, Г.В. Клинка, Д.А. Тереховой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках проекта РНФ № 21-74-20171.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Рыжова И.М., Бочарникова Е.О., Стольников Е.В. Углерод микробной

биомассы и микробное продуцирование двуокиси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1108–1116.

<https://doi.org/10.31857/S0032180X20030120>

2. Ахмалишев К.Б. Влияние земледельческого освоения на свойства дерново-подзолистых суглинистых почв современных лесов. Дис. ... канд. с.-х. н. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2007. 149 с.
3. Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.
4. Бызов Б.А. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС, 2005. 212 с.
5. Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
6. Герасимова М.И., Исаченкова Л.Б. “Короткая память” дерново-подзолистых почв в лесовосстановительных сукцессиях // Память почв. М.: ЛКИ, 2008. С. 638–649.
7. Гераськина А.П. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–20.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-2-1-20>
8. Гераськина А.П. Население дождевых червей (Lumbricidae) на зарастающих полях // Зоологический журн. 2009. Т. 88. № 8. С. 901–906.
9. Гераськина А.П. Экологическая оценка динамики комплекса дождевых червей (Lumbricidae) в ходе восстановительных сукцессий. Смоленск: СГМУ, 2016. 148 с.
10. Гиляров М.С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 304 с.
11. Дымов А.А. Сукцессии почв в бореальных лесах Республики Коми. М.: ГЕОС, 2020. 318 с.
<https://doi.org/10.34756/GEOS.2020.10.37828>
12. Исаченкова Л.Б., Герасимова М.И., Богданова М.Д., Терская Е.В. Отражение истории землепользования в свойствах дерново-подзолистых почв Сатинского полигона МГУ // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2019. № 6. С. 113–121.
13. Караева Н.А., Жариков С.Н., Кончин А.Е. Генетические особенности пахотных дерново-подзолистых почв как основа их диагностики и классификации // Научные труды Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева. 1986. С. 24–32.
14. Кечайкина И.О., Рюмин А.Г., Чуков С.Н. Постагрогенная трансформация органического вещества дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 2011. № 10. С. 1178–1192.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X11100030>
15. Коротков А.А. Изменение дерново-подзолистых почв под луговой растительностью // Почвоведение. 1960. № 9. С. 62–69.
16. Лукина Н.В., Гераськина А.П., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В., Те-

- бенькова Д.Н., Басова Е.В. Функциональная классификация лесов: актуальность и подходы к разработке // Лесоведение. 2021. № 6. С. 566–580. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060085>
17. Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: Геос, 2010. 416 с.
 18. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
 19. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Л.Б. Заугольной, Т.Ю. Браславской. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. 383 с.
 20. Номеров Г.Б. Направленность изменений некоторых морфологических, физических, химических и биологических свойств пахотных дерново-подзолистых почв при зарастании их лесом // Диагностика деградации воспроизводства лесных почв. 1987. С. 59–60.
 21. Полевой определитель почв России. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
 22. Савин И.Ю., Столбовой В.С., Аветян С.А., Шишкова Е.А. Карта распаханности почв России // Бюл. Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева. 2018. № 94. С. 38–56. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2018-94-38-56>
 23. Стриганова Б.Р. Пространственное распределение ресурсов животного населения почв в климатических градиентах // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 6. С. 538–549.
 24. Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И., Маслов М.И. Динамика поступления растительного опада и некоторых свойств лесных подстилок при постагрогенном лесовосстановлении в условиях южной тайги // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2019. № 4. С. 3–10.
 25. Телеснина В.М., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Осепян Л.А., Личко В.И., Ермолаев А.М., Мишин Д.М. Динамика свойств почв и состава растительности в ходе постагрогенной эволюции в разных биоклиматических зонах // Почвоведение. 2017. № 12. С. 1514–1534. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17120115>
 26. Фролов О.А., Якушев А.В. Влияние на бактериальный гидролитический комплекс гумусо-аккумулятивного горизонта техноурбанозема пассажа через кишечник дождевого червя *Aporrectodea caliginosa* // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2018. Т. 94. С. 57–73. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2018-92-57-73>
 27. Хитров Н.Б., Герасимова М.И. Диагностические горизонты в классификации почв России: версия 2021 г. // Почвоведение. 2021. № 8. С. 899–910. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21080098>
 28. Хохлов С.Ф. Постагрогенные дерново-подзолистые почвы под лесом и лугом в Подмоскowie: свойства, эволюция и элементы водного баланса. Дис. ... канд. с.-х. н. М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2015. 158 с.
 29. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 341 с.
 30. Шопина О.В., Герасимова М.И., Бавшин И.М., Хохряков В.Р., Семенов И.Н. Инвентаризация и картографирование почв национального парка “Смоленское Поозерье” // Лесоведение. 2022. № 5. С. 478–493. <https://doi.org/10.31857/S0024114822040088>
 31. Curry J.P. Factors affecting the abundance of earthworms in soils. *Earthworm Ecology*. 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, FL, 1994. P. 91–113.
 32. Elgersma A.M. Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors // *Biodivers. Conserv.* 1998. V. 7. № 2. P. 193–206. <https://doi.org/10.1023/A:1008884418570>
 33. Ershov D.V., Gavriluk E.A., Koroleva N.V., Belova E.I., Tikhonova E.V., Shopina O.V., Titovets A.V., Tikhonov G.N. Natural afforestation on abandoned agricultural lands during Post-Soviet period: a comparative Landsat data analysis of bordering regions in Russia and Belarus // *Remote Sensing*. 2022. V. 14. № 2. P. 322. <https://doi.org/10.3390/rs14020322>
 34. Falkengren-Grerup U., Brink D.J. Ten, Brunet J. Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40–80 years of forest growth on agricultural soils // *For. Ecol. Manage.* 2006. V. 225. № 1–3. P. 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.027>
 35. Fujii S., Berg M.P., Cornelissen J.H.C. Living litter: dynamic trait spectra predict fauna composition // *Trends in Ecology & Evolution*. 2020. V. 35. № 10. P. 886–896. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.05.007>
 36. Holdsworth A.R., Frelich L.E., Reich P.B. Litter decomposition in earthworm-invaded northern hardwood forests: role of invasion degree and litter chemistry // *Ecoscience*. 2008. V. 15(4). P. 536–544.
 37. Hooker T.D., Compton J.E. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment // *Ecol. Appl.* 2003. V. 13. № 2. P. 299–313. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0299:FE-CANA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0299:FE-CANA]2.0.CO;2)
 38. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Y., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Y., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.K., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatku-lov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Y., Pisarenko O.Y., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Y., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. V. 15. P. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>

39. *IUSS Working Group WRB*, World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, world soil resources reports № 106. FAO: Rome, 2015. 193 p.
40. Kalinina O., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Lyuri D.I., Najdenko L., Giani L. Self-restoration of post-agrogenic sandy soils in the southern taiga of Russia: soil development, nutrient status, and carbon dynamics // *Geoderma*. 2009. V. 152. № 1–2. P. 35–42.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.05.014>
41. Kiedrzyński M., Zielińska K., Grzelak P. Transformation of forest vegetation after 40 years of protection in the Tomczyce Nature Reserve (Central Poland) // *Acta Universitatis Lodzianae. Folia Biologica et Oecologica*. 2011. V. 7. P. 207–227.
<https://doi.org/10.2478/v10107-009-0026-x>
42. Matuszkiewicz J.M., Kowalska A., Kozłowska A., Roo-Zielińska E., Solon J. Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland // *For Ecol Manage*. 2013. V. 310. P. 567–576.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.060>
43. McLean M.A., Parkinson D. Changes in structure, organic matter and microbial activity in pine forest soil following the introduction of *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Soil Biology and Biochemistry*. 1997. V. 29(3–4). P. 537–540.
44. Mucina L., Schaminee J.H.J., Rodwell J.S. Common data standards for recording relevés in field survey for vegetation classification // *J. Vegetation Science*. 2000. V. 11. P. 769–772.
<https://doi.org/10.2307/3236581>
45. Pizl V. Succession of earthworm populations in abandoned fields // *Soil Biology & Biochemistry*. 1992. № 24. P. 1623–1628.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90160-Y](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90160-Y)
46. Robertson G.P., Coleman D.C., Sollins P., Bledsoe C.S. (Eds.). Standard soil methods for long-term ecological research. Oxford University Press on Demand, 1999. V. 2. 480 p.
47. Sariyildiz T. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris* // *Scandinavian journal of forest research*. 2008. V. 23. № 4. P. 330–338.
<https://doi.org/10.1080/02827580802275816>
48. Sebek P., Bace R., Bartos M., Benes J., Chlumska Z., Dolezal J., Dvorsky M., Kovar J., Machac O., Mikatova B., Perlik M., Platek M., Polakova S., Skorpik M., Stejskal R., Svoboda M., Trnka F., Vlasin M., Zapletal M., Cizek L. Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 358. P. 80–89.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.008>
49. Sławski M., Tarabula T., Sławska M. Does the enrichment of post-arable soil with organic matter stimulate forest ecosystem restoration—a view from the perspective of three decades after the afforestation of farmland // *For. Ecol. Manage*. 2020. № 478. P. 118525.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118525>
50. *Soil Sequences Atlas IV* / Eds.: M. Świtoniak, C. Przemysław. Toruń: Machina Druku, 2018. 264 p.
51. Vesterdal L., Ritter E., Gundersen P. Change in soil organic carbon following afforestation of former arable land // *For. Ecol. Manage*. 2002. V. 169. № 1–2. P. 137–147.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00304-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00304-3)
52. Wozniwoda B., Parzych A., Kopeć D. Species diversity, biomass accumulation and carbon sequestration in the understorey of post-agricultural Scots pine forests // *Silva Fennica*. 2014. V. 48. № 4. P. 1119–1123.
<https://doi.org/10.14214/sf.1119>

Stages of Restoration of Components of Post-Agrogenic Pine Forest Ecosystems at the National Park “Smolensk Lakeland”

O. V. Shopina^{1, 2}, A. P. Geraskina¹, A. I. Kuznetsova¹, E. V. Tikhonova¹, A. V. Titovets^{1, 4}, I. M. Bavshin^{1, 3}, V. R. Khokhryakov^{1, 3}, and I. N. Semenov^{1, 2, *}

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya st., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

³National Park Smolensk Lakeland, Przhevalskoe, 216270 Russia

⁴Institute of Forest Science Russian Academy of Science, Uspenskoye village, Moscow region, 143030 Russia

*e-mail: semenkov@geogr.msu.ru

Rural depopulation in Russia was accompanied by the abandonment of arable lands and natural reforestation. The aim of the work was to study soils and phytocenoses of six stages of pine forest restoration on rocks with coarse granulometric composition in the north-west of Smolensk region. The research was carried out at 18 key sites, characterizing 6 stages in triplicates. Under agrocenoses and one-year-old fallow lands we found agrozemes (Arenosols (Aric)) with a thick arable layer and a minimum abundance and biomass of macrofauna, represented mainly by phytophages and saprophages. At the 2nd stage of fallow meadows, grey-humus soils (Arenosols) and sod-podzols postagrogenic (Entic Podzols) were found with unchanged morphological properties in comparison with the first stage. Here, the biomass of macrofauna

is maximal due to intensive invasion of open biotopes by insects. Young (up to 30 years old) pine forests grew on similar to the Stage 2 regraded soils. During 10 years of a forest growth, litter and protohumus regrading horizons were formed. In middle-aged (70–80 years old) pine forests on sod-podburs post-agrogenic regraded (Entic Podzols), signs of an eluvial process are manifested. Macrofauna is characterized by a decrease in the biomass of a litter population. In forests older than 80 years, decay of pine stands with the formation of complex spruce forests have begun. In soils, even lower boundary of old-fallow horizon disappears without podzolic horizon formation. Here, the maximum biomass of litter macrofauna is revealed. The final stage is shrubby (lingonberry)-green-moss pine forests older than 90 years growing on podzols (Albic Podzols) with remains of old-fallow horizon. Among macrofauna, litter macrofauna prevail in terms of a biomass, but the biomass is lower than in the previous stage. Due to the different degree of morphological manifestation of the alfegumus process, the fifth and sixth stages can be considered as variants of the development of post-agrogenic soils under pine forests.

Keywords: succession, postagrogenic soils, invertebrates, litter, Podzols, Arenosols