

© О. И. Евстигнеев,¹ Е. В. Ручинская,² А. В. Горнов²

ИЗМЕНЕНИЕ ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГОВ В ШИРОКОЛИСТВЕННО-ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПАЛОВ И ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ (БРЯНСКАЯ ОБЛ.)

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»,
ст. Нерусса, Суземский р-н, Брянская обл., 242180, Россия
E-mail: quercus_eo@mail.ru

² Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук
ул. Профсоюзная, 84/32, Москва, 117997, Россия
E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com, aleksey-gornov@yandex.ru
Поступила в редакцию 25.07.2018
После доработки 31.10.2018
Принята к публикации 13.11.2018

На территории памятника природы «Меловицкие склоны» (Брянская обл.) сохранились уникальные сообщества — полидоминантные остепненные луга с высоким видовым разнообразием. Эти луга постоянно находятся под воздействием палов и хозяйственной деятельности (сенокосение, выпас). Под влиянием этих факторов не всегда сохраняется высокое видовое разнообразие. Полидоминантные сообщества поддерживаются на крутых склонах, которые неудобны для сенокосения и выпаса, а также подвержены палам не чаще одного раза в два года. С появлением одиночных деревьев возрастает видовое разнообразие остепненных лугов. Это связано с тем, что деревья — удобные места отдыха и укрытия для птиц, которые разносят диаспоры растений. С уменьшением частоты палов остепненные луга захватывает вегетативно-подвижный папоротник *Pteridium aquilinum*. Под сомкнутыми вайями орляка создается глубокая тень, которая вытесняет светолюбивые растения. При ежегодных палах полидоминантные остепненные луга превращаются в олигодоминантные. Преимущество получают два длиннокорневищных злака-геофиты — *Bromus inermis* и *Calamagrostis epigejos*, у которых почки возобновления расположены в почве и защищены от огня. Видовое разнообразие этих сообществ небольшое, поскольку выгорают гемикриптофиты, у которых почки возобновления не защищены почвой от пожаров. На пологих склонах около деревни, где интенсивно заготавливали сено и выпасали скот, сформировались монодоминантные сообщества из *Bromus inermis*. Этот злак хорошо отрастает при стрижении на пастбищах и доминирует при сенокосном использовании лугов. В сообществах *Bromus inermis* видовое разнообразие минимально: из-за интенсивного сенокосения и выпаса в недавнем прошлом, а также по причине ежегодных палов в настоящем, резко сократили свое участие не только гемикриптофиты, но и геофиты. На десятилетней залежи, которая примыкает к полидоминантным остепненным лугам, восстановилась только треть сухолуговых и степных растений. Скорость восстановления остепненных лугов на залежи могла быть выше, если бы сократилась частота пожаров, сохранился бы выпас домашних животных, и не утратились бы на территории памятника природы дикие копытные.

Ключевые слова: остепненные луга, видовое разнообразие, палы, сенокосение, выпас, широколиственно-лесная зона, Брянская область.

В широколиственно-лесной зоне Восточной Европы сохранились уникальные остепненные луга (Smirnov, 1940; Skvortsov, 1951; Nitsenko, 1962; Bosek, 1980; и др.). Эти сообщества, как правило, обладают богатым видовым составом и вносят значительный вклад в биологическое разнообразие территорий. Однако из-за

хозяйственной деятельности человека и неконтролируемых палов остепненные луга в широколиственно-лесной зоне находятся под угрозой исчезновения. Распашка водоразделов привела к тому, что эти сообщества сохранились только по неудобьям: на крутых склонах коренных берегов рек, по оврагам и балкам. Небольшая площадь остепненных лугов уцелела на карбонатных склонах р. Усожа в урочище Меловица (Брянская обл.).

Мы проанализировали изменение остепненных лугов в урочище Меловица под воздействием палов и хозяйственной деятельности.

Материал и методика

Материал собран в 2015—2017 гг. на юго-востоке Брянской обл. на карбонатных склонах р. Усожа в пределах урочища Меловица. В 2005 г. на этой территории создан памятник природы «Меловицкие склоны» (Bosek, 1980; Panasenko et al., 2015). На остепненных лугах сохранились редкие виды: *Anemone sylvestris* L., *Aster amellus* L., *Carex humilis* Leyss., *Galium tinctorium* L., *Iris aphylla* L., *Linum flavum* L., *Peucedanum alsaticum* L., *Podospermum purpureum* (L.) W. D. J. Koch et Ziz и др.

Маршрутное обследование показало, что на территории памятника природы встречается шесть типов сообществ: 1) полидоминантные остепненные луга; 2) полидоминантные остепненные луга под одиночными генеративными деревьями; 3) монодоминантные остепненные луга с *Pteridium aquilinum*; 4) олигодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis* и *Calamagrostis epigejos*; 5) монодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis*; 6) монодоминантные остепненные луга на залежи с *Calamagrostis epigejos*. Они приурочены к разным склонам, которые отличаются крутизной, частотой пожаров, влиянием одиночных деревьев и хозяйственным использованием. В каждом типе сделали по 11 геоботанических описаний на площадках по 100 м². Участие видов в сообществах оценивали по шкале Ж. Браун-Бланке (Mirkin et al., 1989). Для подтверждения выделенных типов сообществ применили ординацию методом бестрендового анализа соответствий — DCA (Detrended Correspondence Analysis) (рис. 1). Этот метод эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний (Dzhongman et al., 1999). Расчеты проводили в программе PC-ORD.

Для каждого типа сообществ определяли освещенность на уровне яруса трав, крутизну склона и частоту пожаров. Периодичность палов выявляли по возрасту побегов формирования у кустарников (*Frangula alnus* Mill., *Corylus avellana* L.), поврежденных огнем. Эти побеги появляются после пожара из спящих почек, расположенных в нижней части кустарника. На склонах встречаются одиночные генеративные деревья (*Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill.), а также заросли папоротника *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, которые затеняют сообщество. С помощью люксметра LXP-1 под деревьями и в зарослях орляка в безоблачный июньский день с 10 до 18 ч ежечасно измеряли освещенность на 35-метровой трансекте через 5 м. Люксы переводили в проценты от полной освещенности, которую определяли на открытом месте.

Для оценки видового разнообразия сообществ использовали следующие показатели: видовое богатство, видовая насыщенность, распределение видов сосудистых растений по эколого-ценотическим группам и жизненным формам. Видовое богатство — число видов в сообществе. Этот показатель определяли как суммарное число видов на 11 площадках, которые относятся к одному типу сообществ.

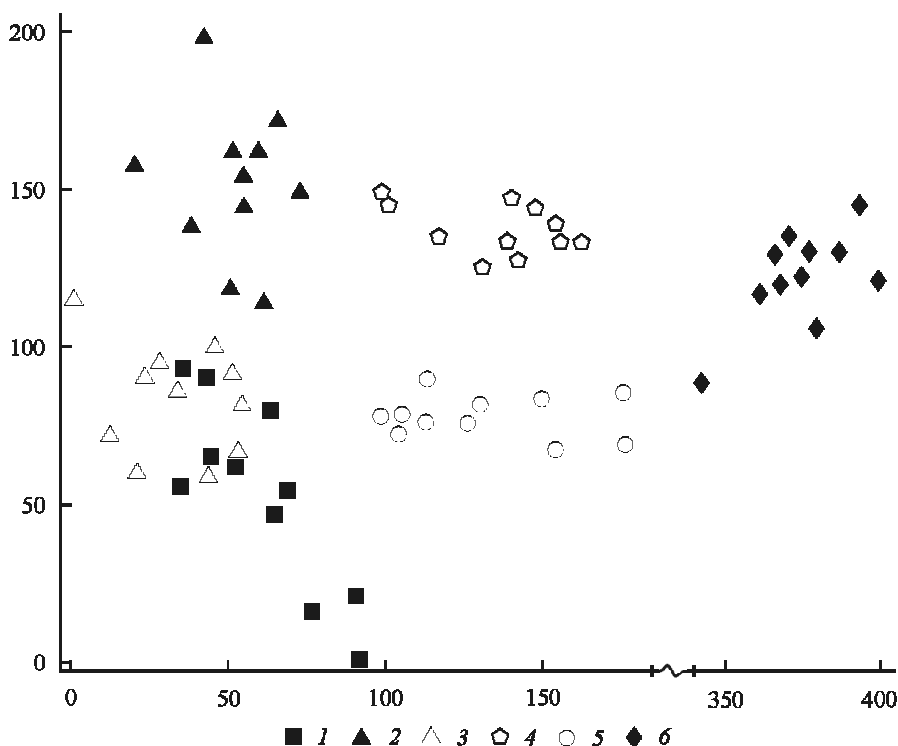


Рис. 1. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний степенных сообществ в осях наибольшего варьирования флористического состава.

Сообщества: 1 — полидоминантные степенные луга, 2 — полидоминантные степенные луга под одиночными генеративными деревьями, 3 — монодоминантные степенные луга с *Pteridium aquilinum*, 4 — олигодоминантные степенные луга с *Bromus inermis* и *Calamagrostis epigejos*, 5 — монодоминантные степенные луга с *Bromus inermis*, 6 — монодоминантные степенные луга на залежи с *Calamagrostis epigejos*.

Fig. 1. Results of DCA-ordination of geobotanic relevés of steppe communities in the axes of the greatest variation in floristic composition.

Communities: 1 — polydominant steppe meadows, 2 — polydominant steppe meadows under single generative trees, 3 — monodominant steppe meadows with *Pteridium aquilinum*, 4 — oligodominant steppe meadows with *Bromus inermis* and *Calamagrostis epigejos*, 5 — monodominant steppe meadows with *Bromus inermis*, 6 — monodominant steppe meadows on fallow land with *Calamagrostis epigejos*.

Видовая насыщенность — среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под эколого-ценотическими группами, в соответствии с представлениями А. А. Ниценко (Nitsenko, 1969), понимали группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с разными типами сообществ. Для характеристики эколого-ценотической принадлежности растений использовали базу данных, которая разработана для Европейской России и доступна на сайте Института математических проблем биологии РАН. Жизненные формы растений указаны по классификации К. Раункиера на основе многочисленных исследований по морфологии растений, в которых выявлено расположение почек возобновления относительно поверхности почвы (Bulokhov, 2001; Ekologicheskaya..., 2012). Распределение видов в сообществе по эколого-ценотическим группам и жизненным формам определяли по общему списку растений, встреченных на 11 площадках.

Характеристика остепненных лугов памятника природы «Меловицкие склоны»

Полидоминантные остепненные луга сохранились в средней части крутых склонов (табл. 1), на которых затруднены выпас и сенокошение. Однако в сообществах обычны палы. Используемый в сельскохозяйственных целях огонь заходит с плакоров. Пожары в этой части склона случаются преимущественно раз в два года (рис. 2, а). Такая частота палов не позволяет конкурентному высоко-травью (*Pteridium aquilinum*, *Laserpitium latifolium* L. и др.) сформировать монодоминантные сомкнутые заросли, а также сдерживает внедрение древесных растений (*Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Quercus robur*). Тонкая кора молодых деревьев и кустарников не защищает камбий от высоких температур.

Полидоминантные остепненные луга характеризуются относительно высокими показателями видовой насыщенности и видового богатства (табл. 2). На 100 м² в среднем насчитывается 51 вид сосудистых растений, а всего в этом типе сообществ встречено 98 видов. Существенный вклад в видовое разнообразие вносят степные и сухолуговые виды: *Ajuga genevensis* L., *Anemone sylvestris*, *Anthericum ramosum* L., *Aster amellus*, *Astragalus cicer* L., *Campanula bononiensis* L., *C. sibirica* L., *Carex humilis*, *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Galium tinctorium*, *G. verum* L., *Iris aphylla*, *Linum flavum*, *Peucedanum alsaticum* L., *Prunus cerasus* L., *Podospermum purpureum*, *Securigera varia* (L.) Lassen, *Vicia tenuifolia* Roth, *Viola hirta* L. и др. (табл. 3). Нередко встречаются влажно-луговые (*Festuca pratensis* Huds., *Hypericum maculatum* Crantz, *Succisa pratensis* Moench, *Thalictrum lucidum* L. и др.), неморально-опушечные (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Peucedanum cervaria* (L.) Cusson ex Lapeyr., *Laserpitium latifolium*, *Lathyrus pisiformis* L., *L. sylvestris* L., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop.) и черноольхово-опушеч-

ТАБЛИЦА 1

Углы наклона склонов под остепненными лугами памятника природы «Меловицкие склоны»

TABLE 1. Slope angle on the steppe meadows of the nature monument «Melovitskie Sklony»

Показатели Indicators	Сообщества / Communities					
	1	2	3	4	5	6
Угол наклона склона, $M \pm \sigma$ Slope angle, $M \pm \sigma$	37 ± 2.4	31 ± 2.4	35 ± 1.9	28 ± 2.3	28 ± 0.9	0
Диапазон угла наклона склона Amplitude of slope angle	33—41	28—37	31—39	24—32	25—29	0
Число измерений Number of measurements	21	33	23	28	13	0

Примечание. M — среднее арифметическое, σ — стандартное квадратичное отклонение. Сообщества: 1 — полидоминантные остепненные луга, 2 — полидоминантные остепненные луга под одиночными генеративными деревьями, 3 — монодоминантные остепненные луга с *Pteridium aquilinum*, 4 — олигодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis* и *Calamagrostis epigejos*, 5 — монодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis*, 6 — монодоминантные остепненные луга на залежи с *Calamagrostis epigejos*.

Note. M — arithmetic mean, σ — standard deviation. Communities: 1 — polydominant steppe meadows, 2 — polydominant steppe meadows under single generative trees, 3 — monodominant steppe meadows with *Pteridium aquilinum*, 4 — oligodominant steppe meadows with *Bromus inermis* and *Calamagrostis epigejos*, 5 — monodominant steppe meadows with *Bromus inermis*, 6 — monodominant steppe meadows on fallow land with *Calamagrostis epigejos*.

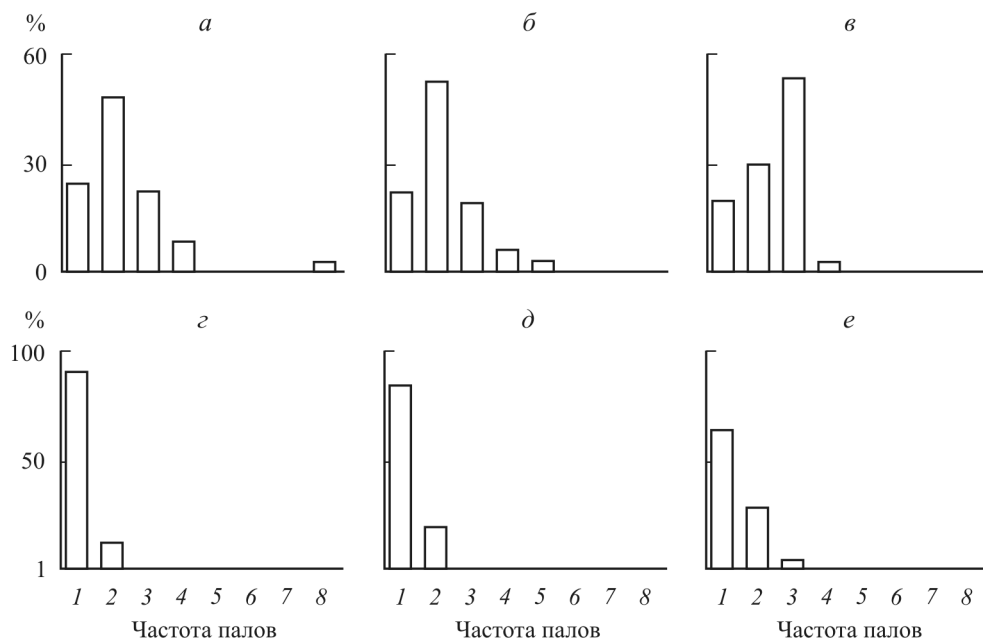


Рис. 2. Частота палов остепненных лугов памятника природы «Меловицкие склоны». Частота палов: 1 — ежегодные, 2 — один раз в два года, 3 — один раз в три года, 4 — один раз в четыре года и т. д. Сообщества: а — полидоминантные остепненные луга, б — полидоминантные остепненные луга под одиночными генеративными деревьями, в — монодоминантные остепненные луга с *Pteridium aquilinum*, г — олигодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis* и *Calamagrostis epigejos*, д — монодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis*, е — монодоминантные остепненные луга на залежи с *Calamagrostis epigejos*.

Fig. 2. Frequency of grass burning in the steppe meadows of the nature monument «Melovitskie Sklony». Frequency of fires: 1 — annual, 2 — once in two years, 3 — once in three years, 4 — once in four years, etc. Communities: а — polydominant steppe meadows, б — polydominant steppe meadows under single generative trees, в — monodominant steppe meadows with *Pteridium aquilinum*, г — oligodominant steppe meadows with *Bromus inermis* and *Calamagrostis epigejos*, д — monodominant steppe meadows with *Bromus inermis*, е — monodominant steppe meadows on abandoned land with *Calamagrostis epigejos*.

ные (*Rubus caesius* L. и *Valeriana officinalis* L.) растения. Небольшое участие характерно для лесных видов: неморальных — *Convallaria majalis* L., *Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Viola mirabilis* L., бореальных — *Frangula alnus*, боро-вых — *Pteridium aquilinum*, *Solidago virgaurea* L. и *Viola collina* Bess. Диаспоры лесных и опушечных видов сюда заносятся животными и ветром из соседнего сосняка, а зачатки влажно-луговых и черноольховых — из пойменных сообществ, которые примыкают к склону.

Полидоминантные остепненные луга под одиночными генеративными деревьями отличаются максимальными видовой насыщенностью и видовым богатством по сравнению с другими сообществами (табл. 2). Так, на 100 м² насчитывается в среднем 59 видов сосудистых растений, а всего в этом типе ценозов встречено 107 видов. Эти сообщества расположены, как правило, на средних частях склонов, где одиночные деревья *Quercus robur* и *Tilia cordata* случайно дожили до плодоношения. Камбий генеративных деревьев, в отличие от молодых растений, защищен от палов толстой корой. Крутизна склонов и частота низовых пожаров сходны с предыдущим сообществом (табл. 1, рис. 2, б). Присутствие деревьев сказывается на видовом составе луга.

На этих лугах, так же как и в вышеописанных, по числу видов преобладают сухолуговые и степные растения (табл. 3). Под кронами одиночных деревьев

ТАБЛИЦА 2

Число видов сосудистых растений на остепненных лугах
TABLE 2. Number of vascular plant species of steppe meadows

Число видов Number of species	Сообщества / Communities					
	1	2	3	4	5	6
Число видов на 100 м ² , $M \pm m_M$ Number of species per 100 м ² , $M \pm m_M$	51 ± 1.2	59 ± 1.2	33 ± 0.8	25 ± 1.7	18 ± 0.8	34 ± 1.3
Диапазон числа видов на 100 м ² Amplitude of the number of species per 100 м ²	44—56	52—66	28—37	14—32	14—22	26—39
Число видов на 11 пло- щадках по 100 м ² Number of species on 11 sample plots of 100 м ²	98	107	83	72	39	72

Примечание. M — среднее арифметическое, m_M — ошибка среднего арифметического. Цифровые обозначения сообществ см. в табл. 1.

Note. M — arithmetic mean, m_M — error of the arithmetic mean. See Table 1 for the numbers of communities.

освещенность уменьшается до 60 %. Притенение немного сокращает покрытие светолюбивых сухолуговых и степных растений. Однако число видов этой группы увеличивается. Появляются *Allium oleraceum* L., *Artemisia absinthium* L., *Carex montana* L., *Cirsium decussatum* Janka, *Filipendula vulgaris* Moench, *Hypericum perforatum* L., *Polygonum convolvulus* L., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, *S. viscaria* (L.) Jess., *Stachys officinalis* (L.) Trevis., *Veronica spuria* L. и др. Внедрение перечисленных видов в сообщества связано с птицами, которые, прячась и отдыхая на деревьях, заносят семена растений. Благодаря орнитохории увеличивается видовой состав и других эколого-ценотических групп: среди влажно-луговых присутствуют *Carex hirta* L., *C. lachenalii* Schkuhr, *Galeopsis bifida* Boenn; группу неморальных растений пополнили *Euonymus europaea* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh. и *Pyrus communis* L., а опушечно-черноольховых — *Galium aparine* L. Таким образом, благодаря одиночным деревьям поддерживается полидоминантный состав сообщества с максимальным видовым разнообразием.

Монодоминантные остепненные луга с *Pteridium aquilinum* расположены преимущественно в нижней части крутых склонов (табл. 1). На склонах южной экспозиции, которые прогреваются солнцем, теплый воздух движется вверх по поверхности (Zverev et al., 1951). В результате часть палов, которые заходят с плакоров, тушится восходящими токами. Как следствие нижняя часть склонов реже подвергается действию огня — обычно один раз в три года (рис. 2, в).

В этих условиях полидоминантные остепненные луга захватывает орляк. О сукцессионной связи сообществ папоротника с полидоминантными остепненными лугами свидетельствует ДСА-ординация геоботанических описаний: в осях наибольшего варьирования флористического состава эти сообщества существенно перекрываются (рис. 1). Орляк формирует сомкнутые ценозы, в которых освещенность под пологом вайи не бывает выше 2 %. Н. И. Шорина (Shori-

ТАБЛИЦА 3

Число и доля (%) видов разных эколого-ценотических групп на остепненных лугах
 TABLE 3. Number and share (%) of vascular plant species in different ecological-coenotic groups of steppe meadows

Эколого-ценотические группы Ecological-coenotic groups	Сообщества / Communities					
	1	2	3	4	5	6
Сухолуговая, степная Dry-meadow, steppe group	77 (78.6)	79 (73.8)	55 (66.3)	59 (81.9)	36 (92.2)	52 (72.2)
Влажно-луговая Wet-meadow group	5 (5.1)	7 (6.5)	7 (8.5)	6 (8.3)	1 (2.6)	12 (16.7)
Неморальная лесная Nemoral forest group	4 (4.1)	8 (7.5)	5 (6.0)	3 (4.2)	1 (2.6)	4 (5.6)
Неморальная опушечная Nemoral forest-edge group	6 (6.1)	6 (5.6)	7 (8.4)	1 (1.4)	1 (2.6)	—
Боровая Pine forest group	3 (3.1)	3 (2.8)	3 (3.6)	2 (2.8)	—	3 (4.1)
Бореальная лесная Boreal forest group	1 (1.0)	1 (1.0)	1 (1.2)	—	—	—
Черноольховая опушечная Black alder forest-edge group	2 (2.0)	3 (2.8)	4 (4.8)	1 (1.4)	—	—
Черноольховая лесная Black alder forest group	—	—	1 (1.2)	—	—	—
Адвентивная Adventive group	—	—	—	—	—	1 (1.4)

Примечание. Цифровые обозначения сообществ см. в табл. 1.

Note. See Table 1 for the numbers of communities.

на, 1981) показала, что орляк способен существенно насыщать почву корневищами и длительно удерживать за собой территорию. В зарослях папоротника видовая насыщенность сообществ меньше в полтора раза, чем в полидоминантных остепненных лугах (табл. 2). Из-за чрезвычайно низкой освещенности участие сухолуговых и степных растений под пологом вайй резко сокращается. Часть видов выпадает из сообществ: *Anthyllis vulneraria* subsp. *polyphylla* (DC.) «Nyman, р. р.», *Campanula sibirica*, *Genista tinctoria* L., *Lavatera thuringiaca* L., *Linum flavum*, *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Phlomidoides tuberosa* (L.) Moench, *Ranunculus polyanthemus* L., *Podospermum purpureum* и др. У прочих видов уменьшается встречаемость и покрытие: *Ajuga genevensis*, *Ane-mone sylvestris*, *Anthericum ramosum*, *Asparagus officinalis* L., *Aster amellus*, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fischer ex Woloszczak) Klásk., *Galium tinctorium*, *Inula salicina* L., *Iris aphylla*, *Peucedanum alsaticum*, *Salvia pratensis* L., *S. verticillata* L., *Thalictrum minus* L. и др. Можно предположить, что со временем и эти растения исчезнут. На их смену приходят виды, которые несвойственны остепненным склонам: *Aegopodium podagraria* L., *Carex hirta*, *Eupatorium cannabinum* L., *Gale-*

opsis bifida, *Galium aparine*, *Lathyrus niger*, *Rubus caesius*, *Rumex crispus* L., *Urtica dioica* L. и др. Их заносят животные и ветер из соседних сообществ. Таким образом, орляк, формируя сомкнутые сообщества и затеняя травяной покров, определяет деградацию видового состава остепненных лугов.

Олигодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis* и *Calamagrostis epigejos* расположены в верхней части относительно пологих склонов (табл. 1). Эти сообщества подвергаются ежегодным палам (рис. 2, з), которые заходят с плакоров. В прошлом пологую часть остепненных склонов иногда использовали в качестве сенокоса и выпаса.

В настоящее время содоминируют два пожароустойчивых длиннокорневищных злака-геофита — костер безостый (*Bromus inermis*) и вейник наземный (*Calamagrostis epigejos*). Их почки возобновления расположены на значительной глубине и защищены от огня (Zozulin, 1959; Egorova, 1980). Из многочисленных почек возобновления, которые размещаются на длинных корневищах, развиваются парциальные кусты, благодаря которым костер и вейник занимают главенствующее положение в травяном покрове. В результате ежегодных пожаров значительная часть степных и луговых видов исчезла из сообществ: *Anemone sylvestris*, *Astragalus cicer*, *Galatella linosyris* (L.) Rchb. f., *Galium tinctorium*, *Inula hirta* L., *I. salicina*, *Linum flavum*, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Salvia verticillata*, *Podospermum purpureum*, *Succisa pratensis*, *Verbascum nigrum* L. и др. Сохранившиеся растения резко уменьшили свое участие: *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Campanula bononiensis*, *Fragaria viridis* Weston, *Geranium sanguineum* L., *Lithospermum officinale* L., *Prunus cerasus*, *Salvia pratensis*, *Veronica austriaca* subsp. *teucrium* (L.) D. A. Webb и др. Выпадают и сокращают свое присутствие преимущественно гемикриптофиты. У них почки возобновления расположены на уровне почвы. Они прикрыты только подстилкой и не защищены землей от огня. В этих ценозах по сравнению с полидоминантными остепненными лугами число гемикриптофитов уменьшается наполовину, а число геофитов, почки возобновления которых погружены в почву и реже гибнут от пожаров, — только на 7 % (табл. 4). К геофитам, помимо костра и вейника, относятся также *Allium oleraceum*, *Asparagus officinalis*, *Filipendula vulgaris*, *Iris aphylla*, *Poa angustifolia* L., *Thalictrum minus*, *Vicia tenuifolia* и др.

В результате ежегодных палов видовая насыщенность сообществ по сравнению с полидоминантными ценозами уменьшается в два раза, а видовое богатство — в полтора (табл. 2). Эти обедненные сообщества могли бы восстановить утраченное видовое разнообразие, так как примыкают к полидоминантным остепненным лугам, которые поставляют диаспоры, необходимые для демуляции. Однако ежегодные палы уничтожают семенные инвазии всех без исключения растений. При таком режиме пожаров видовое разнообразие сообществ в верхней части склонов со временем станет еще беднее.

Монодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis* расположены на пологих склонах (табл. 1) рядом с деревней, которая недавно исчезла. Жители активно использовали эти ценозы в качестве сенокосов и выпасов. Сейчас на лугах ежегодно выжигают траву (рис. 2, д). Все это отразилось на их видовом составе. Сенокосение и выпас привели к тому, что на лугах резко сократилось участие *Calamagrostis epigejos*. Известно, что вейник наземный быстро уменьшает свое присутствие в ценозах при интенсивном выпасе и косьбе (Smirnov, 1958; Rabotnov, 1984; Ulanova, 1995). Костер безостый, наоборот, хорошо отрастает при скармливании на пастбищах и преобладает при сенокосном использовании лугов (Кормовые..., 1950; Egorova, 1980). В результате сообщества стали монодоминантными.

ТАБЛИЦА 4

Число видов разных жизненных форм по классификации К. Раункиера
на остепненных лугах

TABLE 4. Number of species of different K. Raunkiaer's life forms
in steppe meadows

Жизненные формы Life forms	Сообщества / Communities					
	1	2	3	4	5	6
Геофиты Geophytes	31	37	29	29	18	18
Гемикриптофиты Hemicryptophytes	61	54	45	33	14	36
Терофиты Terophytes	1	7	3	4	4	10
Хамефиты Chamaephytes	2	3	2	3	2	3
Фанерофиты Phanerophytes	3	6	4	3	1	5
Всего видов Total number of species	98	107	83	72	39	72

Примечание. Цифровые обозначения сообществ см. в табл. 1.

Note. See Table 1 for the numbers of communities.

Длительное скашивание и стравливание побегов в сочетании с ежегодными палами ухудшает жизненность большинства растений. У них сокращается накопление запасных веществ, они реже цветут и плодоносят, их вегетативное разрастание и размножение ослабевает, некоторые почки возобновления не разворачиваются. В итоге растения отмирают (Shennikov, 1941; Rabotnov, 1984). Наши исследования показали, что число видов-гемикриптофитов на склонах около деревни меньше почти на 80 % по сравнению с полидоминантными остепненными лугами (табл. 4). Высокое постоянство свойственно только небольшому числу гемикриптофитов: *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Lavatera thuringiaca*, *Nonea pulla* DC., *Potentilla argentea* L., *Salvia pratensis*, *Stachys recta* L. и *Verbascum lychnitis* L. Видовой состав геофитов уменьшился почти вдвое по сравнению с полидоминантными сообществами (табл. 4). Большая встречаемость характерна лишь для *Convolvulus arvensis* L., *Galium verum*, *Poa angustifolia*, *Securigera varia* и *Thalictrum minus*. В результате на склонах около деревни видовое разнообразие сообществ более чем в два с половиной раза меньше, чем в полидоминантных остепненных лугах (табл. 2). Восстановление исходного видового разнообразия на лугах около деревни невозможно, так как отсутствует поступление зачатков растений, которые необходимы для демутиации. Это определяется тем, что полидоминантные остепненные луга расположены на значительном удалении (более 1 км).

Монодоминантные остепненные луга с *Calamagrostis epigejos* расположены на плакоре и сформировались на зарастающей пашне, которую забросили в 2005 г. после объявления территории памятником природы. Палы здесь случаются практически каждый год (рис. 2, е). Зброшенная пашня примыкает непосредственно к остепненным склонам, которые поставляют зачатки растений.

В настоящее время на залежи доминирует только один вид — *Calamagrostis epigejos*. Это связано с тем, что ветвистик распространяется анемохорно. Его диаспоры снабжены многочисленными длинными волосками на оси колоска, которые превышают цветковые чешуи. Это увеличивает парусность зачатков и позволяет им улетать на большие расстояния (Levina, 1957). В результате ветвистик появляется на залежи один из первых, а затем благодаря высокой вегетативной подвижности начинает доминировать. *Bromus inermis* как возможный содоминант появляется в сообществе значительно позже. Его семена распространяют в основном копытные эпи- и эндозоохорным способами (Zablotskaya, 1957; Jaroszewicz, Piroznikow, 2008). Однако сейчас на территории памятника природы и в его окрестностях дикие копытные отсутствуют, а домашние не выпасаются. Диаспоры рассеиваются только автобарохорно. Не случайно, встречаемость и покрытие ковра безостого на заброшенной пашне характеризуются минимальными значениями. Из залежных видов, которые отличаются высоким постоянством, половина относится к анемохорам: *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem., *Equisetum arvense* L., *Hieracium bauhini* Bess., *H. pilosella* L., *H. umbellatum* L., *Jacobaea vulgaris* Gaertn., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *Picris hieracoides* L., *Solidago virgaurea*. В отсутствие копытных немалая роль в зарастании залежи принадлежит мелким мышевидным грызунам, которые перемещают диаспоры синзоохорно, и птицам, разносящим зачатки эндозоохорно. К этим растениям относятся *Artemisia campestris* L., *Chamaecytisus ruthenicus*, *Convolvulus arvensis*, *Genista tinctoria*, *Medicago falcata* L., *Oenothera biennis* L., *Vicia angustifolia* Reichard, *V. cracca* L., *V. hirsuta* (L.) S. F. Gray, *V. tetrasperma* (L.) Schreb. и др. За десять лет из 77 сухолуговых и степных растений, которые отмечены в полидоминантных остепненных сообществах, на заброшенной пашне появилась только треть, в частности *Astragalus glycyphyllos* L., *Campanula sibirica*, *Inula hirta*, *I. salicina*, *Peucedanum alsaticum*, *Trifolium alpestre* L., *Veronica austriaca* subsp. *teucrium* и *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. и др. В результате видовая насыщенность сообщества составляет всего 34 вида, а видовое богатство — только 72 (табл. 2). Видовое разнообразие залежи могло быть и выше; во-первых, если бы на территории сохранились дикие и домашние копытные, которые перемещают диаспоры растений в большом количестве (Kott, 1955; Evstigneev et al., 2013, 2017); во-вторых, если бы сократилась частота пожаров, которые ограничивают инвазии растений со стороны остепненных склонов.

Заключение

Исследование памятника природы «Меловицкие склоны» показало, что в настоящее время максимальное видовое разнообразие полидоминантных остепненных лугов поддерживается на крутых склонах, которые неудобны для сенокосения и выпаса, а также подвержены палам один раз в два года. При увеличении или уменьшении частоты пожаров видовое разнообразие сообществ снижается, и они преобразуются в олигодоминантные и монодоминантные ценозы. На десятилетней залежи, которая непосредственно примыкает к полидоминантным остепненным лугам, восстановилась только треть сухолуговых и степных растений. Скорость восстановления остепненных лугов на залежи могла быть выше, если бы сократилась частота пожаров, возродился бы выпас домашних животных, и не утратились бы на территории памятника природы дикие копытные.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках темы № 0110-2018-0004 «Сохранение и восстановление экологических функций лесных почв» ГЗ ЦЭПЛ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bosek] Босек П. З. 1980. О распространении степных растений на территории Брянской области. — Бот. журн. 65(6): 829—836.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск. 296 с.
- [Dzhongman et al.] Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. 306 с.
- [Ekologicheskaya...] Экологическая морфология сосудистых растений: библиографический указатель литературы на русском языке (с начала XX в. по 2010 г.). 2012. Владивосток. 512 с.
- [Egorova] Егорова В. Н. 1980. Кострец безостый. — В кн.: Биологическая флора Московской области. М. С. 58—73.
- [Evstigneev et al.] Евстигнеев О. И., Воеводин П. В., Коротков В. Н., Мурашев И. А. 2013. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы. — Успехи современной биологии. 133(4): 392—400.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A., Voevodin P. V. 2017. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2(1): 1—16. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-2
- [Kormovye] Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. 1950. Т. 1. М.—Л. 688 с.
- Jaroszewicz B., Pirożnikow E. 2008. Diversity of plant species eaten and dispersed by the European bison *Bison bonanus* in Białowieża forest. — European bison conservation Newsletter. 1: 14—29.
- [Kott] Котт С. А. 1955. Сорные растения и меры борьбы с ними. М. 384 с.
- [Levina] Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М. 358 с.
- [Mirkin et al.] Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с.
- [Nitsenko] Ниценко А. А. 1962. Остепненные луга северо-запада СССР и их значение в сельском хозяйстве. — В кн.: Природные условия и вопросы земледелия на северо-западе СССР. С. 45—63.
- [Nitsenko] Ниценко А. А. 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова. — Бот. журн. Т. 54(7): 1002—1014.
- [Panassenko et al.] Панасенко Н. Н., Евстигнеев О. И., Горнов А. В., Ручинская Е. В. 2015 К флоре памятника природы «Меловицкие склоны» (Брянская область) — Бюлл. Брянского отделения РБО. 2(6): 17—25.
- [Rabotnov] Работнов Т. А. 1984. Луговедение. М. 324 с.
- [Shennikov] Шенников А. П. 1941. Луговедение. Л. 511 с.
- [Shorina] Шорина Н. И. 1981. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. С. 213—231.
- [Skvortsov] Скворцов А. К. 1951. О степной флоре и растительности на северо-восточной окраине Среднерусской возвышенности. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 56(3): 86—96.
- [Smirnov] Смирнов А. П. 1940. Флора и растительность центрально-промышленного района. — В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отд. ботан. М. 40 с.
- [Smirnov] Смирнов А. П. 1958. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника. — В кн.: Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. Т. 1. М. 247 с.
- [Ulanova] Уланова Н. Г. 1980. Вейник наземный. — В кн.: Биологическая флора Московской области. М. С. 4—19.
- [Zablotskaya] Заблottsкая Л. В. 1957. Питание и естественные корма зубров. — В кн.: Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. Т. 1. М. С. 66—143.
- [Zozulin] Зозулин Г. М. 1954. Подземные части основных видов растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — В кн.: Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника. Курск. Т. 5. С. 3—314.
- [Zverev et al.] Зверев А. С., Кирюхин Б. В., Кондратьев К. Я., Селезнева Е. С., Тверской П. Н., Юдин М. И. 1951. Курс метеорологии (физика атмосферы). Л. 888 с.

O. I. Evstigneev,¹ E. V. Ruchinskaya,² A. V. Gornov²CHANGES OF STEPPE MEADOWS IN THE BROAD-LEAVED
FOREST ZONE UNDER IMPACT OF GRASS BURNING AND ECONOMIC
ACTIVITIES (BRYANSK REGION)¹ State Biosphere Nature Reserve «Bryansky Les»

Nerussa Station, Suzemka District, Bryansk Region, 242180, Russia

E-mail: quercus_eo@mail.ru

² Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences

Profsoyuznaya Str., 84/32, Moscow, 117997, Russia

E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com, aleksey-gornov@yandex.ru

Received July 25, 2018

Revised October 31, 2018

Accepted November 13, 2018

The unique communities, namely polydominant steppe meadows, have survived on the territory of the nature monument «Melovitskie Sklony» [Melovitskiye slopes] (Bryansk Region). They are characterised by high species diversity, but are constantly subjected to fires and anthropogenic activities, threatening their biodiversity. Polydominant communities are maintained on steep slopes unsuitable for haymaking and grazing and subjected to fire not more than once every 2 years. The species diversity of steppe meadows increases with appearance of single generative trees because the adult trees are ideal habitats for birds that disperse plant disseminules. A vegetatively mobile fern *Pteridium aquilinum* colonises steppe meadows with decreased fire incidence. Dense fronds of *Pteridium aquilinum* create shade, which leads to the disappearance of photophilous plant species. Under the impact of annual burning, the polydominant steppe meadows turn into oligodominant grassland areas. In this case, two grass species with long rhizomes (*Bromus inermis* and *Calamagrostis epigejos*) get advantage because their renewal buds are located in the soil and therefore protected from frequent burning. The species diversity of these communities is small because hemicryptophytes, whose renewal buds are not protected, burn out. Monodominant *Bromus inermis* communities have formed on gentle slopes near villages with haymaking and grazing. The grass grows back after grazing and dominates on meadows used for haymaking. Species diversity in *Bromus inermis* communities is low because of intensive haymaking and grazing in the recent past, and annual burning; hemicryptophytes and geophytes have been reduced considerably. Only one third of dry-meadow and steppe plant species have recovered on a 10-year fallow land adjacent to the polydominant steppe meadows. The rate of steppe meadows restoration could be increased with a decreasing fire frequency, increased grazing activities by domestic animals, and an adequate management of wild ungulates.

Key words: steppe meadows, species diversity, grass burning, haymaking, grazing, broad-leaved forest zone, Bryansk Region.

Acknowledgments

The study was carried out in the framework of the theme N 0110-2018-0004 «Preservation and restoration of the ecological functions of forest soils» of the CFEP RAS.

REFERENCES

- Bosek P. Z. 1980. On the distribution of steppe plants in the Bryansk district — *Botanicheskii Zhurnal*. 65(6): 829—836. (In Russ.).
- Bulokhov A. D. 2001. *Travyanaya rastitel'nost' Yugo-Zapadnogo Nechernozem'ya Rossii* [Grass vegetation of the Russia South-Western Non-Black Earth Region]. Bryansk. 296 p. (In Russ.).
- Dzhongman R. H. G., ter Braak C. J. F., van Tongeren O. F. R. 1999. *Data analysis in community and landscape ecology*. Moscow. 306 p. (In Russ.).
- Egorova V. N. 1980. *Koster bezostyi* [Smooth brome]. — In: *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti*. Moscow. P. 58—73. (In Russ.).
- Ekologicheskaya morfologiya sosudytykh rastenii: bibliograficheskii ukazatel' literatury na russkom yazyke (s nachala XX v. po 2010 g). 2012. [Ecological morphology of vascular plants: bibliographic index of literature in Russian (from the beginning of XX century to 2010)]. Vladivostok. 512 p. (In Russ.).

Evstigneev O. I., Voevodin P. V., Korotkov V. N., Murashev I. A. 2013. Zoochory and distance of seeds dissemination in coniferous-broad-leaved forests of Eastern Europe. — *Uspekhi sovremennoi biologii*. 133(4): 392—400. (In Russ.).

Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A., Voevodin P. V. 2017. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2(1): 1—16. DOI: 10.21685/2500—0578—2017—1—2

Jaroszewicz B., Pirożnikow E. 2008. Diversity of plant species eaten and dispersed by the European bison *Bison bonanus* in Białowieża forest. — *European bison conservation Newsletter*. 1: 14—29.

Kormovye rasteniya senokosov i pastbishch SSSR. 1950. [Fodder plants of hayfields and pastures of the USSR]. Vol. 1. Moscow—Leningrad. 688 p. (In Russ.).

Kott S. A. 1955. Sornye rastenia i mery bor'by s nimi [Weed plants and control measures]. Moscow. 384 p. (In Russ.).

Levina R. E. 1957. Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan [Dissemination ways of fruits and seeds]. Moscow. 358 p. (In Russ.).

Mirkin B. M., Rozenberg G. S., Naumova L. G. 1989. Slovar' ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow. 223 c.

Nitsenko A. A. 1962. Ostepnennye luga severo-zapada SSSR i ikh znachenie v sel'skom khozyaistve [Steppe meadows of the north-west of the USSR and their importance in agriculture]. — In: Prirodnye usloviya i voprosy zemledeliya na severo-zapade SSSR. P. 45—63. (In Russ.).

Nitsenko A. A. 1969. Ob izuchenii ekologicheskoi struktury rastitel'nogo pokrova [About the study of the ecological structure of vegetation cover]. — *Bot. Zhurn.* Vol. 54(7): 1002—1014.

Panasenko N. N., Evstigneev O. I., Gornov A. V., Ruchinskaya E. V. 2015. Flora of the Natural Monument «Melovitskie sklony» (Bryansk region). — *Byulleten' Bryanskogo otdelenia Russkogo botanicheskogo obshchetsva*. 2:17—25. (In Russ.).

Rabotnov T. A. 1984. Lugovedenie [Grassland science]. Moscow. 324 p.

Shennikov A. P. 1941. Lugovedenie [Grassland science]. Leningrad. 511 p. (In Russ.).

Shorina N. I. 1981. Structure of bracken-fern brushes in connection with its morphology. — In: Life forms: structure, spectra and evolution. P. 213—231. (In Russ.).

Skvortsov A. K. 1951. O stepnoy flore i rastitel'nosti na severo-vostochnoi okraine Sredne-Russkoi vyzvshennosti [About steppe flora and vegetation on the northeast edge of the Central Russian Upland]. — *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 56(3): 86—96. (In Russ.).

Smirnov A. P. 1940. Flora i ratitel'nost' tsentral'no-promyshlennogo raiona [Flora and vegetation of the central industrial region]. — In: Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR. Otd. botan. Moscow. 40 p. (In Russ.).

Smirnov A. P. 1958. Flora Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo zapovednika [Flora of Prioksko-Terrasnogo state reserve]. — In: Trudy Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo zapovednika. Vol. 1. Moscow. 247 p. (In Russ.).

Ulanova N. G. 1980. Veinik nazemnyi [Bush grass]. — In: Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Moscow. P. 4—19. (In Russ.).

Zablotskaya L. V. 1957. Pitanie i estestvennye korma zubrov [Nutrition and natural feed of bison]. — In: Trudy Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo zapovednika. Vol. 1. Moscow. P. 66—143. (In Russ.).

Zozulin G. M. 1954. Podzemnye chasti osnovnykh vidov rastenii i assotsiatsii plakorov srednerusskoi lesostepi v svyazi s voprosami formirovaniya rastitel'nogo pokrova [Underground parts of the main plant species and associations of placers of the Central Russian forest steppe in connection with the formation of vegetation cover]. — In: Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika. Kursk. T. 5. P. 3—314. (In Russ.).

Zverev A. S., Kirukhin B. V., Kondratiev K. Y., Selezneva E. S., Tverskoy P. N., Yudin M. I. 1951. Kurs meteorologii (fizika atmosfery) [Course of meteorology (physic of atmosphere)]. Leningrad. 888 p. (In Russ.).