

УДК 581.55

КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ЗАРАСТАНИЯ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ**Марина Юрьевна Тиходеева, Вера Христофоровна Лебедева,
Ксения Андреевна Панфиловская**Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9
m.tihodeeva@spbu.ru

Проведен анализ зарастания суходольных лугов мелколиственными породами на примере березы (*Betula pubescens* Ehrh.) в Нижне-Свирском государственном заповеднике. Выделены типы зарастания (одиночными особями, куртинами и фронтом от границы леса). Выявлены изменения биотопа (сквозистости древесного полога) и растительности (возобновления древостоя, обилия, видового разнообразия и фитомассы травяного яруса) при разных типах зарастания. Показано, что появление признаков коренного лесного типа растительности происходит только при фронтовом типе зарастания.

Ключевые слова: суходольные луга; зарастание лугов; лесовосстановительная сукцессия; береза; мелколиственные породы

Введение

Во второй половине XX века в странах Восточной и Западной Европы в районах активного землепользования зафиксировано значительное сокращение площадей, занятых луговыми фитоценозами по сравнению с историческим максимумом [11, 12, 14]. Такая тенденция сохранилась и в XXI веке [9, 10, 13, 15]. Аналогичные явления отмечаются и в России [5]. Так по данным Всероссийской сельскохозяйственной переписи 2006 г. [4] неиспользуемые сельскохозяйственные угодья составили 33% от общей площади сельскохозяйственных земель. Только на территории Ленинградской области за период с 1990 по 2007 гг. зафиксировано сокращение луговых угодий на 30%. Заброшенные сенокосные и выпасные луга начинают зарастать древесными породами с эксплерентным типом стратегии, в условиях Ленинградской области сосной (*Pinus sylvestris* L.⁵), березой пушистой и повислой (*Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth), осинкой (*Populus tremula* L.), ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и разными видами ив (*Salix caprea* L., *S. cinerea* L., *S. pentandra* L. и др.) [7]. Отметим, что мы проводили исследования по зарастанию лугов различными мелколиственными породами (березой, осинкой, ольхой, ивой), но в данной работе представлены результаты только по березе пушистой как наиболее активной участнице этих процессов. Береза, обладая широкой экологической амплитудой, отличаясь колоссальной воспроизводительной активностью и высокой скоростью роста, играет ведущую роль в лесовосстановлении. В целом по площади лесов береза в России стоит на третьем месте после лиственницы и сосны, являясь одним из основных лесообразователей [2, 6]. Березовые древостои в Ленинградской области занимают 890 тыс. га, что составляет 28% всей лесопокрытой площади [8].

Исследуя процессы естественного лесовосстановления в ходе деградации луговых фитоценозов, мы выделили три варианта (типа) зарастания лугов: 1 – *отдельными особями* деревьев, 2 – *куртинами* – группами деревьев из пяти и более особей, хаотично расположенными по всей площади луга, и 3 – *фронтом* от границы леса. Зарастание отдельными особями и куртинами берез чаще всего идет там, где

⁵ Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова «Сосудистые растения России и сопредельных государств». – СПб, 1995. – 992 с.

имеются нарушения луговой дернины, обычно имеющие зоогенное происхождение: порою кабанов, муравейники и т.д. [1]. Древесные растения появляются и закрепляются на лугах при отсутствии сенокосения через 11 – 20 и более лет. Характер и скорость прохождения лесовосстановительной сукцессии при разных типах зарастания различны. Возникают вопросы: как интенсивно происходит изменение растительного покрова при разных типах зарастания, когда происходит смена растительного сообщества и как ее следует учитывать в ходе картирования и при классификации растительности. Ответам на эти вопросы и посвящена данная работа.

Объекты и методы исследования

Исследование проводили на суходольных лугах урочища Лахта в Нижне-Свирском государственном природном заповеднике, расположенном на северо-востоке Ленинградской области. Почвы, на которых произрастают луга, дерново-элювиально-метаморфические глееватые, сформированы на ленточных глинах. Заповедник был основан в 1980 г., с тех времен хозяйственное использование лугов (сенокосение и выпас скота) было прекращено, в связи с чем начался процесс зарастания лугов древесными породами: березой, осинкой, ольхой серой и разными видами ив. Наиболее часто луга зарастают березой, и осуществляется это тремя способами: отдельными особями, куртинами и фронтом от границы леса. Зарастание луга одиночными березами было изучено на примере берез 15 и 35-летнего возраста: высотой 7 / 11 м, соответственно; с диаметром ствола 0,09 м / 0,26 м, радиусом кроны 1 – 1,3 / 1,1 – 2,8 м, высотой прикрепления кроны – 1,5 / 1 м. Исследованная куртина берез состояла из 8 особей разного возраста: максимальный возраст – 46 лет; высота – 16 м; диаметр ствола 0,25 м; высота прикрепления крон 1 – 1,5 м. При изучении фронтального зарастания была выделена полоса молодого березняка 20-ти лет, примыкающего к 50-летнему березняку. Высота деревьев в этих березняках составила 7 – 9 / 20 – 22 м, соответственно; диаметр стволов 0,05 / 0,32 м; плотность 5,6 / 0,7 тыс. шт/га. В молодом березняке в подросте представлена береза, а в 50-летнем помимо березы появляется ель (*Picea abies* (L.) Karst.) (до 30-ти лет, высотой до 6 м, плотностью 0,1 тыс. шт/га), а также подлесок из черемухи (*Padus avium* Mill.) и рябины (*Sorbus aucuparia* L.). При изучении влияния одиночных берез и куртины было выделено 3 зоны по положению: луг, край кроны, крона; фронта берез – 4 зоны по возрасту зарастания: луг, край луга (опушка), 20-летний и 50-летний березняк.

Характеристику биотопа осуществляли через оценку сквозистости древесного полога с помощью фотографий, сделанных на каждой учетной площадке цифровым фотоаппаратом, расположенным на высоте 1 м, обращенным вверх объективом. Количество просветов в древесном пологе оценивалось затем на мониторе компьютера в процентах. Сквозистость древесного полога является комплексным показателем, отражающим условия биотопа под пологом леса, поскольку она положительно связана с освещенностью, температурой воздуха и количеством проникающих осадков [3].

Исходный луговой фитоценоз представлял собой крупнотравно-овсяничный луг, на котором преобладали *Festuca pratensis* Huds. (среднее проективное покрытие 18%; встречаемость 78%), *F. rubra* L. (12; 86, соответственно), *Alopecurus pratensis* L. (14; 47), *Poa pratensis* L. (11; 87), *Centaurea phrygia* L. (17; 62), *Veronica chamaedrys* L. (16; 91), *Angelica sylvestris* L. (13; 88), *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (13; 90), *Melampyrum nemorosum* L. (11; 80), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (4; 18). Описание напочвенного покрова проводили на учетных площадках 0,1 м² (всего описано 1208 пл.): оценивали проективное покрытие видов, листового опада и ветоши. Для изучения распределения фитомассы травостоя по вертикали были собраны укосы, которые затем разбирали по видам, разрезали по высоте на фрагменты в 10 см и взвешивали в сыром

виде. При анализе виды были объединены в две группы: граминоиды (злаки, осоки, ситники) и разнотравье.

Статистическую обработку проводили методами корреляционного и дисперсионного анализов: были подсчитаны значения квадратов корреляционных отношений (η^2), показавшие силу влияния; знак связи устанавливался по коэффициентам корреляции Пирсона и характеру наклона эмпирических линий регрессии. В качестве градаций влияющего фактора в дисперсионном комплексе использовали зоны положения относительно кроны или возраст зарастания. Для оценки сходства растительного покрова были рассчитаны коэффициенты флористического сходства Сьеренсена и ценотического сходства Глисона. Степень неоднородности растительности оценивали через индекс биотической дисперсии Коха (*IBD*).

Результаты и обсуждение

Исследование показало, что по мере зарастания березой происходит трансформация условий биотопа под древесным пологом. Сквозистость (освещенность) закономерно снижается при всех типах зарастания: менее всего у молодой березы 15 лет и более всего у молодой березы 15 лет и более всего у 35-летней березы, что связано с ее низко посаженной плотной кроной. В 50-летнем березняке, где происходит самоизреживание древостоя, наблюдается частичное осветление полога (рис. 1).

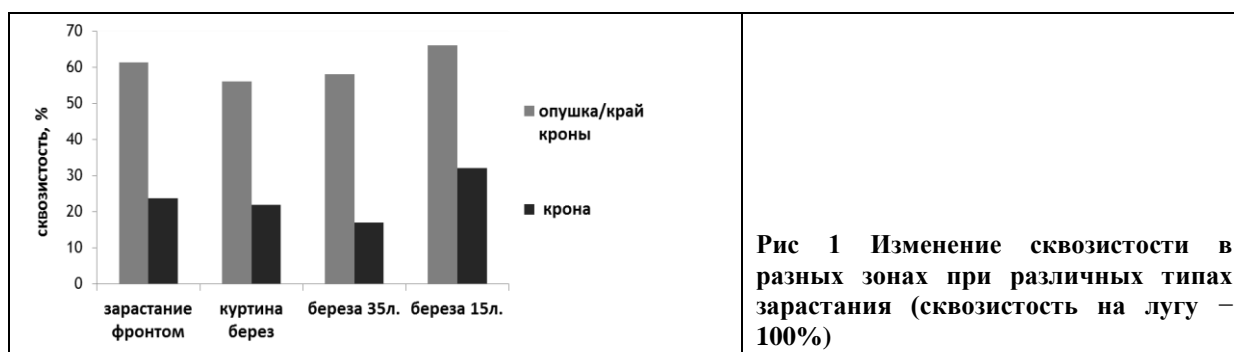


Рис 1 Изменение сквозистости в разных зонах при различных типах зарастания (сквозистость на лугу – 100%)

В связи с уменьшением освещенности под пологом деревьев по мере зарастания луга живой напочвенный покров становится более разреженным: общее проективное покрытие видов снижается на 15 – 30% (рис. 2). Наиболее сильное влияние оказывает 35-летняя одиночная береза в связи с наименьшей сквозистостью под ее пологом, возможно также, механическим воздействием (охлестыванием нижними ветвями) и обилием листового опада, тогда как влияние 15-летней березы незначительно.

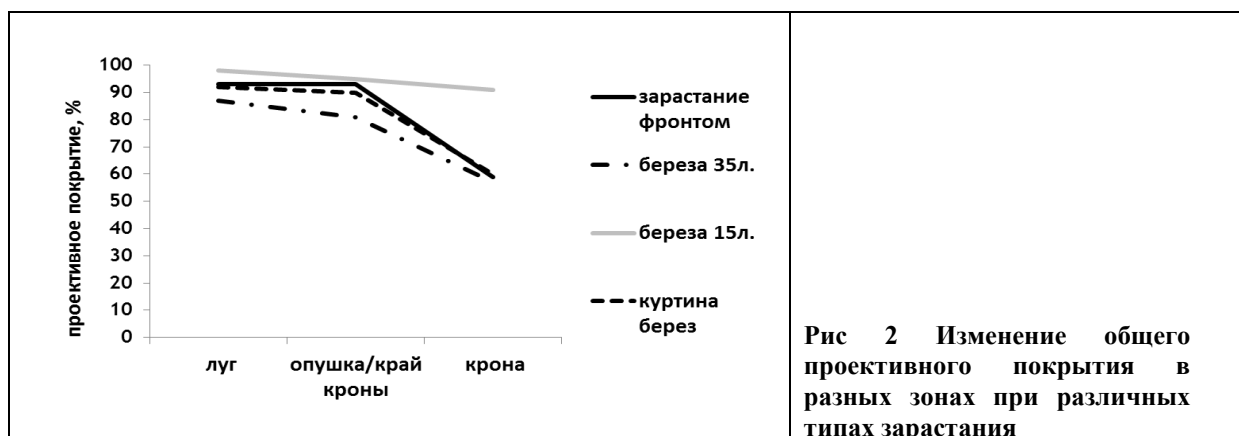


Рис 2 Изменение общего проективного покрытия в разных зонах при различных типах зарастания

На фоне снижения общего проективного покрытия растительного покрова при всех типах зарастания уменьшается видовая насыщенность (число видов на учетной площадке) (табл. 1). Снижение удельного числа видов наблюдается уже под кроной 15-летней одиночной березы, достигая своего минимума под пологом старого березняка.

Таблица 1
Изменение видовой насыщенности в разных зонах при различных типах зарастания

Зона	Видовая насыщенность, число видов / 0,1 м ²			
	Зарастание фронтом	Куртинное зарастание	Точечное зарастание	
			Береза 35 лет	Береза 15 лет
Луг	13	13	13	13
Опушка / край кроны	13	11	12	11
Крона	7	9	8	10

Дисперсионный анализ показал снижение общего проективного покрытия видов, ветоши и увеличение покрытия листового опада. Зарастание фронтом по сравнению с другими типами продемонстрировало наиболее сильное отрицательное влияние на отдельные луговые виды: *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Centaurea phrygia* и др., и положительное – на лесные виды: *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Paris quadrifolia* L., *Pyrola rotundifolia* L., появляющиеся в 50-летнем березняке. Только при зарастании фронтом появляется жизнеспособный подрост ели, свидетельствующий о начале формирования коренного типа сообщества – ельника зеленомошного. Развитие ели связано с уменьшением инсоляции и разрежением растительного покрова, в частности, снижением плотности луговой дернины.

Таблица 2
Влияние типа зарастания на напочвенный покров

	Фронт	Куртина	Береза 35 лет	Береза 15 лет
Общее проективное покрытие	(-) 0,64	(-) 0,57	(-) 0,51	(-) 0,26
Лиственный опад	(+) 0,82	(+) 0,53	(+) 0,63	(-) 0,16
Ветошь	(-) 0,78	(-) 0,30	(-) 0,23	(+) 0,16
<i>Alopecurus pratensis</i>	(-) 0,26	(-) 0,08	(+) 0,03	(-) 0,06
<i>Festuca pratensis</i>	(-) 0,24	(-) 0,05	(-) 0,15	(-) 0,04
<i>Centaurea phrygia</i>	(-) 0,19	(-) 0,05	(-) 0,25	(-) 0,02
<i>Galium uliginosum</i> L.	(-) 0,11	(-) 0,01	(-) 0,11	(-) 0,03
<i>Vicia cracca</i> L.	(-) 0,12	(-) 0,16	(+) 0,01	(-) 0,06
<i>Maianthemum bifolium</i>	(+) 0,02			
<i>Paris quadrifolia</i>	(+) 0,04			
<i>Pyrola rotundifolia</i>	(+) 0,05			

Примечания: Приведены значения квадратов корреляционных отношений (η^2); знак связи (в скобках) установлен по коэффициентам корреляции и линиям регрессии; значения, достоверные на уровне значимости 0,05, выделены жирным шрифтом; пустые ячейки соответствуют отсутствию видов

Для комплексной оценки ценотической роли видов был рассчитан коэффициент участия (KU) видов, учитывающий и проективное покрытие видов, и их встречаемость.

$$KU = \frac{ПП_{cp}}{ОПП_{cp}} \times p, \text{ где } ПП_{cp} - \text{среднее проективное покрытие вида,}$$

$ОПП_{cp}$ – среднее общее проективное покрытие, p – встречаемость вида.

Посмотрим, как меняется состав наиболее ценотически значимых видов в ходе зарастания луга (в скобках приведены значения коэффициентов участия).

Луг: *Festuca pratensis* ($K_U = 15\%$), *Veronica chamaedrys* (16, соответственно), *Angelica sylvestris* (12), *Anthriscus sylvestris* (12), *Centaurea phrygia* (11).

15-летняя береза: *Festuca pratensis* (18), *Veronica chamaedrys* (16), *Angelica sylvestris* (14), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (14), *Anthriscus sylvestris* (12).

35-летняя береза: *Anthriscus sylvestris* (16), *Deschampsia cespitosa* (14), *Festuca pratensis* (12), *Angelica sylvestris* (9), *Melampyrum nemorosum* (9).

Куртина берез: *Veronica chamaedrys* (25), *Melampyrum nemorosum* (18), *Agrostis tenuis* Sibth. (10), *Deschampsia cespitosa* (8), *Anthriscus sylvestris* (7).

Фронт (20-летний березняк): *Deschampsia cespitosa* (22), *Angelica sylvestris* (18), *Anthriscus sylvestris* (13), *Melampyrum nemorosum* (2), *Plagiomnium* sp. (7).

Фронт (50-летний березняк): *Agrostis tenuis* (19), *Melampyrum nemorosum* (12), *Angelica sylvestris* (9), *Deschampsia cespitosa* (8), *Plagiothecium* sp. (9).

Как можно заметить, ряд видов играет значительную ценотическую роль практически во всех указанных зонах (*Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*). Эти лугово-опушечные семигелиофиты могут произрастать и на лугах, и в условиях некоторого затенения. Луговые крупнотравные гелиофиты, такие как *Festuca pratensis*, *Centaurea phrygia*, не выдерживают затенения и увеличения количества опада под кронами куртин и фронта берез и выпадают из списка наиболее значимых видов. На смену им приходят мелкотравные лугово-опушечные семигелиофиты (*Agrostis tenuis*, *Melampyrum nemorosum*). Отметим также появление зеленых мхов при фронтном зарастании в условиях снижения освещенности, разрежения травяного яруса и дифференциации микрорельефа за счет развития пристволовых повышений (р. *Plagiomnium* в 20-летнем березняке, р. *Plagiothecium* в 50-летнем).

Для оценки степени сходства растительного покрова при разных типах зарастания были подсчитаны значения коэффициентов флористического сходства Сьеренсена и ценотического сходства Глисона. Коэффициенты Сьеренсена показали высокое флористическое сходство между луговой и подпологовой растительностью ($K_s = 65 - 76\%$). Поскольку сравниваемые участки флористически сходны, мы использовали коэффициент Глисона, который учитывает не только присутствие видов, но и их обилие. Растительный покров под пологом одиночных берез оказался ценотически сходен с окружающими лугами ($K_g = 56\%$). Менее сходный живой напочвенный покров по сравнению с лугом отмечен при 20-летнем ($K_g = 49\%$) и 50-летнем ($K_g = 47\%$) зарастании луга фронтом берез, и особенно, куртиной ($K_g = 34\%$). Таким образом, при зарастании отдельными особями берез не происходит смены типа растительности, а при куртинном и фронтном зарастании на фоне перехода от лугового типа растительности к лесному не наблюдается кардинальных изменений в напочвенном покрове (сохраняется высокое флористическое сходство, несмотря на снижение видовой насыщенности) и лишь изменяется ценотическая роль некоторых видов.

Расчет индекса биотической дисперсии Коха позволил выявить увеличение флористической гетерогенности в процессе зарастания фронтом на 44%, а при точечном зарастании (березой 35 лет) – на 39%. Это может быть связано с дифференциацией биотопа (по освещенности и микрорельефу), а также с краевыми эффектами.

По мере зарастания луга происходят изменения в стратиграфии укусов травянистых видов. Существенных изменений в характере вертикального распределения фитомассы не происходит: сохраняются пики в нижней части травостоя (до 40 см) (рис. 3). Но суммарная фитомасса сокращается до 40%, уменьшается и высота травостоя. 35-летняя береза и 20-летний березняк, наиболее сильно изменяющие световой режим, существенно снижают биомассу трав под своим пологом.

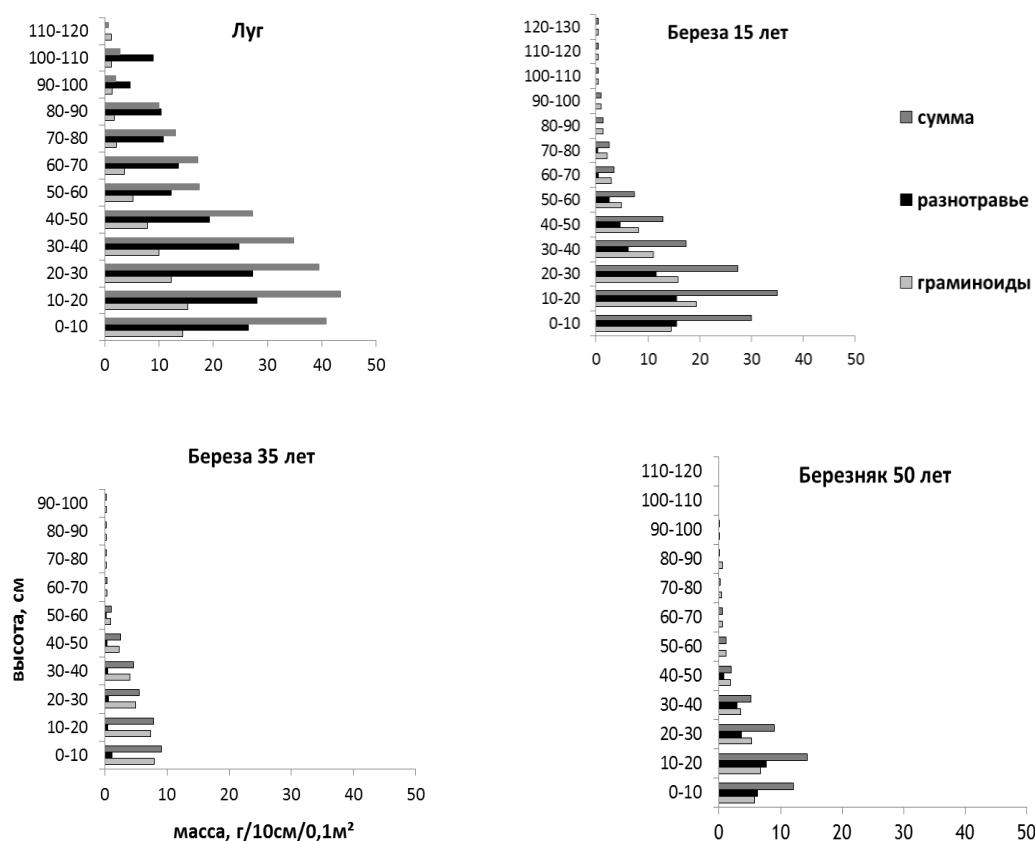


Рис. 3 Стратиграфия укосов травостоя на лугу и при разных типах зарастания

Сравнивая процессы зарастания луговых сообществ разными мелколиственными породами в заповеднике, кратко отметим следующее. Поскольку семенное размножение осины практически отсутствует, зарастание лугов осиной идет почти всегда только фронтом. Появление лесных видов, в том числе и ели, под пологом осинника также происходит в 40 – 50-летнем возрасте. Под пологом ольхи серой при куртинном и фронтальном зарастании травянистые лесные виды появляются, но подрост ели отсутствует. Заметим, что роль животных в лесовосстановлении неоднозначна. Так, кабаны, нарушая луговую дернину, способствуют прорастанию семян берез и ив. С другой стороны, значительное повреждение лосями молодых деревьев, особенно осины, приводит к их угнетению и зачастую к гибели.

Выводы

Выделены три типа зарастания лугов мелколиственными породами (в частности березой): отдельными особями деревьев, куртинами и фронтом от границы леса. При всех типах зарастания меняются условия биотопа (снижается освещенность, увеличивается количество опада), травяной покров становится более разреженным и гетерогенным, снижается видовая насыщенность.

При зарастании отдельными особями смены типа растительности не происходит – луговой тип сохраняется, незначительно трансформируясь за счет соотношения обилия луговых и лугово-опушечных видов. При зарастании фронтом в напочвенном покрове появляются лесные виды и жизнеспособный подрост ели, что говорит о начале восстановления коренного типа леса – ельника зеленомошного.

При классификации растительности следует учитывать восстановление древостоя: при фронтном типе зарастания с 20-летнего возраста и относить растительные группировки к лесным формациям, а при точечном и куртинном – с 50-летнего возраста, и то в случае высокой плотности деревьев.

Список литературы

1. Горнов А.В. Фитогенная и зоогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Нерусско-Деснянского Полесья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2011. – Т. 116. – С. 64 – 69.
2. Гроздова Н.Б. Береза. – М.: Лесная пром-ть, 1979. – 78 с.
3. Ипатов В.С. Описание фитоценоза: методические рекомендации. – Санкт-Петербург, 1998. – 94 с.
4. Итоги Всероссийской сельскохозяйственной переписи 2006 года: в 9 т. Федеральная служба гос. статистики. – М.: ИИЦ «Статистика России», 2008.
5. Маракулина С.Ю., Дегтева С.В. Ценофлора суходольных лугов средней и южной тайги Кировской области // Бот. журнал. – 2008. – № 93(6). – С. 840 – 851.
6. Стуков В.И. Роль березы в формировании древесной растительности саратовского Поволжья и некоторые ее биологические особенности: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Ленинград, 1967. – 21 с.
7. Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. Восстановление лесной растительности на месте суходольных лугов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1(5). – С.1383 – 1386.
8. Чупров Н.П. Березняки европейского севера России. – Архангельск: СевНИИЛХ, 2008. – 386 с.
9. Bufkova I., Stibal F., Mikulaskova E. Restoration of Drained Mires in the Sumava National Park, Czech Republic / Restoration of Lakes, Streams, Floodplains, and Bogs in Europe: Principles and Case Studies. Eiseltova, M. (Ed.). Springer. – 2010. – Vol. 18. – P. 331 – 354.
10. Hamre L.N., Domaas S.T., Austad I., Rydgren K. Land-cover and structural changes in a western Norwegian cultural landscape since 1865, based on an old cadastral map and a field survey // Landscape Ecol. – 2007. – Vol. 22(10). – P. 1563 – 1574.
11. MacDonald D., Crabtree J.R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Lazpita J.G., Gibon A. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response // J. Environ Manag. – 2005. – Vol. 9(1). – P. 47 – 69.
12. Prach K. Succession of woody species in derelict sites in Central Europe // Ecol. Eng. – 1994. – Vol. 3. – P. 49 – 56.
13. Prach K. Alluvial meadows under changing management: Their degradation and restoration. In: Wetlands: Monitoring, Modelling and Management. – London: Taylor & Francis Ltd., 2007. – P. 265 – 271.
14. Spatz G. Succession patterns on mountain pastures // Vegetatio. – 1980. – Vol. 43. – P. 39 – 41.
15. Vellend M., Verheyen K., Flinn K.M., Jacquemyn H., Kolbs A., van Calster H., Peterken G., Graae B.J., Bellemare J., Honnay O., Brunet J., Wulf M., Gerhardt F., Hermy M. Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use // J. Ecol. – 2007. – Vol. 95. – P. 565 – 573.

Tikhodeyeva M.Y., Lebedeva V.Ch., Panfilovskaya K.A. Classification of types of overgrowing of dry meadows // Works of Nikit. Botan. Gard. – 2016. – Vol. 143. – P. 242-248.

The analysis of dry meadows overgrowing on example of birch (*Betula pubescens* Ehrh.) in Nizhne-Svirsky State Nature Reserve has been carried out. Different types of overgrowth (single individuals, curtain trees and the front of the border of the forest) have been allocated. Changes in habitat (drafty tree canopy) and vegetation (regeneration, species diversity, abundance, phytomass of herbaceous ground cover) for different types of overgrowth have been determined. It is shown, that the signs of the native forest vegetation types appears only when front-line type of overgrowth is realized.

Key words: upland meadows; overgrowing of meadows; reforestation succession; birch; small-leaved plants