

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА МЕСТЕ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ

© 2012 М.Ю. Тиходеева, В.Х. Лебедева

Санкт-Петербургский государственный университет

Поступила 15.03.2012

Проведен сравнительный анализ изменения биотопа и растительности суходольных лугов при зарастании их мелколиственными породами: березой пушистой (*Betula pubescens*), осиной (*Populus tremula*), ольхой серой (*Alnus incana*) разного возраста; выстроен ряд увеличения эдификаторной силы древесных синузий.

Ключевые слова: структура сообществ, биотоп, эдификатор, луга, леса

Суходольные луга своим происхождением, как правило, связаны с деятельностью человека и используются как сенокосные или выпасные угодья. При прекращении или значительном сокращении их регулярной эксплуатации такие луга начинают интенсивно зарастать преимущественно мелколиственными древесными породами: березой пушистой и повислой (*Betula pubescens*, *B. pendula*), осиной (*Populus tremula*), ольхой серой (*Alnus incana*), ивой (*Salix* spp.). Процессы формирования древесных сообществ на месте луговых сопровождаются изменением условий биотопа (под биотопом понимается совокупность факторов среды, трансформируемых биоценозом, в частности, растительностью): преобразуется режим увлажнения, освещения, почвенного плодородия, что в конечном итоге приводит к кардинальным изменениям в составе и структуре растительного покрова. И в конечном итоге наблюдается постепенный переход некогда преобразованной человеком растительности к ее коренному типу.

Цель данной работы – сравнение характера изменения растительности суходольных лугов после полного прекращения их эксплуатации при зарастании березой пушистой, осиной и ольхой серой. Для ее достижения были поставлены следующие задачи: 1) оценить влияние березы, осины, ольхи разного возраста зарастания на изменение биотопических показателей (условий освещения, влажности, температурного режима воздуха, почвы и подстилки); 2) проанализировать интенсивность влияния этих пород на преобразование растительного покрова.

Исследования проводились в 2008-2011 гг. на суходольных лугах на территории Нижне-Свирского государственного природного заповедника. Растительность заповедника типична для Ленинградской области и представлена преимущественно лесами и болотами. Лугов мало – это суходольные луговые сообщества, возникшие в результате хозяйственной деятельности человека вблизи ранее существовавших деревень. После организации заповедника в 1980 г. и прекращения сенокосения и выпаса, луга

стали постепенно деградировать, зарастая мелколиственными породами – ольхой, осиной, березой и ивой. На сегодняшний день сохранились значительные луговые массивы лишь в окрестностях Лахтинского залива. Эти крупнотравно-лисохвостные сообщества можно отнести к ассоциации *Alopecuretum pratensis*, близкой по флористическому составу к асс. *Cerastio-Deschampsietum* [1]. В их составе помимо лисохвоста *Alopecurus pratensis* (встречаемость $N=0,92$; покрытие максимальное/среднее (%) $S=80/25$), преобладает *Anthriscus sylvestris* ($N=0,90$; $S=40/12$), *Veronica chamaedrys* ($N=0,91$; $S=60/17$), *Angelica sylvestris* ($N=0,88$; $S=60/13$), *Ranunculus acris* ($N=0,71$; $S=40/10$), *Melampyrum nemorosum* ($N=0,80$; $S=40/14$), *Centaurea phrygia* ($N=0,62$; $S=70/17$). Заметную роль в покрове играют злаки: *Festuca pratensis* ($N=0,78$; $S=70/21$) и *F. rubra* ($N=0,86$; $S=45/14$), *Poa pratensis* ($N=0,87$; $S=35/12$), *Agrostis tenuis* ($N=0,64$; $S=50/12$), *Phleum pratense* ($N=0,53$; $S=60/13$).

Для изучения изменения показателей биотопа и растительности под влиянием березы, осины и ольхи в луговых фитоценозах были выделены зоны с разным возрастом зарастания, представляющие собой суходольный луг и возрастные синузии исследуемых мелколиственных пород в 10, 20, 40 и 60 лет. При описании древостоя указывался породный состав, возраст, высота, диаметр стволов деревьев и их плотность, учитывался подрост (преимущественно березы и ели) и подлесок, в состав которого вошли: ива козья (*Salix caprea*), рябина (*Sorbus aucuparia*), черемуха (*Padus avium*). В каждой зоне с помощью цифрового фотоаппарата измерялась сквозистость, с использованием термогигрометра определялась температура и влажность почвы, подстилки и воздуха. На учетных площадках $0,1 \text{ м}^2$ фиксировалось обилие и видовой состав травостоя, покрытие и толщина опада и ветоши (всего описано более 1500 учетных площадок). При обработке собранных материалов использовались методы дисперсионного анализа: значения квадратов корреляционных отношений (η^2) показали силу влияния, а коэффициент корреляции Пирсона (r) и тренд эмпирических линий регрессии определили знак связи [2].

Осина и береза благодаря способности к быстрому размножению и росту являются типичными

Тиходеева Марина Юрьевна, к.б.н., в.н.с. лаборатории геоботаники, e-mail: marinaur@list.ru; Лебедева Вера Христофоровна, к.б.н., в.н.с. лаборатории геоботаники, e-mail: vera_christ@mail.ru

пионерными породами. Это деревья первой величины, отличающиеся сравнительно невысокой долговечностью. Редко можно встретить чистые древостои из этих пород старше 100 лет. Ежегодно продуцируя огромную массу семян, а осина еще и активно размножаясь корневыми отпрысками, они быстро осваивают вырубку, заброшенные сенокосные луга и пашни. Все выше сказанное относится и к ольхе серой. Но ольха серая – дерево второй величины или крупный кустарник, и еще менее долговечна (обычно возраст отдельных стволов ограничивается 60 годами). При формировании древесного яруса осины максимальная плотность (12000 шт./га) зафиксирована в 20-летней синузии. Это инвазионная стадия развития, для нее свойственно превалирование верхушечного роста. Здесь нет дифференциации деревьев, конкуренция слабо выражена. В 40-летних древостоях наблюдается разрастание крон в ширину, возрастает конкуренция, начинается разделение особей на господствующие и угнетенные, наблюдается элиминация угнетенных особей и, как следствие, снижается плотность древостоя (до 2900 шт./га). В 60-летней синузии плотность осины продолжает снижаться, при этом сохраняются только господствующие особи. Последующее разрежение (80-летняя синузия) сопровождается входжением осины в стадию естественного отмирания, что сопровождается разрушением целостности древостоя и образованием прорывов («окон») в его пологе. Такие изменения отражаются и на условиях освещения: наименьшая сквози-

стость (освещенность) зафиксирована в 40-летней синузии (24 %), к 60 годам она возросла до 32 % и достигла максимума в 80-летней синузии (40 %). Аналогичные изменения наблюдаются в показателях древостоя (плотности и сквозистости) и в процессе разрастания березняка. В сероольшанике, несмотря на снижение плотности с 12800 до 6000 шт./га с увеличением возраста синузий, прорывов в пологе не образуется. Кроны оставшихся деревьев разрастаются, еще плотнее смыкаясь друг с другом, и сквозистость (освещенность) последовательно падает в следующем ряду: 96 % - 45 % - 20 % - 10 %. В ходе зарастания луга березой, осинкой и ольхой наблюдается тенденция к снижению температуры и увеличению влажности на всех уровнях (воздуха, подстилки, почвы) (табл. 1). Обращает внимание отклонение от общей тенденции изменение влажности подстилки и почвы в березняке: по сравнению с лугом она падает, в отличие от осинника и ольшаника. Развитие древесных сообществ определяет характер и обилие подстилки: количество опада возрастает, а ветоши – снижается. В сероольшанике покрытие опада достигает 100 %, а толщина подстилки за счет ежегодного неполного разложения и накопления листового опада по сравнению с лугом возрастает в 3 раза, на фоне снижения количества ветоши в десятки раз. В осиннике и березняке толщина подстилки за счет быстрого разложения листового опада и сокращения обилия ветоши меньше, чем на лугу (табл. 2).

Таблица 1. Параметры биотопа луга и 60-летних синузий березы, осины и ольхи

Параметры		Луг/Береза	Луг/Осина	Луг/Ольха
Сквозистость, %		98/31	98/30	96/10
Воздух	температура, С°	31/27	24/21	27/21
	влажность, %	56/62	55/67	50/76
Подстилка	температура, С°	27/26	25/18	26/21
	влажность, %	89/69	79/92	72/87
Почва	температура, С°	24/26	22/18	26/22
	влажность, %	76/73	80/93	78/86
Проективное покрытие опада, %		0/78	1/74	0/100
Проективное покрытие ветоши, %		83/23	85/8	84/0

Примечание: в таблице представлены средние значения из 25 измерений

В 40-летнем осиннике начинает формироваться подлесок из рябины и черемухи, появляется подрост березы. По мере старения и разрежения древесного яруса роль подлеска постоянно возрастает (от 1800 до 5200 шт./га), при этом меняется обилие и состав подростка: от 60-летнего к 80-летнему осиннику в 2 раза возрастает участие березы и развивается 25-30-летний подрост ели с плотностью 200 шт./га. Наличие устойчивого подростка ели свидетельствует о начальных этапах развития коренного елового леса. Аналогичные результаты получены и при анализе развития подлеска и подростка в березняке, с той лишь разницей, что подрост ели появился раньше и в 60-летнем березняке его плотность уже достигла 400 шт./га. В подлеске ольша-

ника отмечены ива козья, рябина и черемуха. Плотность подлеска в 60-летнем ольшанике для экземпляров высотой от 3 м составила 4400 шт./га. Подрост ели и ее всходы отсутствовали. Следует также отметить, что на всех стадиях развития под пологом сероольшаника обильно развивается порослевой подрост ольхи (в 60-летней синузии его плотность достигает 28000 шт./га). Накопление листового опада в подстилке и сильное затенение препятствуют прорастанию семян ели и развитию ее подростка, в тоже время устойчиво и обильно развивается подрост ольхи. Соответственно можно сделать вывод, что в сероольшаниках наблюдается блокировка автогенной сукцессии, направленной

на формирование коренного типа сообщества - ельника.

В ходе развития березняка, осинника и сероольшаника наблюдаются существенные изменения в напочвенном покрове. За счет снижения освещенности, а в случае ольшаника – и увеличения обилия листового опада и накопления подстилки – происходит подавление развития травянистой растительности: достоверно снижается общее проективное покрытие, покрытие трав. Анализ влияния березы, осины и ольхи на совокупность всех видов напочвенного покрова (отношение суммы факториальных дисперсий всех видов под влиянием изучаемой породы к сумме общих дисперсий) показал, что наиболее слабое воздействие оказывает береза, а наиболее сильное – ольха (табл. 2).

Что касается изменения видового разнообразия и обилия отдельных видов, то прослеживается некоторая разнохарактерность влияния березы, осины и ольхи на эти показатели. Так, ольховая синузия негативно влияет на видовое разнообразие (табл. 2). Среднее число видов на площадке в 0,1 м² падает с 13 на лугу до 2-х под пологом ольхи; для 70 % видов обнаружено достоверное отрицательное влияние, и только 10 % видов демонстрируют по-

ложительную связь. Особенно негативное воздействие оказывает развивающийся ольшаник на гелиофитные виды лугов: *Phleum pratense* ($\eta^2=(-)0,30$), *Poa pratensis* ($\eta^2=(-)0,53$), *Deschampsia cespitosa* ($\eta^2=(-)0,44$), *Centaurea jacea* ($\eta^2=(-)0,59$), *Ranunculus acris* ($\eta^2=(-)0,37$), *Lathyrus pratensis* ($\eta^2=(-)0,29$). Анализ линий регрессии эколого-морфологических групп видов показывает, что обилие видов лугового разнотравья и граминоидов (злаков, осок, ситников) неуклонно падает, достигая нулевой отметки в 60-летнем ольшанике, а лесные виды, появившиеся под кроной ольхи, по ходу продвижения вглубь ольховой синузии, увеличивают свое участие: *Oxalis acetosella* ($\eta^2=0,45$), *Moehringia trinervia* ($\eta^2=0,42$). Семигелиофитные виды лугового крупнотравья (*Anthriscus sylvestris*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*) наиболее обильны на краю луга в зоне притенения ольхой. Здесь за счет снижения обилия злаков, уменьшается плотность луговой дернины и для этих видов складываются оптимальные условия. Аналогичным образом ведут себя зеленые мхи – представители рр. *Plagiomnium* и *Aulacomnium*. В зоне развитого ольхового древостоя их появлению препятствует обильный листовый опад, а на лугу – мощная злаковая дернина.

Таблица 2. Влияние березы, осины и ольхи на параметры растительности и биотопа

Параметры	Береза		Осина		Ольха	
	η^2	r	η^2	r	η^2	r
Общее проективное покрытие	0,64	-0,35	0,34	-0,45	0,82	-0,82
Проективное покрытие трав	0,66	-0,28	0,35	-0,47	0,78	-0,78
Проективное покрытие мхов	0,02	0,05	0,12	0,25	0,40	-0,44
Число видов / 0,1 м ²	0,54	-0,31	0,01	-0,09	0,86	-0,88
Совокупность видов	0,13		0,38		0,70	
Проективное покрытие опада	0,82	0,51	0,78	0,73	0,94	0,93
Проективное покрытие ветоши	0,78	-0,44	0,89	-0,81	0,85	-0,91
Толщина подстилки	0,71	-0,50	0,45	-0,42	0,65	0,71

Примечание: η^2 - квадрат корреляционного отношения, влияющий фактор – зона (возраст зарастания); r – коэффициент корреляции Пирсона; значения, достоверные на уровне значимости 0,95, выделены жирным шрифтом.

В березняке по сравнению с лугом видовое разнообразие снижается в два раза (среднее число видов на площадке на лугу – 13, в березняке – 6). Отрицательное влияние березы выявлено для 31 % видов – это гелиофитные луговые виды: *Festuca pratensis* ($\eta^2=(-)0,24$), *Phleum pratense* ($\eta^2=(-)0,17$), *Lathyrus pratensis* ($\eta^2=(-)0,18$), *Ranunculus acris* ($\eta^2=(-)0,20$), *Galium album* ($\eta^2=(-)0,11$) и др. 20 % видов демонстрируют положительную связь. Было показано ранее, что эти виды на суходольных лугах имеют между собой положительные связи и проявляют тип взаимоотношения «благоприят-ствование» [3]. Травянистый ярус березняка складывается преимущественно из группы лесных видов при малой доле участия луговых, для которых изменившиеся условия оказались благоприятными, например, для *Deschampsia cespitosa*, *Angelica sylvestris*, *Melampyrum nemorosum*. Анализ линий регрессии подтверждает все выше сказанное: обилие лугового мелко-

травья и граминоидов неуклонно падает. Виды еловой свиты в березняке пока еще не показывают высокой встречаемости, но на отдельных площадках уже достигают значительных покрытий: *Pyrola rotundifolia* (N=0,12; Smax=45 %), *Majanthemum bifolium* (N=0,10; Smax=35 %), *Trientalis europaea* (N=0,04; Smax=10 %), *Paris quadrifolia* (N=0,11; Smax=20 %).

В осиннике по сравнению с лугом, в отличие с ольшаника и березняка, достоверного снижения видового разнообразия не обнаружено (табл. 2) (среднее число видов на площадке на лугу – 11, в осиннике – 10). Отрицательное влияние осины выявлено лишь для 25 % видов – это все те же гелиофитные луговые виды. 38 % видов демонстрируют положительную связь, как и в случае с ольхой это лесные виды, но их разнообразие и обилие в осиннике значительно выше. В осиннике не формируется мощная подстилка как в ольшанике, что дает воз-

возможность на фоне умеренного затенения успешно развиваться как большему числу лесных кустарничков и трав (*Oxalis acetosella* ($\eta^2=0,47$), *Rubus saxatilis* ($\eta^2=0,42$), *Trientalis europaea* ($\eta^2=0,36$), *Vaccinium vitis-idaea* ($\eta^2=0,33$)), так и зеленым мхам (табл. 2). Снижение обилия демонстрируют граминоиды, луговое крупнотравье и мелкотравье, но в отличие от ольшаника, эти группы видов не исчезают, а сохраняются на всех стадиях развития осинника, изменяя при этом свой видовой состав. Наиболее кардинально меняется видовой состав граминоидов: на смену луговым видам, таким как *Alopecurus pratensis* ($\eta^2=(-)0,74$), *Phleum pratense* ($\eta^2=(-)0,26$), *Poa pratensis* ($\eta^2=(-)0,18$), приходят лесные и опушечные виды: *Calamagrostis canescens* ($\eta^2=0,40$), *C. purpurea* ($\eta^2=0,44$).

Изменения флористического и ценотического состава в ходе зарастания луговых фитоценозов мелколиственными породами попытались проиллюстрировать анализом коэффициентов флористического сходства Сьеренсена (K_S) и ценотического сходства Глисона (K_G). В ходе сравнения растительности луга и 60-летнего березняка были зафиксированы самые высокие значения коэффициентов сходства: $K_S=65\%$, $K_G=47\%$. В случае с осинником эти показатели ниже: $K_S=45\%$, $K_G=21\%$. И самые низкие значения коэффициентов сходства наблюдаются при сравнении луга и 60-летнего сероольшаника: $K_S=15\%$, $K_G=8\%$. Низкие значения этих коэффициентов свидетельствуют о смене растительных сообществ, что особенно явственно.

Таким образом, под пологом развивающихся древостоев березы, осины и ольхи серой существенно преобразуется биотоп: снижается освещенность, изменяется температурный режим и влажность, преобразуется характер и обилие подстилки, снижается доля участия луговых видов вплоть до их полного исчезновения и возрастает покрытие лесных видов.

В случае зарастания лугов ольхой серой наблюдается резкое снижение видового богатства и обилия травяного покрова, мощная подстилка из листового опада блокирует развитие елового подроста, в результате наблюдается торможение прохождения дальнейших стадий автогенной сукцессии, что не происходит при развитии березовых и осиновых синузий.

Подводя итоги, можно сделать следующие выводы. Зарастание лугов мелколиственными породами сопровождается изменением биотопа, преобразованием состава и структуры растительных сообществ и приводит к смене лугового типа растительности лесным. Проведенный анализ интенсивности влияния трех мелколиственных пород на преобразование растительного покрова позволил выявить следующий ряд увеличения эдификаторной силы: береза - осина - ольха серая. Дальнейшее беспрепятственное зарастание луговых фитоценозов мелколиственными древесными породами – березой, осиной и ольхой серой – на территории Нижне-Свицкого государственного природного заповедника может привести к исчезновению луговой растительности и снижению биологического разнообразия на видовом, популяционном и ценотическом уровнях.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Василевич В.И., Бибикина Т.В. Щучковые и лисохвостные луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 29-41.
2. Инатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. №10. С.1441-1445.
3. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Инатов В. С. К вопросу о структуре лугового растительного сообщества // Бот. журн. 2011. Т. 96. №1. С. 3-21.

THE RESTORATION OF WOOD VEGETATION ON PLACE OF MEADOWS

© 2012 M.Y. Tikhodeeva, V.Ch. Lebedeva

St-Petersburg State University

The comparative analysis of changes in biotope, composition and structure of the upland meadows in growing their small-leaved species: the white birch (*Betula pubescens*), aspen (*Populus tremula*), grey alder (*Alnus incana*) is carried out; built increase the number of edifier powers of the trees is defined.

Keywords: structure of communities, habitat, edifier, meadows, woods

Tikhodeeva Marina Yurievna, Ph. D., leading researcher, e-mail: marinaur@list.ru; Lebedeva Vera Christoforovna, Ph. D., leading researcher, e-mail: vera_christ@mail.ru