RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 6 (2), 2021

Received 23.12.2020 Revised 17.05.2021 Accepted 26.06.2021 RESEARCH ARTICLE Open Access

УДК 574.42:574.472 DOI 10.21685/2500-0578-2021-2-2

ЗАПОВЕДНЫЙ ЛУГ: ИТОГИ ТРИДЦАТИЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

О. И. Евстигнеев[1], А. В. Горнов[2]

[1] *Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», Россия, 242180, Брянская область, станция Нерусса*

[2] *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117485, г. Москва, ул. Профсоюзная, 84/32*

[1] *quercus_eo@mail.ru,* [2] *aleksey-gornov@yandex.ru*

Аннотация. Приводятся результаты тридцатилетнего (с 1987 по 2017 год) геоботанического мониторинга за состоянием влажного внутрилесного луга в заповеднике «Брянский лес» (Брянская область, Россия). Многолетние исследования в сукцессионных преобразованиях фитоценоза выявили четыре этапа. Первый этап (с 1987 по 2002 год) – полидоминантный многовидовой луг. Видовая насыщенность сообщества сосудистыми растениями отличалась максимальными значениями – 70 видов на 25 м^2. Содоминантами ценоза выступали несколько видов: *Alchemilla vulgaris*, *Galium mollugo*, *Geum rivale*, *Gladiolus imbricatus, Iris sibirica, Polygonum bistorta*, *Potentilla erecta, Stachys officinalis, Succisa pratensis*. На лугу произрастало 20 редких растений: *Angelica archangelica, Blysmus compressus, Carex flava, C. hartmanii, Coronilla varia, Dactylorhiza baltica, D. fuchsii, Epipactis palustris, Gladiolus imbricatus, Gymnadenia conopsea, Helictotrichon pubescens*, *Hypochoeris radicata, Iris sibirica, Listera ovata*, *Ophioglossum vulgatum, Parnassia palustris, Primula veris, Thalictrum aquilegifolium, Trifolium montanum* и *Trollius europaeus.* Большое видовое разнообразие было обусловлено тем, что на поляне до организации заповедника (1987 год) использовали ручное сенокошение, и луг не подвергался распашке. Через 15 лет после прекращения сенокошения на лугу начался второй этап (с 2003 по 2010 год). Он был представлен монодоминантным сообществом с господством высокотравного светолюбивого вида *Filipendula ulmaria*. Лабазник удерживал за собой территорию, пока поляна была хорошо освещена. Из-за напряженных ценотических условий, которые создал лабазник, исчезло большое число светолюбивых трав, а видовая насыщенность сообщества уменьшилась в два раза. Третий этап (с 2010 года и по настоящее время) – монодоминантный луг с преобладанием теневыносливого высокотравного вида *Urtica dioica*. Смена господствующего вида была связана с уменьшением освещенности в сообществе. В плотных группировках крапивы видовая насыщенность стала в три раза меньше, чем на полидоминантном лугу. Из 20 редких видов, представленных на первом этапе, в 2017 году сохранились только 2: *Thalictrum aquilegifolium* и *Trollius europaeus.* Судя по ценотическому окружению, можно предположить, что четвертый этап будет представлен черноольшаником крапивным с подростом широколиственных деревьев – *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* и др. Такое спонтанное развитие фитоценоза, которое сопровождается уменьшением видового разнообразия, относится к автогенным сукцессиям регрессивного типа. При организации особо охраняемых природных территорий для лугов подобного типа следует предусмотреть регулярное ручное сенокошение и периодическую очистку от кустарников и подроста деревьев.

Ключевые слова: внутрилесной луг, заповедный режим, сенокошение, видовое разнообразие, автогенная сукцессия, редкие виды, *Filipendula ulmaria, Urtica dioica*

Благодарности. Авторы благодарят В. Н. Короткова, М. В. Горнову, О. В. Екимову, Н. П. Шпиленка за предоставленные фотографии, а Г. В. Шут – за рисунок крапивы. Исследование А. В. Горнова выполнено в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем». Номер государственной регистрации АААА-А18-118052400130-7.

Для цитирования: Евстигнеев О. И., Горнов А. В. Заповедный луг: итоги тридцатилетнего мониторинга // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6 (2). https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-2-2

RESERVE MEADOW: RESULTS OF 30 YEARS OF MONITORING

O. I. Evstigneev[1], A. V. Gornov[2]

[1] *State Nature Reserve "Bryansky Les", Nerussa Station, Bryansk Oblast, 242180, Russia*
quercus_eo@mail.ru

[2] *Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, 84/32 Profsojuznaya street, Moscow, 117485, Russia*
aleksey-gornov@yandex.ru

[1] *quercus_eo@mail.ru,* [2] *aleksey-gornov@yandex.ru*

© Евстигнеев О. И., Горнов А. В. 2021 Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Abstract. The article presents the results of 30 years (1987–2017) of geobotanical monitoring of a wet meadow in a forest glade in the Bryanskiy Les nature reserve (Bryansk region, Russia). Long-term studies showed that there are four stages in the successional transformation of this plant community. A polydominant multi-species meadow formed in the first stage (from 1987 to 2002). The species richness of the community differed in maximum values over time, with a maximum of 70 vascular plant species per 25 m^2. During the first stage, the plant community was dominated by the following species: *Alchemilla vulgaris*, *Galium mollugo*, *Geum rivale*, *Gladiolus imbricatus*, *Iris sibirica*, *Polygonum bistorta*, *Potentilla erecta*, *Stachys officinalis,* and *Succisa pratensis*. Twenty rare plants grew in the meadow: *Angelica archangelica, Blysmus compressus, Carex flava, C. hartmanii, Coronilla varia, Dactylorhiza baltica, D. fuchsii, Epipactis palustris, Gladiolus imbricatus, Gymnadenia conopsea, Helictotrichon pubescens*, *Hypochoeris radicata, Iris sibirica, Listera ovata*, *Ophioglossum vulgatum, Parnassia palustris, Primula veris, Thalictrum aquilegifolium, Trifolium montanum*, and *Trollius europaeus*. The high species diversity was due to the fact that before the establishment of the reserve (1987), hay was manually harvested from the meadow, and no ploughing was carried out. Fifteen years following the establishment, the second stage of the succession (from 2003 to 2010) began with the termination of haymaking after a strict protection regime was implemented. The second stage was represented by a monodominant meadow dominated by the light-loving tall herb – meadowsweet (*Filipendula ulmaria*). The meadowsweet formed dense thickets and remained dominant while the clearing was well illuminated. Due to the unfavourable conditions created by the meadowsweet, a large number of light-loving herbs died out, and the species richness of the community decreased by half. The third stage (from 2010 to the present) was a monodominant meadow dominated by the shade-tolerant tall herb – the common nettle (*Urtica dioica*). The change in the dominant species was associated with a decrease in illumination in the community due to growth of the surrounding trees. In dense thickets of nettles, the species richness was three times lower than in the polydominant meadow. Of the 20 rare species present in the first stage, only two remained in 2017: *Thalictrum aquilegifolium* and *Trollius europaeus*. Judging by the coenotic environment, it can be assumed that the fourth stage will be represented by nettle black alder forest with undergrowth comprised of broad-leaved trees (*Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, etc.). Such spontaneous development of a phytocenosis, which is accompanied by a decrease in species diversity, is typical of autogenous successions of a regressive type. When managing specially protected natural areas with meadows of this type, measures should be taken in the form of regular manual haymaking, as well as periodic clearing of shrubs and tree undergrowth.

Keywords: in-forest meadow, strict protection regime, haymaking, species diversity, autogenous succession, rare species, *Filipendula ulmaria, Urtica dioica*

Acknowledgments. The authors are grateful to V.N. Korotkov, M.V. Gornova, O.V. Ekimova, N.P. Shpilenk for the photographs provided, and G.V. Shut for drawing the nettle. The study by A. V. Gornov was carried out within the framework of the theme of the CEPF RAS "Methodological approaches to assessing the structural organization and functioning of forest ecosystems." State registration number is AAAA-A18-118052400130-7.

For citation: Evstigneev O.I., Gornov A.V. Reserve meadow: results of 30 years of monitoring. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(2). (In Russ.). Available from: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-2-2

Введение

Заповедник – это особо охраняемая природная территория, которая изъята из хозяйственного использования, включая все формы традиционной эксплуатации ресурсов, и предназначена исключительно для сохранения популяций живых организмов, а также их сообществ [1]. На территории с введением заповедного режима начинается спонтанное развитие ценозов. Такие самопроизвольно формирующиеся сукцессии называют автогенными [2]. Одна из задач заповедников – проведение длительного мониторинга за состоянием самостоятельно развивающихся сообществ. Эти наблюдения – необходимая основа для выяснения механизмов автогенных сукцессий, а также для оценки их способности к сохранению и восстановлению видового разнообразия в ценозах [3, 4].

В заповеднике «Брянский лес» на протяжении 30 лет ведется мониторинг состояния внутрилесных лугов [5–8]. В связи с этим в статье поставлены следующие задачи: 1) проанализировать долговременные изменения лугов в условиях заповедного режима; 2) выяснить механизмы автогенных сукцессий этих сообществ; 3) оценить способность спонтанно развивающихся лугов к восстановлению и сохранению видового разнообразия.

Район, объект и методы исследования

Район исследования. Работа была проведена на юго-востоке Брянской области в Неруссо-Деснянском полесье на территории заповедника

«Брянский лес». По ботанико-географическому районированию заповедник относится к зоне северных широколиственных лесов с небольшим участием ели, которые принадлежат к Полесской подпровинции Восточно-Европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [9].

Объект исследования. В центре внимания статьи – один из лугов заповедника внутри леса на влажной поляне, которая расположена в южной части 27 выдела 117 квартала (рис. 1). Площадь изучаемого сообщества небольшая – всего 0,33 га. Географические координаты ценоза в системе WGS-84: 34,091834º ВД, 52,524218º СШ. Тип лесорастительных условий рассматриваемого сообщества по эдафической сетке П. С. Погребняка [10], разработанной специально для полесий, относится к влажной дубраве ($Д_3$). Луг находится в пределах суглинистой моренно-зандровой местности на борту ручья Драготинец. Протяженность водотока 3,8 км. Пойма ручья на всем своем протяжении полностью выкашивалась до организации заповедника в 1987 году (см. рис. 1). С запада и юга к ценозу примыкает березняк неморального состава, а с востока и севера – заболоченный черноольшаник. Ранее было показано, что рассматриваемый луг в системе эколого-флористической классификации растительности принадлежит союзу ***Calthion*** Tx. 1937 порядка ***Molinietalia*** W. Koch 1926 класса ***Milinio-Arrhenatheretea*** Tx. 1937 [5, 6].

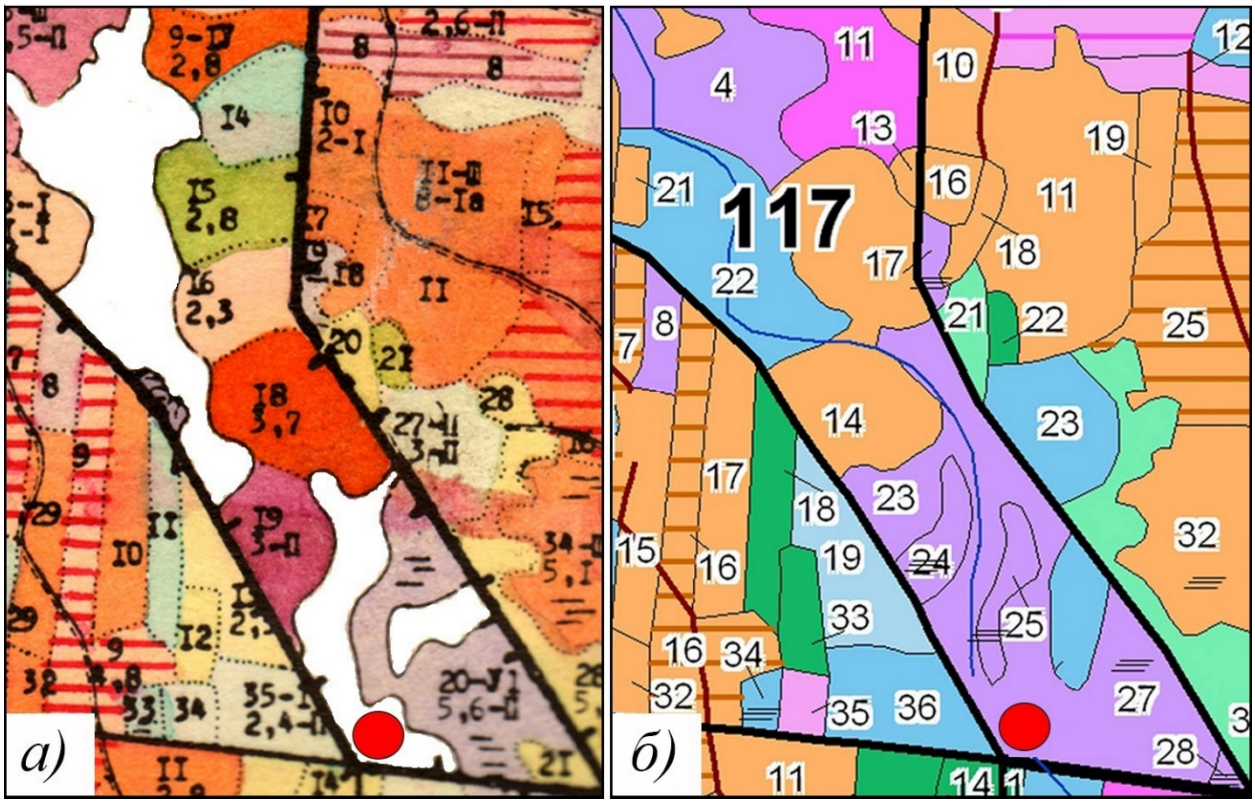

Рис. 1. Место расположения луга и мониторинговых площадок (красный кружок) в пределах 117 квартала в заповеднике «Брянский лес». Фрагменты лесотаксационных карт: *а)* 1988 года; *б)* 2006 года. На карте 1988 года луг отмечен белым цветом. На карте 2006 года показано, что изучаемый луг зарос черной ольхой; сохранившиеся остатки луга, которые еще не покрылись лесом в 2006 году, таксаторы рассматривали в качестве неоднородности внутри 27 выдела

Fig. 1. Location of the meadow and monitoring sites (red circle) within the forest compartment #117 in the Bryansky Les nature reserve. Fragments of forest inventory maps: *a)* 1988; *б)* 2006. On the 1988 map, the meadow is marked in white (without forest vegetation). The 2006 map shows that the studied meadow was overgrown with black alder; the remaining remnants of the meadow, which had not yet been covered with forest in 2006, were considered by the taxonomists as heterogeneity within subcompartment #27

Методы исследования. Внутрилесной луг находится под постоянным наблюдением с 1987 года. С этого времени по 1998 год вели глазомерную оценку обилия редких видов растений, произрастающих на лугу: *Blysmus compressus, Carex hartmanii, Dactylorhiza baltica, D. fuchsii, Epipactis palustris, Gladiolus imbricatus, Gymnadenia conopsea, Helictotrichon pubescens*, *Iris sibirica, Listera ovata* и др. Эти наблюдения не выявили существенных колеба-

ний численности и проективного покрытия мониторинговых ценопопуляций. С 1998 года для выяснения особенностей развития луга начали выполнять геоботанические описания. Ценоз детально обследовали четыре раза: 1) 7 июля 1998 года; 2) 18 июня 2007 года; 3) 6 августа 2013 года; 4) 23 июля 2017 года. При этом закладывали прямоугольные площадки по 25 м^2 в пятикратной повторности. Сообщество описывали отдельно по ярусам, для выделения которых использовали шкалу онтогенетических состояний деревьев [11]. К ярусу «А» относили генеративные и сенильные деревья, к ярусу «В» – виргинильный и имматурный подрост деревьев второй подгруппы, а также виргинильные и генеративные кустарники, к ярусу «С» – травы, кустарнички, ювенильный и имматурный подрост деревьев первой подгруппы, а также ювенильные и имматурные кустарники [12]. Участие растений в каждом ярусе оценивали с применением баллов объединенной шкалы проективного покрытия и обилия, которую предложил Ж. Браун-Бланке [13]. Латинские названия видов даны по П. Ф. Маевскому [14].

На основе описаний определяли встречаемость видов, видовое богатство сосудистыми растениями, видовую насыщенность и распределение растений по эколого-ценотическим группам. Встречаемость видов была выражена пятью равными классами: первому классу соответствует встречаемость от 1 до 20 %, второму – от 21 до 40 %, третьему – от 41 до 60 %, четвертому – от 61 до 80 %, а пятому классу – от 81 до 100 %. Видовое богатство – число видов в одном варианте сообществ. Этот показатель был определен как суммарное число видов на всех площадках, которые относятся к одному варианту ценозов. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов на площадках фиксированного размера, полученное из всех описаний одного варианта сообществ [12]. Достоверность отличия показателей разнообразия оценивали с использованием коэффициента Манна-Уитни [15]. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) в соответствии с представлениями А. А. Ниценко понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с определенными типами сообществ [16]. При этом была использована классификация растений по ЭЦГ, разработанная для европейской России [17]. Соотношение числа видов по ЭЦГ определяли по списку всех растений, встреченных в одном варианте сообществ. Для подтверждения выделенных групп геоботанических описаний, которые принадлежат разным ценозам, была применена ординация методом бестрендового анализа соответствий DCA – Detrended Correspondence Analysis. Он эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний [18]. Расчеты проводили в программе PC-ORD. Выясняя тесноту связи экологических факторов с осями ординации, использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена [15]. Для этой задачи геоботанические описания обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова в программе SpeDiv [19, 20].

На поляне в середине июня 2007 и 2017 годов измеряли освещенность с помощью люксметра LX1010BS по методике И. С. Малкиной с соавторами [21]. При этом закладывали трансекту длиной 33 м и через 3 м определяли освещенность над высокотравьем и под ним на уровне низких трав. Измерения проводили в безоблачный ясный день с 11:00 до 16:00 через каждый час. Одновременно определяли полную освещенность на открытом месте, которое не затенялось кронами деревьев. Затем значения люксов перевели в проценты от полной освещенности.

Результаты исследования

Детальный анализ геоботанических материалов, полученных в результате многолетних наблюдений за лугом на внутрилесной поляне, а также изучения примыкающих к нему сообществ позволяют в автогенном развитии рассматриваемого ценоза выделить четыре этапа: 1) полидоминантный разнотравный луг; 2) монодоминантный луг с господством *Filipendula ulmaria*; 3) монодоминантный луг с преобладанием *Urtica dioica*; 4) черноольшаник крапивный с подростом широколиственных деревьев – *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* и др. (рис. 2). Рассмотрим этот процесс формирования ценоза подробнее.

Состояние луга в 1998 году

Полидоминантный разнотравный луг. Рассматриваемый луг ежегодно косили до организации заповедника (1987 год). О сенокошении свидетельствовали остатки перепревшего сена от бывшего стога на клади – одонок. Подстил был сложен из хвороста, стволиков и ветвей деревьев. Благодаря поддону сено в стоге меньше отсыревало, поскольку продувалось снизу. Сенокошение не позволяло активно развиваться древесной растительности на поляне. Так, для повышения продуктивности лесного покоса регулярно удаляли появляющиеся кустарники и подрост деревьев. В настоящее время об этом «говорят» порослевые многостволь-

ные генеративные деревья, которые сформировались на поляне после организации заповедника (рис. 3). В молодости они были срезаны косой или срублены топором. Благодаря этому каждый участок поляны большую часть дня освещался прямыми солнечными лучами. Дневная освещенность на уровне травяного покрова была почти полной. В результате развивался густой травостой, что также препятствовало развитию древесной растительности. В 1998 году в ярусе кустарников и подроста деревьев были представлены лишь единичные особи *Acer platanoides, Alnus glutinosa, Betula pendula, B. pubescens, Salix cinerea* и *S. pentandra* (см. приложение). Их сомкнутость была менее 0.1.

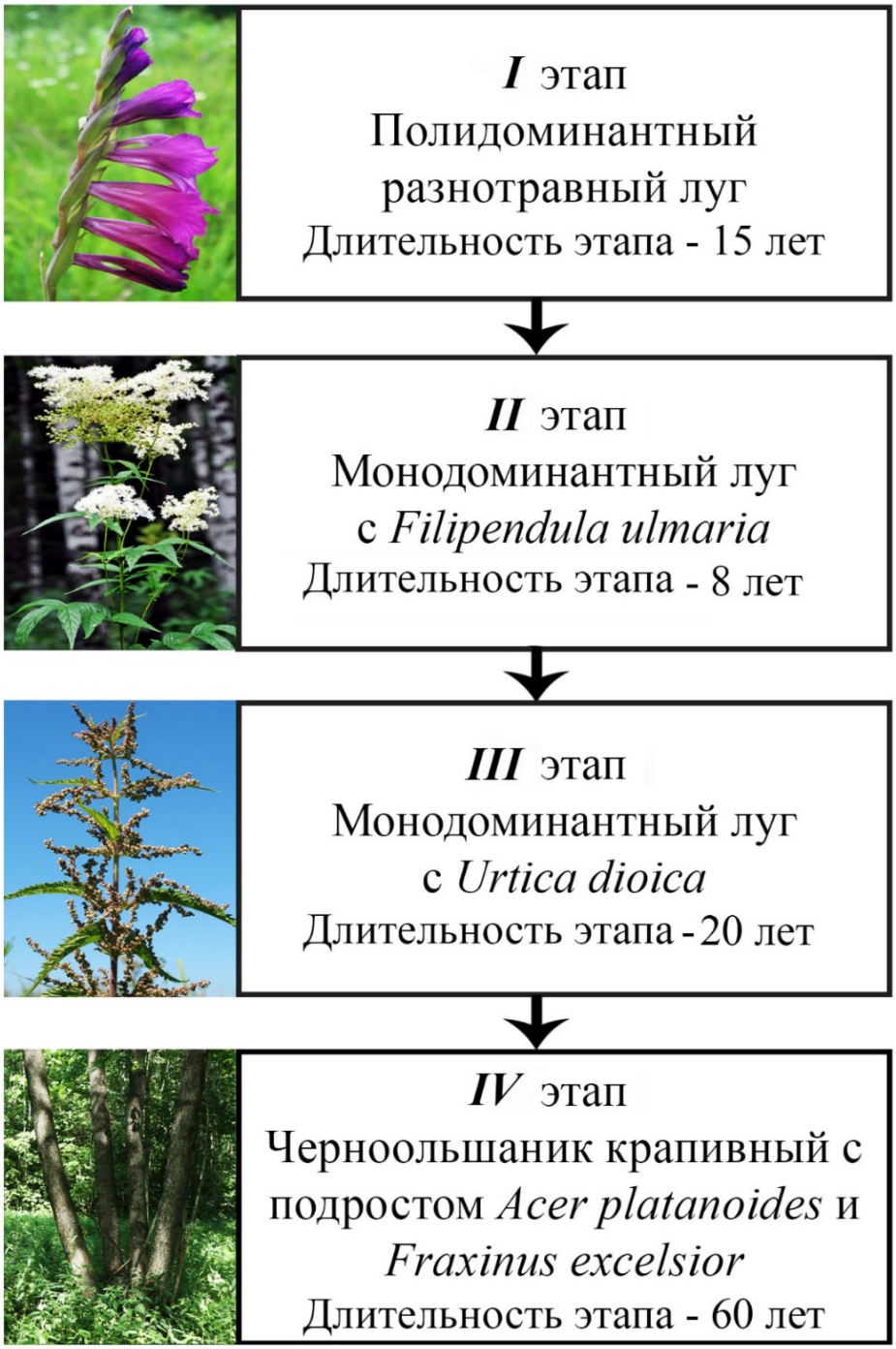

Рис. 2. Этапы автогенной сукцессии на влажном внутрилесном лугу (кварта 117, выдел 27). *I*, *II* и *III* этапы развития луга выделили на основе длительного мониторинга, а *IV* этап – на базе экспертного прогноза

Fig. 2. Stages of autogenous succession in a wet in-forest meadow (compartment #117, subcompartment #27). Stages *I*, *II* and *III* of meadow development were identified on the basis of long-term monitoring, and stage *IV* on the basis of expert forecast

Травостой поляны в 1998 году был полидоминантным. Спустя 11 лет после последнего сенокошения содоминировали несколько видов: *Alchemilla vulgaris*, *Galium mollugo*, *Geum rivale*, *Gladiolus imbricatus, Iris sibirica, Polygonum bistorta*, *Potentilla erecta, Stachys officinalis, Succisa pratensis* и др. (см. приложение). Следует отметить, что в это время на густом зеленом фоне выделялись многочисленные светло-синие цветки касатика и ярко-розовые однобокие соцветия шпажника.

Рис. 3. Порослевая трехствольная и четырехствольная ольха черная (*Alnus glutinosa*) на влажном внутрилесном лугу. В молодости эти деревья были срезаны косой или срублены топором во время мероприятий по улучшению сенокоса на лесной поляне. Дата фотографии – 14 апреля 2021 года

Fig. 3. Coppiced three-stemmed and four-stemmed black alder (*Alnus glutinosa*) in a wet meadow within the forest. In their youth, these trees were cut with a scythe or felled with an axe during measures to improve haymaking in a forest glade. Date of photo – April 14, 2021

В 1998 году показатели видового разнообразия травяного покрова поляны характеризовались максимальными значениями. Так, видовая насыщенность сосудистыми растениями была наибольшая в районе исследования – 70 видов на 25 м² (табл. 1), тогда как на интенсивно косимых лугах отмечали не более 40 видов на 100 м² [22–24]. Благодаря хорошей освещенности флористическое разнообразие поляны формировалось в основном за счет светолюбивых растений влажно-луговой, травяно-болотной и сухолуговой групп (табл. 2). Среди влажно-луговых трав обычными были *Alchemilla vulgaris*, *Briza media*, *Crepis biennis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis*, *Galium mollugo*, *Geum rivale*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Polygonum bistorta*, *Ranunculus acris*, *Stellaria graminea*, *Thalictrum lucidum* и др. В группе травяно-болотных растений отмечали *Carex rostrata, Eriophorum latifolium, Galium uliginosum, Lathyrus palustris, Phragmites australis, Salix myrsinifolia* и *Viola palustris*. Несмотря на влажное местообитание в эколого-ценотической структуре сообщества помимо влажно-луговых и травяно-болотных видов была высока доля сухолуговых растений, из которых встречались *Achillea millefolium*, *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *C. phrygia*, *Clinopodium vulgare*, *Coronilla varia, Hypochoeris radicata*, *Leucanthemum vulgare*, *Primula veris*, *Prunella vulgaris*, *Stachys officinalis, Trifolium montanum, Veronica chamaedrys* и др. Молодые растения из этой группы приживались в основном на постройках муравьев *Lasius niger* L. и *L. flavus* L., а также на осоковых кочках (*Carex appropinquata* и *C. cespitosa*). Известно, что субстрат муравейников и кочек хорошо дренируется. Кроме того, он отличается интенсивной аэрацией и повышенной температурой [25–28]. Облик поляны создавали также

светолюбивые опушечные виды разных жизненных форм: *Angelica archangelica*, *A. sylvestris*, *Carex vaginata*, *Cirsium oleraceum*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Geranium palustre*, *Melampyrum nemorosum*, *Thalictrum aquilegifolium* и *Valeriana officinalis*.

Таблица 1

Показатели разнообразия сосудистых растений на влажном внутрилесном лугу в разные годы мониторинга

Table 1

Indicators of the species diversity of vascular plants in a wet in-forest meadow in different years of monitoring

Показатели	Полидоминантный разнотравный луг	Монодоминантный высокотравный луг с господством		
		Filipendula ulmaria	*Urtica dioica*	
Год описания	1998	2007	2013	2017
Число площадок по 25 м^2	5	5	5	5
Число видов на 5 площадках по 25 м^2	112	64	54	44
Диапазон числа видов на 25 м^2	65–78	31–43	23–31	19–26
Среднее число видов на 25 м^2, $M \pm m_M$	70 ± 2,6	37 ± 2,1	27 ± 1,5	23 ± 1,4
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	**0 (p = 0,0122)**		5 (p = 0,1172)	
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)		**1 (p = 0,0216)**		

П р и м е ч а н и е. M – среднее арифметическое, m_M – ошибка среднего арифметического, p – уровень значимости отличий видовой насыщенности. Существенные отличия отмечены полужирным шрифтом.

Таблица 2

Эколого-ценотический состав сосудистых растений на влажном внутрилесном лугу в разные годы мониторинга

Table 2

Ecological-cenotic composition of vascular plants in a wet in-forest meadow in different years of monitoring

Эколого-ценотические группы	Полидоминантный разнотравный луг	Монодоминантный высокотравный луг с господством		
		Filipendula ulmaria	*Urtica dioica*	
Год описания	1998	2007	2013	2017
Число площадок по 25 м^2	5	5	5	5
Влажно-луговая	51 (46,0)	28 (43,7)	17 (31,5)	12 (27,2)
Сухолуговая	23 (20,7)	6 (9,4)	3 (5,6)	3 (6,8)
Травяно-болотная	15 (13,5)	6 (9,4)	7 (13,0)	4 (9,1)
Черноольховая лесная	6 (5,4)	9 (14,1)	8 (14,8)	7 (15,9)
Черноольховая опушечная	6 (5,4)	5 (7,8)	4 (7,4)	4 (9,1)
Неморальная лесная	5 (4,5)	6 (9,4)	9 (16,7)	11 (25,0)
Неморальная опушечная	2 (1,8)	2 (3,1)	1 (1,8)	1 (2,3)
Бореальная лесная	3 (2,7)	2 (3,1)	4 (7,4)	1 (2,3)
Бореальная опушечная (боровая)	–	–	1 (1,8)	1 (2,3)

В расширении видового состава поляны также принимали участие растения, которые несвойственны лугам, – неморальные, черноольховые и бореальные (см. табл. 2). Их диаспоры заносились из окружающих сообществ. В травяном покрове среди неморальных растений были зафиксированы единичные особи *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Festuca gigantea*, *Fraxinus excelsior* и *Glechoma hederacea*. Из черноольховых видов постоянно с небольшим обилием присутствовали *Alnus glutinosa, Crepis paludosa, Salix cinerea, S. pentandra* и *Scirpus sylvaticus*. В группе бореальных растений с высоким постоянством обнаружили *Carex vaginata, Equisetum sylvaticum* и *Molinia caerulea*. В заповеднике молиния голубая –

обычный компонент травяного покрова не только сосняков-зеленомошников, но и полян. О массовом разрастании этого вида на внутрилесных лугах Приокско-Террасного заповедника писал П. А. Смирнов [29]. Е. П. Матвеева утверждала, что на некоторых влажных лугах Прибалтики молиния может выступать доминантом [30]. Не случайно некоторые исследователи относят светолюбивую молинию не к бореальным, а к влажно-луговым растениям [31, 32].

В 1998 году в состав луга входило 20 редких видов сосудистых растений. Их можно разделить на три группы. Первая – растения, занесенные в Красную книгу РФ [33]. Она была представлена одним видом – *Dactylorhiza baltica*. Вторая группа – растения, включенные в Красную книгу Брянской области [34, 35]. В нее входило семь видов: *Dactylorhiza fuchsii, Epipactis palustris, Gladiolus imbricatus, Gymnadenia conopsea, Iris sibirica, Listera ovata* и *Ophioglossum vulgatum* (рис. 4).

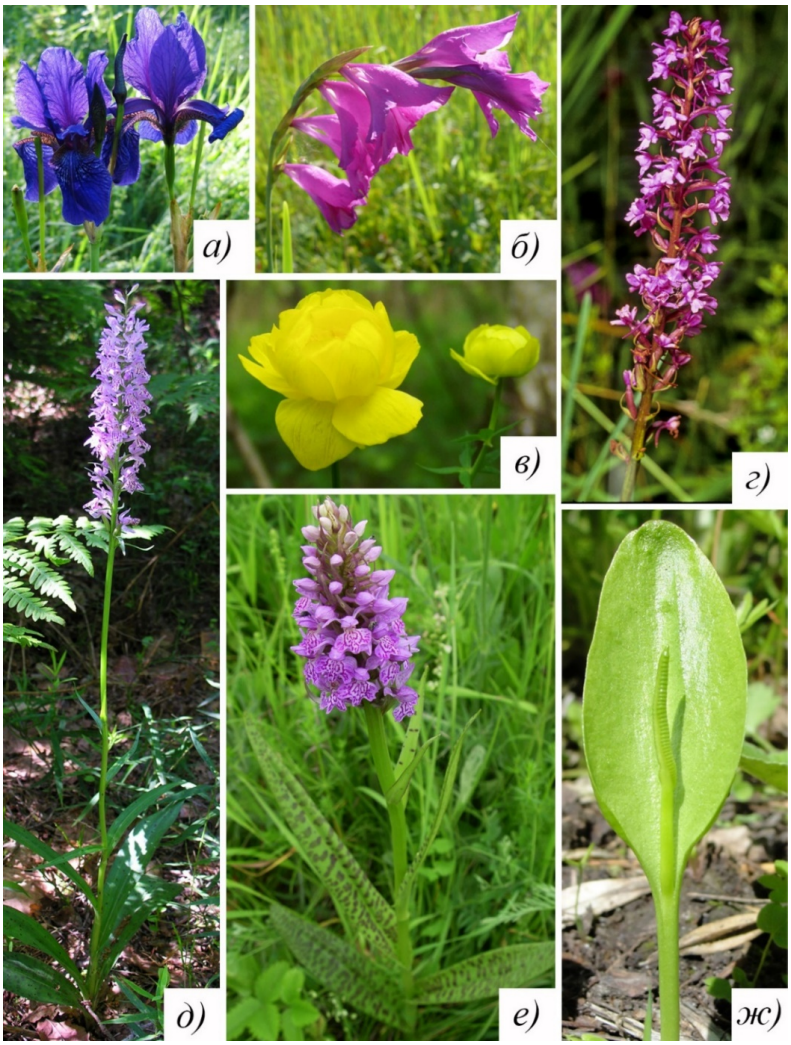

Рис. 4. Редкие виды растений, которые произрастали на влажном внутрилесном лугу в 1998 году: *а – Iris sibirica, б – Gladiolus imbricatus, в – Trollius europaeus, г – Gymnadenia conopsea, д – Dactylorhiza fuchsii, е – D. baltica, ж – Ophioglossum vulgatum.* Авторы фотографий: *а, б, ж* – Мария Горнова; *в, д* – Ольга Екимова; *г* – Николай Шпиленок; *е* – Владимир Коротков

Fig. 4. Rare plant species that grew in a wet in-forest meadow in 1998: *а – Iris sibirica, б – Gladiolus imbricatus, в – Trollius europaeus, г – Gymnadenia conopsea, д – Dactylorhiza fuchsii, е – D. baltica, ж – Ophioglossum vulgatum*. Photo credit: *а, б, ж* – Maria Gornova; *в, д* – Olga Ekimova; *г* – Nikolay Shpilenok; *е* – Vladimir Korotkov

Эти растения, кроме кокушника длиннорогого, характеризовались высоким постоянством (см. приложение). При этом касатик и шпажник, как отмечали выше, были доминантами в травяном покрове. Третья группа – редкие растения заповедника, которые не занесены в Красную книгу, однако нуждаются в постоянном наблюдении. Сюда относилось 12 видов: *Angelica archangelica, Blysmus compressus, Carex flava, C. hartmanii, Coronilla varia, Helictotrichon*

pubescens, *Hypochoeris radicata, Parnassia palustris, Primula veris, Thalictrum aquilegifolium, Trifolium montanum* и *Trollius europaeus.*

Анализ видового состава свидетельствует о том, что флора рассматриваемого луга в 1998 году была смешанной, в ней сочетались растения контрастных эколого-ценотических групп – влажно-луговой, сухолуговой, травяно-болотной, черноольховой, неморальной, бореальной и др. Такое высокое видовое разнообразие определялось следующими обстоятельствами. Для улучшения сенокоса все работы проводили вручную: убирали старую ветошь, срезали наиболее крупные кочки осок (*Carex appropinquata, C. cespitosa* и др.), удаляли кустарники и подрост деревьев. При этом никогда не использовали огонь. Проводимые мероприятия содействовали большой продуктивности трав. Следует отметить, что сенокосные внутрилесные луга привлекали диких животных. Например, кабанов, которые в поисках беспозвоночных, а также клубнелуковиц шпажника, тубероидов орхидных, корневищ касатика и других трав практически полностью перерывали луг. Известно, что порои – одно из необходимых условий для успешного приживания молодого поколения растений и устойчивого существования их ценопопуляций [23, 24, 36–38]. При ручном сенокошении формировались мелкоконтурные сообщества с большой протяженностью опушек – убежищ для видов, страдающих от сенокошения. Следует отметить, что значительному разнообразию луга способствовало его пограничное расположение с разными типами леса (березняк неморальный и черноольшаник крапивный), которые непрерывно поставляли диаспоры растений неморальной, черноольховой, травяно-болотной и других групп. Кроме того, рассматриваемый луг не подвергался интенсивной пастбищной нагрузке, поскольку расположен в лесистой местности, существенно удаленной от населенных пунктов. В результате воздействие человека на верхние слои почвы было слабым, а также отсутствовало целенаправленное истребление декоративных трав. Другие луга, расположенные вблизи населенных пунктов, в течение нескольких столетий активно эксплуатировались как сенокосы и пастбища, выжигались, а некоторые – еще и распахивались. Однако длительные наблюдения показали, что в условиях заповедника максимальное видовое разнообразие луга на лесной поляне без сенокошения может сохраняться не более 15 лет (см. рис. 2; приложение).

Состояние луга в 2007 году

Монодоминантный луг с господством *Filipendula ulmaria*. Спустя 20 лет после прекращения сенокошения луг стал монодоминантным. Он полностью зарос лабазником вязолистным (см. рис. 2, *II*; 5,*а*).

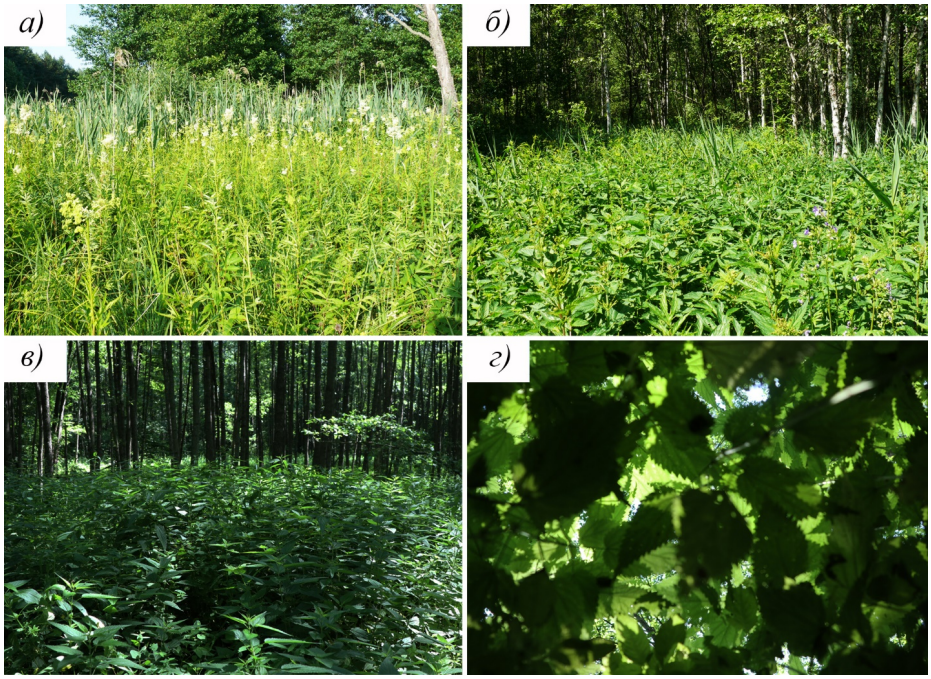

Рис. 5. Влажный внутрилесной луг: *а)* монодоминантный луг с господством *Filipendula ulmaria* в 2007 году; *б)* монодоминантный луг с господством *Urtica dioica* в 2013 году; *в)* монодоминантный луг с господством *Urtica dioica* в 2017 году; *г)* заросли *Urtica dioica* в 2017 году, вид снизу

Fig. 5. Wet in-forest meadow: *а)* monodominant meadow dominated by *Filipendula ulmaria* in 2007; *б)* monodominant meadow dominated by *Urtica dioica* in 2013; *в)* monodominant meadow dominated by *Urtica dioica* in 2017; *г)* thicket of *Urtica dioica* in 2017, bottom view

До 2007 года участие этого вида в сообществе было минимальным. Изучение биологии лабазника показало, что при многократном скашивании резко снижается его продуктивность, уменьшаются высота и вес побегов, затягивается переход особей в генеративное состояние, а в основании плодоносящих побегов закладывается относительно небольшое число почек возобновления – не более трех (рис. 6, *I*). На следующий год только одна почка формирует надземный побег, остальные или отмирают, или становятся спящими [39–41]. Это свидетельствует о том, что сенокошение тормозит вегетативное разрастание лабазника. Не случайно исследования в Неруссо-Деснянском полесье выявили, что на ежегодно прокашиваемых лугах покрытие и встречаемость лабазника отличаются низкими значениями, а на интенсивно эксплуатируемых угодьях с применением техники этот вид и вовсе отсутствует [22–24]. Подобную реакцию лабазника на сенокошение отмечали и другие геоботаники: например, А. Д. Булохов с соавторами – для сообществ Брянской области [42], И. М. Ермакова и Н. С. Сугоркина – для Залидовских лугов Калужской области [43], П. Л. Горчаковский – для ценозов Среднего Урала [44].

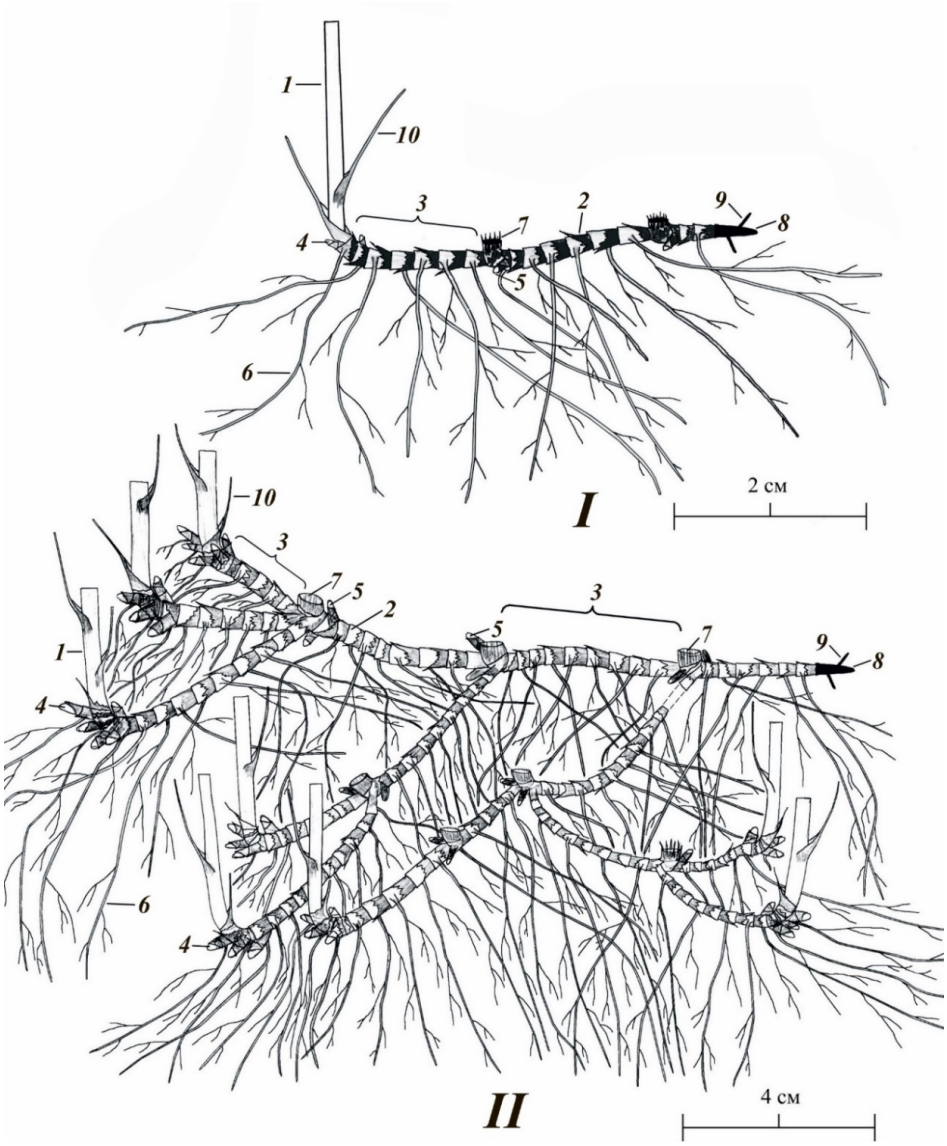

Рис. 6. Подземные части генеративных особей *Filipendula ulmaria* на регулярно косимых (*I*) и некосимых (*II*) лугах [41]: *1* – надземный побег; *2* – гипогеогенное корневище; *3* – годичный прирост корневища; *4* – почка возобновления; *5* – спящая почка; *6* – придаточный корень; *7* – «пенек» (резид); *8* – отмершая часть корневища; *9* – отмерший придаточный корень; *10* – отмерший лист

Fig. 6. Underground parts of generative individuals of *Filipendula ulmaria* in regularly mown meadow (*I*) and unmown meadow (*II*) [41]: *1* – aerial shoot; *2* – hypogeogenic rhizome; *3* – annual growth of the rhizome; *4* – renewal bud; *5* – dormant bud; *6* – adventitious root; *7* – «stump» (rezid); *8* – dead part of the rhizome; *9* – dead adventitious root; *10* – dead leaf

С прекращением косьбы лабазник начинает активно разрастаться. Это обусловлено тем, что его особи беспрепятственно образуют мощные надземные генеративные побеги, которые хорошо облиствены и достигают высоты от 1,5 до 2 м. Сомкнутость лабазника на изучаемой поляне была почти 100 %. Средняя дневная освещенность над зарослями лабазника была еще относительно высокой и составляла 86,0 % от полной, однако под его пологом, на уровне низких трав, интенсивность света резко уменьшилась до 1,4 % (табл. 3).

Таблица 3

Освещенность над ярусом из высокотравья *Filipendula ulmaria* и *Urtica dioica*, а также под их сомкнутым пологом в разные годы (% от полной освещенности). Влажный внутрилесной луг

Table 3

Illumination above the tall herb layer of *Filipendula ulmaria* and *Urtica dioica*, as well as under their closed canopy in different years (% of total illumination). Wet in-forest meadow

Время измерения освещенности	Монодоминантный высокотравный луг с доминированием			
	Filipendula ulmaria		*Urtica dioica*	
	18 июня 2007 года		22 июня 2017 года	
	Над пологом, $M \pm \sigma$	Под пологом, $M \pm \sigma$	Над пологом, $M \pm \sigma$	Под пологом, $M \pm \sigma$
11–00	74 ± 37,2	1,2 ± 0,66	27 ± 32,7	0,8 ± 0,62
12–00	82 ± 33,0	1,0 ± 0,53	10 ± 21,7	0,6 ± 0,60
13–00	97 ± 4,6	1,5 ± 0,42	10 ± 14,2	0,8 ± 0,63
14–00	91 ± 9,5	1,5 ± 0,46	11 ± 22,9	0,9 ± 0,95
15–00	85 ± 19,7	1,4 ± 0,48	11 ± 14,4	0,8 ± 0,50
16–00	84 ± 22,1	1,5 ± 0,70	4 ± 2,0	0,6 ± 0,37
Среднее с 11–00 по 16–00	86 ± 13,4	1,4 ± 0,32	12 ± 6,4	0,7 ± 0,19

П р и м е ч а н и е. Каждый час на трансекте длиной 33 м делали по 12 измерений над высокотравьем и под ним в фиксированных точках через 3 м. *M* – среднее арифметическое, *σ* – стандартное отклонение.

Благодаря хорошему освещению лабазник синтезирует значительное количество пластических веществ для формирования подземных частей: в основании генеративных побегов образуется значительное число почек возобновления – до семи. Из одной части почек (двух-трех) развиваются гипогеогенные корневища с ежегодными приростами до 10 см. Остальные становятся спящими (см. рис. 6, *II*). Они, как правило, просыпаются после нарушений зарослей роющими животными. Эти почки, формируя удлиненные корневища, быстро затягивают бреши в травяном покрове. В результате в подземной части на глубине до 5 см образуется плотная, монолитная дернина из сильно переплетающихся корневищ и придаточных корней. Известно, что такие густые заросли лабазника не привлекают кабанов и других роющих животных [26, 41]. Если в 1998 году поляна была сплошь перерыта кабанами, то в 2007 году покопки были единичны. Почти полное отсутствие рыхлой почвы и свободного пространства среди сомкнутых зарослей лабазника, а также чрезвычайно низкая освещенность под его пологом значительно ограничивают семенное и вегетативное возобновление подавляющего большинства видов растений.

В результате лабазник через 20 лет после прекращения сенокошения сформировал ценотически замкнутые группировки в надземной и подземной сферах. Из-за этого видовая насыщенность луга уменьшилась в 1,9 раза, а видовое богатство – в 1,7 раза (см. табл. 1). В тени лабазника перестали возобновляться растения светолюбивых эколого-ценотических групп. Так, число влажно-луговых видов уменьшилось почти в два раза, травяно-болотных – в три, а сухолуговых – в четыре (см. табл. 2). Из состава сообщества, видимо, навсегда выпало 23 влажно-луговых вида: *Blysmus compressus, Briza media, Carex flava, C. hartmanii, Crepis biennis, Dactylorhiza baltica, Epipactis palustris, Festuca pratensis, Gymnadenia conopsea, Lathyrus pratensis, Parnassia palustris, Phalaroides arundinacea, Phleum pratense, Rhinanthus minor, Succisa pratensis, Trifolium pratense* и др. В группе травяно-болотных растений не обнаружили 11 видов: *Carex appropinquata, C. nigra, C. rostrate, Equisetum fluviatile, Eriophorum latifolium, Galium uliginosum, Lathyrus palustris, Viola palustris* и др. Из сухолуговых трав сообщество покинули 16: *Achillea millefolium, Clinopodium vulgare, Coronilla varia, Galium boreale, Helictotrichon pubescens, Hypochoeris radicata, Leontodon hispidus, Leucanthemum vulgare,*

Primula veris, Prunella vulgaris, Trifolium montanum и др. В этом ценозе исчез светолюбивый опушечный вид – *Valeriana officinalis* (см. приложение).

Некоторое сокращение освещенности на поляне должно было способствовать внедрению растений из теневыносливых эколого-ценотических групп, однако из-за напряженных условий, созданных лабазником, их видовой состав расширился незначительно. Так, среди неморальных трав впервые были отмечены только особи *Paris quadrifolia, Stachys sylvatica* и *Torilis japonica,* а в группе черноольховых – *Chrysosplenium alternifolium, Galium aparine, Impatiens noli-tangere* и *Urtica dioica* (см. приложение). Их семена появились в сообществе эндозоохорным способом, поскольку эти растения входят в состав корма копытных и некоторых хищников (например, медведя), обитающих в заповеднике. Диаспоры подмаренника, торичника и чистеца переносятся также эпизоохорно на шерсти и копытах зверей [24, 45–47]. Неблагоприятные ценотические условия, созданные лабазником, предотвращают активное внедрение на луг деревьев из неморальной группы: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* и *Tilia cordata*. Эти виды – типичные эванемохоры с высокими аэродинамическими качествами диаспор, которые имеют приспособления для перемещения по ветру или в виде крыловидного придатка (клен, ясень), или в качестве паруса (липа). Их плодоносящие особи находятся недалеко от изучаемого луга, в пределах массового рассеивания семян. Для клена, ясеня и липы этот радиус составляет от 30 до 60 м [48].

В 2007 году в составе луга сохранилось только восемь редких видов сосудистых растений. Из них пять включены в Красную книгу Брянской области [34, 35]: *Dactylorhiza fuchsii, Gladiolus imbricatus, Iris sibirica, Listera ovata* и *Ophioglossum vulgatum.* Остальные три – *Angelica archangelica, Thalictrum aquilegifolium* и *Trollius europaeus* – относятся к редким растениям заповедника, которые не занесены в Красную книгу, но при этом нуждаются в изучении и постоянном наблюдении (см. приложение).

Проведенные исследования показали, что в период с 1998 по 2007 год на лугу произошли существенные изменения. Многовидовое полидоминантное сообщество сменилось на монодоминантный ценоз с господством лабазника вязолистного, который относится к высокотравью. Под его пологом безвозвратно исчезли многие светолюбивые растения. Не случайно ординация четко отделила геоботанические описания 2007 года от данных 1998 года (рис. 7). Все это свидетельствует о том, что полидоминантный разнотравный луг и монодоминантные группировки с преобладанием *Filipendula ulmaria* – это два хорошо различимых этапа в сукцессионных преобразованиях рассматриваемого ценоза (см. рис. 2, *I*, *II*).

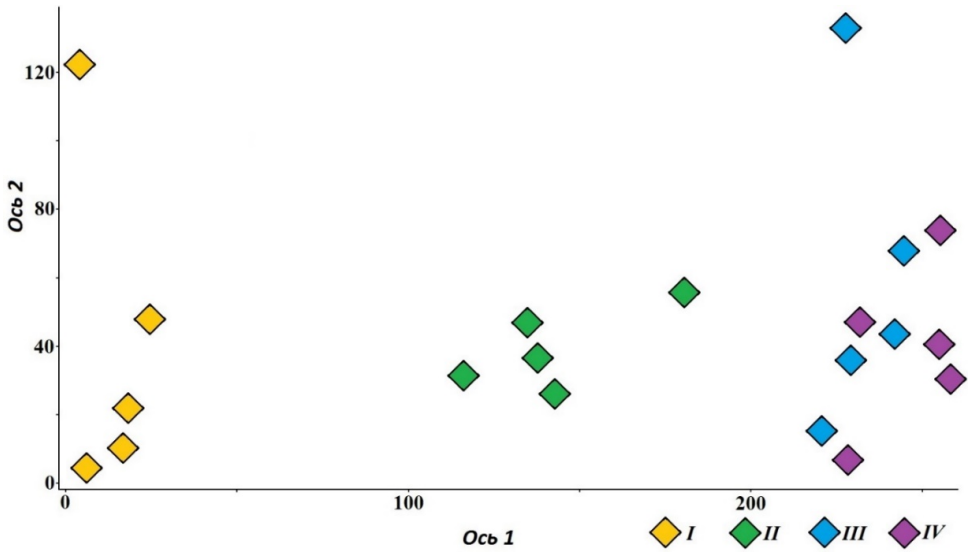

Рис. 7. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний влажного внутрилесного луга (кв. 117, выд. 27), которые были сделаны в разные годы, в осях наибольшего варьирования флористического состава. Годы описаний и названия сообществ: *I* – 1998 год, полидоминантный разнотравный луг; *II* – 2007 год, монодоминантный луг с господством *Filipendula ulmaria*; *III* – 2013 год, монодоминантный луг с преобладанием *Urtica dioica*; *IV* – 2017 год, монодоминантный луг с господством *Urtica dioica*

Fig. 7. Results of DCA-ordination of geobotanical descriptions of a wet in-forest meadow (compartment #117, subcompartment #27), from different years, in the axes of the greatest variation in the floristic composition. Years of description and names of communities: *I* – 1998, polydominant herb meadow; *II* – 2007, monodominant meadow dominated by *Filipendula ulmaria*; *III* – 2013, monodominant meadow dominated by *Urtica dioica*; *IV* – 2017, monodominant meadow dominated by *Urtica dioica*

Состояние луга в 2013 году

Монодоминантный луг с господством *Urtica dioica*. Спустя 26 лет после прекращения сенокошения доминирование на лугу перешло от светолюбивого лабазника вязолистного к теневыносливой крапиве двудомной (см. рис. 2,*III*; 5,*б*). Это связано с уменьшением освещенности на уровне травяного покрова, что определяется двумя обстоятельствами. Во-первых, в центре поляны выросло несколько порослевых многоствольных деревьев ольхи черной (*Alnus glutinosa*), и они притенили часть луга (см. рис. 3). Во-вторых, лес, окружающий поляну, стал выше: если в 1998 году его высота была всего 11 м, то в 2013 году – 20 м. В результате затененность поляны резко возросла: освещенность на уровне травяного покрова составляла всего 15 % от полной. В этих условиях преимущество получила крапива, которая прекрасно переносит затенение и полностью соответствует образу теневого растения. Так, в отличие от лабазника крапива формирует широкие и тонкие листовые пластинки с темнозеленой окраской. Этот цвет свидетельствует о большой концентрации хлорофилла в тканях. Физиологи растений показали, что подобные листья теневого типа, характерные для крапивы, улавливают рассеянный свет с большей площади и эффективнее используют его на нужды фотосинтеза [49].

Следует отметить, что *Urtica dioica* полностью отсутствовала на поляне в 1998 году, когда освещенность на уровне травяного покрова была почти полной. Известно, что крапива редко встречается в сообществах с ежегодным сенокошением и разрастается при его прекращении [43, 50]. Это связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, начало сенокошения в центральной России, как правило, приурочено к Петрову дню (12 июля), когда крапива приступает к активному формированию побегов разрастания – подземных гипогеогенных и надземных эпигеогенных корневищ (рис. 8). Во-вторых, плодоносить *Urtica dioica* начинает в августе. Эти биологические процессы требуют большого количества пластических веществ. Однако срезание надземных побегов существенно снижает фотосинтез крапивы и, как следствие, сводит ее вегетативное разрастание и семенную продуктивность к минимуму. Кроме того, в хорошо освещенных ценозах крапива не выдерживает конкуренции с травами открытых солнечных мест. Это связано с тем, что светолюбивые растения на полном свету, обладая сравнительно толстыми листовыми пластинками, отличаются большей производительностью фотосинтеза, чем теневыносливые виды с тонкими листьями [51].

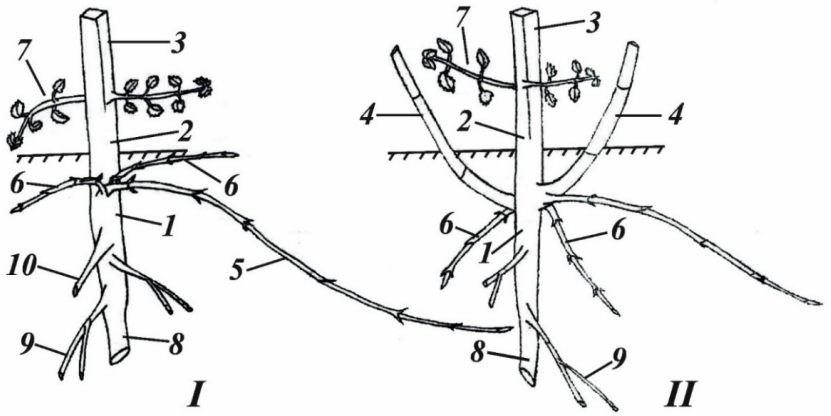

Рис. 8. Базальная часть главного побега крапивы двудомной в фазу 13-й пары листьев [55]: *I* – растение с плагиотропными побегами второго порядка на семядольном узле; *II* – растение с ортотропными побегами второго порядка на семядольном узле; *1* – гипокотиль; *2* – эпикотиль; *3* – второе междоузлие; *4* – ортотропные побеги второго порядка; *5* – подземные плагиотропные побеги второго порядка (гипогеогенные корневища); *6* – подземные плагиотропные побеги третьего порядка (гипогеогенные корневища); *7* – надземные плагиотропные побеги второго порядка, которые могут стать эпигеогенными корневищами, если погрузятся в почву и укоренятся; *8* – главный корень; *9* – боковые корни второго порядка; *10* – придаточные корни на гипокотиле

Fig. 8. Basal part of the main shoot of common nettle in the phase of the 13th pair of leaves [55]: *I* – plant with plagiotropic shoots of the second order on the cotyledon node; *II* – a plant with orthotropic shoots of the second order on the cotyledon node; *1* – hypocotyl; *2* – epicotyl; *3* – second internode; *4* – orthotropic shoots of the second order; *5* – underground plagiotropic shoots of the second order (hypogeogenic rhizomes); *6* – underground plagiotropic shoots of the third order (hypogeogenic rhizomes); *7* – aboveground plagiotropic shoots of the second order, which can become epieogenic rhizomes if immersed in the soil and take root; *8* – the main root; *9* – lateral roots of the second order; *10* – adventitious roots on the hypocotyl

При отсутствии сенокошения крапива способна активно разрастаться на затененных полянах [52]. Этому способствуют относительно высокая теневыносливость и эффективная работа ее фотосинтетического аппарата при ограниченном свете. На исследуемой поляне *Urtica dioica* сформировала мощные генеративные побеги высотой до 2 м, которые несли десять и более пар ассимилирующих листьев. О. В. Смирнова показала, что в основании таких надземных побегов может образоваться до четырех придаточных корней и до шести отбегов, представленных гипогеогенными корневищами длиной 30 см и более [53, 54]. Корневища крапивы часто формируют силлептические побеги, позволяющие растению за короткое время, один-два года, завоевать в ценозе большу́ю площадь (рис. 9).

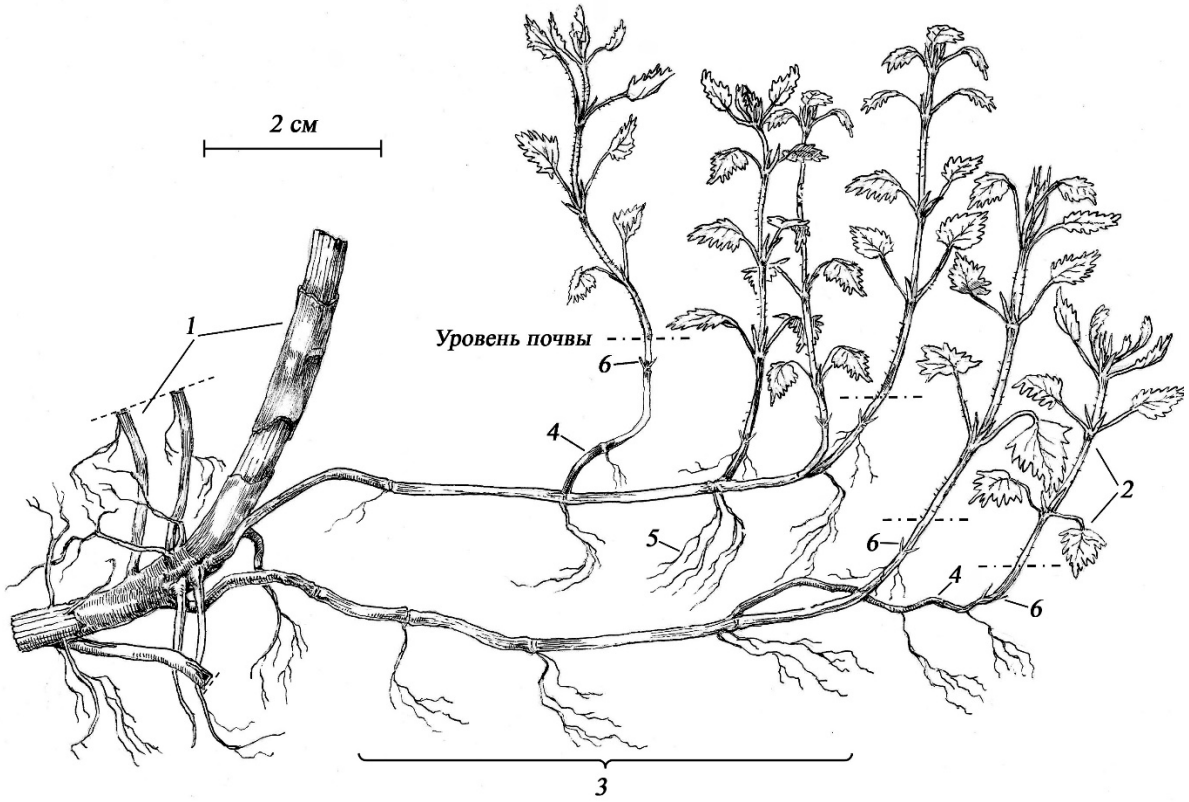

Рис. 9. Морфологическая структура крапивы двудомной (*Urtica dioica*): *1* – базальная часть парциального куста, от него отходят пять гипогеогенных корневищ (сентябрь 2020 года), из которых три корневища обрезаны (показано мелким пунктиром); 2 – парциальный побег (апрель 2021 года); *3* – разветвленное гипогеогенное корневище 2020 года; *4* – боковые силлептические побеги, которые развились из почек без периода покоя во время роста материнского побега (август 2020 года); 5 – придаточные корни; 6 – границы годичных приростов. Апрель 2021 года. Автор рисунка – Глеб Шут

Fig. 9. Morphological structure of common nettle (*Urtica dioica*): *1* – the basal part of a partial shoot, five hypogeogenic rhizomes depart from it (September 2020); 2 – partial shoots (April 2021); *3* – branched hypogeogenic rhizome of 2020; *4* – lateral sylleptic shoots that developed from buds without a dormant period during the growth of the maternal shoot (August 2020); 5 – adventitious roots; 6 – boundaries of annual increments. April 2021. The author of the picture is Gleb Shut

В результате эта трава спустя 26 лет после прекращения сенокошения создала ценотически замкнутые группировки в надземной и подземной сферах, которые заняли всю поляну. В итоге видовая насыщенность луга по сравнению с 1998 годом уменьшилась в 2,6 раза, а видовое богатство – в 2,1 раза (см. табл. 1). В зарослях крапивы сократилось участие растений всех светолюбивых эколого-ценотических групп (см. табл. 2). Часть видов в глубокой тени под крапивой безвозвратно исчезла. Среди влажно-луговых трав мы не отметили *Carex hirta, Galium mollugo, Gladiolus imbricatus, Hypericum maculatum, Iris sibirica, Listera ovata, Polemonium caeruleum, Potentilla erecta, Rumex acetosa, Stellaria graminea, Vicia sepium* и др. В группе сухолуговых видов не найдены *Centaurea jacea, C. phrygia* и *Cerastium fontanum.* Сообщество утратило два светолюбивых опушечных растения – *Angelica archangelica* и *Melampyrum nemorosum* (см. приложение).

На поляне в небольшом количестве появляются виды из теневыносливых эколого-ценотических групп. Так, среди неморальных растений в сообществе впервые были отмечены единичные особи *Aegopodium podagraria, Asarum europaeum* и *Quercus robur,* а среди бореальных – *Dryopteris carthusiana, Maianthemum bifolium* и *Rubus idaeus.* Их диаспоры на поляну занесли птицы и млекопитающие из соседних ценозов эндозоохорным способом. Невесомые споры щитовника распространяются также с потоками воздуха. Однако из-за напряженных ценотических условий, которые создаются крапивой, семенные и споровые инвазии растений ограничены. Их приживание в сообществе крайне неустойчиво: часть появившихся видов мы не обнаружили при обследовании поляны в последующие годы (см. приложение).

В 2013 году в составе луга сохранились только четыре редких вида: *Dactylorhiza fuchsii, Ophioglossum vulgatum, Thalictrum aquilegifolium* и *Trollius europaeus.* Первые два растения включены в Красную книгу Брянской области [34, 35], а вторые два относятся к редким видам заповедника, которые нуждаются в постоянном наблюдении. Судя по баллам встречаемости и покрытия, участие этих трав в сообществе минимально.

В период с 2007 по 2013 год на монодоминантном лугу сменилось господствующее высокотравье. За шесть лет светолюбивый лабазник уступил место теневыносливой крапиве. Под ее затеняющим пологом продолжали исчезать луговые травы. О резких изменениях, произошедших в сообществе, свидетельствует ординация. Она четко отделила геоботанические описания 2013 года от данных 2007 года (см. рис. 7). Приведенные факты указывают на то, что монодоминантный луг с преобладанием *Filipendula ulmaria* и монодоминантный ценоз с господством *Urtica dioca* – это два четко обособленных этапа в сукцессионном развитии изучаемого сообщества (см. рис. 2, *II*, *III*).

Состояние луга в 2017 году

Монодоминантный луг с господством *Urtica dioica*. Спустя 30 лет после прекращения сенокошения абсолютное доминирование на поляне сохранилось за крапивой двудомной как наиболее теневыносливым растением из высокотравья (см. рис. 5,*в*). В 2017 году средняя дневная освещенность над травостоем крапивы стала еще ниже – всего 12,0 % от полной (см. табл. 3). О. В. Смирнова показала, что в подобных условиях среди травянистых растений наибольшая способность к вегетативному разрастанию и размножению характерна для крапивы [53, 54]. Ее гипогеогенные корневища растут и ветвятся в течение всего вегетационного периода, причем из каждой почки корневища может развиться надземный парциальный побег (см. рис. 9). Эти экологические и биологические преимущества позволяют крапиве быть эдификатором травяного покрова в течение длительного времени в отсутствии других конкурентных трав из теневыносливых растений (например, *Aegopodium podagraria* и *Mercurialis perennis*). *Urtica dioica* создает группировки с напряженной ценотической ситуацией (см. рис. 5,*в*,*г*). Так, на изучаемой поляне под ее зарослями средняя освещенность в течение дня составляет всего 0,7 % от полной (см. табл. 3; рис. 5,*г*).

В темных группировках крапивы продолжает деградировать синузия трав. Видовая насыщенность луга по сравнению с 1998 годом уменьшилась в три раза, а видовое богатство – в два с половиной (см. табл. 1). Большая часть светолюбивых трав в глубокой тени безвозвратно исчезла. Среди влажно-луговых растений мы не нашли *Galeopsis bifida, Lychnis flos-cuculi, Ophioglossum vulgatum, Poa pratensis, P. trivialis* и *Ranunculus acris.* В группе травяно-болотных видов геоботанические описания не выявили *Cardamine amara, Carex acuta* и *Galium palustre.* Из опушечных трав сообщество утратило *Dactylorhiza fuchsii* (см. приложение).

К 2017 году обилие и встречаемость на поляне сохранившихся светолюбивых видов значительно уменьшилось. Их сильно угнетенные особи стали немногочисленными и даже единичными. Спустя 30 лет из 51 влажно-лугового растения выжили только 12: *Alchemilla vulgaris, Anthriscus sylvestris, Deschampsia cespitosa, Filipendula ulmaria, Geranium pratense, Geum rivale, Poa palustris, Polygonum bistorta, Ranunculus repens, Thalictrum lucidum, Trollius europaeus* и *Veratrum lobelianum.* Из 23 сухолуговых видов мы обнаружили лишь 3: *Campanula patula, Stachys officinalis* и *Veronica chamaedrys.* Из 15 травяно-болотных растений геоботанические описания выявили только 4: *Carex cespitosa, Lysimachia vulgaris, Phragmites australis* и *Scutellaria galericulata.* Из 8 опушечных видов сохранились всего 5: *Angelica sylvestris, Cirsium oleraceum, Galium aparine, Geranium palustre* и *Rubus idaeus* (см. приложение).

Проведенные наблюдения свидетельствуют о том, что на поляне за три десятилетия постепенно увеличилось число видов растений неморальной группы (см. табл. 2) – если в 1998 году их было только 5, то в 2017 стало 11: *Acer platanoides, Aegopodium podagraria, Alliaria pet-*

iolate, Asarum europaeum, Betula pendula, Campanula latifolia, Festuca gigantea, Fraxinus excelsior, Paris quadrifolia, Polygonatum multiflorum и *Stachys sylvatica.* Это связано с тем, что к поляне примыкают леса неморального состава. Однако присутствие на заброшенном лугу видов широколиственного леса пока эфемерно. Их существование в ценозе полностью зависит от поступления зачатков из окружающих сообществ. При этом внедряющиеся особи под сомкнутым высокотравьем существуют недолго, обычно один-два года, и быстро погибают из-за напряженных ценотических условий. К группе неморальных растений, которые сначала появлялись на поляне, а потом исчезали, относятся, например, *Malus sylvestris, Glechoma hederacea, Quercus robur* и *Torilis japonica.*

Из 20 редких видов, которые произрастали на поляне в 1998 году, в 2017 году сохранились только 2: один – неморально-опушечный *Thalictrum aquilegifolium,* а другой – влажнолуговой *Trollius europaeus* (см. приложение).

Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [19] и применение коэффициента корреляции Спирмена (r_s) выявили, что первая ось ординации в наибольшей степени связана с усилением затенения сообщества (r_s = + 0,85), с увеличением увлажнения его экотопа (r_s = + 0,66), а также с возрастанием богатства почвы азотом (r_s = + 0,96). Это свидетельствует о том, что в ходе автогенной сукцессии повышается мезофитизация луга. Одновременно ординация не выявила значительных отличий между геоботаническими описаниями 2013 и 2017 годов (см. рис. 7). Другими словами, за данное время на монодоминантном лугу не произошло существенных изменений. Это связано с тем, что господствующий вид остался прежним (*Urtica dioica*). Можно утверждать, что ценозы 2013 и 2017 годов принадлежат к одному этапу автогенной сукцессии (см. рис. 2,*III*). Кроме того, ординация показала, что по мере развития луга, на котором доминирует крапива, уменьшается разброс геоботанических описаний по второй оси: если максимальное варьирование флористического состава в 2013 году составляет 105 стандартного отклонения, то в 2017 году – только 70 (см. рис. 7). Это, видимо, свидетельствует о том, что группировки крапивы в начале своего развития (2013 год) представляют собой еще неустоявшиеся сообщества: не все светолюбивые травы из луговой группы вытеснены, а видовой состав случаен, поскольку характеризуется сравнительно большим варьированием. К 2017 году из зарослей крапивы выпали еще 17 трав, и только 3 новых растения появились (*Alliaria petiolate, Campanula latifolia, Polygonatum multiflorum*). В результате геоботанические описания по второй оси ординации расположились компактнее (см. рис. 7), а сами группировки, видимо, стали более замкнутыми, поскольку их видовой состав характеризуется незначительным варьированием.

Заключение

Наличие столь широкого набора редких и охраняемых растений на исследуемом лугу в 1987 году делало его уникальным сообществом. Флористический состав ценоза был близок к потенциальному, поскольку отличался максимальными значениями видового разнообразия, которые характерны для влажных лугов. Луга такого типа можно считать эталонными для травяных ценозов союза ***Calthion*** Tx. 1937 в Восточной Европе. Богатому видовому составу содействовало ручное сенокошение, которое, с одной стороны, сдерживало развитие древесной растительности, а с другой – формировало небольшие луга с изогнутыми и протяженными опушками. Благодаря таким границам в сообществе после сенокошения сохранялось большое число цветущих и плодоносящих растений. Извилистая опушка создавала наилучшие условия для обсеменения поляны. Кроме того, при ручном сенокошении сохраняется часть горизонтальной неоднородности ценоза в виде муравьиных построек, пороев животных, осоковых кочек и других элементов мозаики, которые необходимы для поддержания в сообществе видов растений, отличающихся по жизненным формам, типам стратегии и эколого-ценотической приуроченности. Недаром рассматриваемый луг был одним из самых богатых среди травяных сообществ в западной части центральной России.

Тридцатилетний мониторинг выявил, что с прекращением сенокошения рассматриваемый разнотравный луг деградирует. Это проявляется в смене полидоминантной структуры на монодоминантную, а также в существенном снижении видового разнообразия. Регулярное сенокошение сдерживало развитие конкурентного высокотравья – *Filipendula ulmaria* и *Urtica dioica.* Ежегодное срезание травы не позволяло лабазнику и крапиве закладывать большое число почек возобновления в основании надземных генеративных побегов, а также формировать длинные подземные корневища, предназначенные для захвата территории. Однако с прекращением сенокошения эти растения начинают активно разрастаться и созда-

вать замкнутые группировки с высокой плотностью облиственных побегов в надземной сфере и с густо переплетенными корневищами в почве. В результате показатели видового разнообразия луга в 2017 году уменьшились в три раза по сравнению с 1998 годом.

Описанные изменения луга в условиях заповедного режима представляют собой автогенную сукцессию, которая обусловлена возрастанием плотности популяций двух высокотравных видов – сначала светолюбивого лабазника вязолистного, а затем теневыносливой крапивы двудомной. В сукцессионных преобразованиях фитоценоза можно выделить четыре этапа. Первый – полидоминантное сообщество с максимальным видовым разнообразием сосудистых растений; выявленная длительность этапа составляет 15 лет. Второй этап – монодоминантный ценоз с господством лабазника, который вытесняет большинство светолюбивых растений; этот вид удерживает за собой территорию в течение 8 лет, пока поляна хорошо освещена. Третий этап – монодоминантное сообщество с подавляющим преобладанием крапивы, ее группировки отличаются минимальным видовым разнообразием; длительность этапа составляет, видимо, около двух десятилетий. Экспертно можно выделить четвертый этап. Судя по ценотическому окружению, на месте рассматриваемого луга в течение последующих полутора-двух десятилетий сформируется черноольшаник крапивный с подростом из широколиственных деревьев (*Acer platanoides, Fraxinus excelsior* и др.). Геоботаники такое спонтанное развитие фитоценозов, которое сопровождается уменьшением видового разнообразия, относят к автогенным сукцессиям регрессивного типа [13].

Проведенный мониторинг показывает, что максимальное разнообразие небольшого внутрилесного луга в условиях заповедника без сенокошения может сохраняться только до 15 лет. При организации охраняемых природных территорий целесообразно для поддержания видового разнообразия подобных внутрилесных лугов предусмотреть особый режим природопользования. Для этой задачи в наибольшей степени подходят регулярное ручное сенокошение, а также периодическая очистка от кустарников и подроста деревьев. Известно, что сенокошение в какой-то мере имитирует трофическую деятельность исчезнувших крупных фитофагов (стадных копытных и др.), которые господствовали в лесной зоне в доагрикультурное время [56–58]. В этот период многочисленные животные, сдерживая развитие древесной растительности и унавоживая почву, формировали и поддерживали внутрилесные луга с богатым флористическим составом.

Список литературы

1. Реймерс Н. Ф. Природопользование : словарь-справочник. М. : Мысль, 1990. 637 с.
2. Смирнова О. В., Торопова Н. А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 2. С. 129–144.
3. Краснитский А. М. Проблемы заповедного дела. М. : Лесн. пром-сть, 1983. 191 с.
4. Стародубцева Е. А. Флористические потери на заповедных территориях (Воронежский заповедник, 1935–2015 гг.) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (4). С. 90–111. doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-4
5. Браславская Т. Ю. О некоторых уникальных сообществах заповедника «Брянский лес» // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Ніжин : Наука-Сервіс, 2001. С. 56.
6. Евстигнеев О. И., Браславская Т. Ю. Уникальные луга Неруссо-Деснянского полесья // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы. Пенза : ПГПУ им. В. Г. Белинского, 2001. С. 60–62.
7. Евстигнеев О. И., Воеводин П. В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2013. Т. 118, № 4. С. 64–70.
8. Евстигнеев О. И., Солонина О. В. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2016. Т. 121, № 2. С. 59–65.
9. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 431 с.
10. Погребняк П. С. Общее лесоводство. М. : Колос, 1968. 440 с.
11. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (2). P. 1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
12. Сохранение и восстановление биоразнообразия. М. : Изд-во НУМЦ, 2002. 286 с.
13. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.
14. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.

15. Боровиков В. П. Популярное введение в программу Statistica. М. : Компьютер Пресс, 1998. 256 с.
16. Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.
17. Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной лесных зон Европейской России. 2008. URL: http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg (дата обращения: 03.02.2021).
18. Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. : Ин-т вод. проблем РАН, 1999. 306 с.
19. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
20. Смирнов В. Э. SpeDiv – программа для анализа разнообразия растительности // Принципы и способы сохранения разнообразия. Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2006. С. 142–143.
21. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. И. Фотосинтез и дыхание подроста (методические подходы к изучению баланса органического вещества). М. : Наука, 1970. 184 с.
22. Браславская Т. Ю. Биологическое разнообразие и динамика растительности в пойме малой реки Южного Нечерноземья (на примере р. Нерусса, Брянская область) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 278 с.
23. Горнов А. В. Природные и антропогенные механизмы поддержания биологического разнообразия влажных внутрилесных лугов Неруссо-Деснянского полесья : дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 242 с.
24. Евстигнеев О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2010. 513 с.
25. Куркин К. А. Системные исследования динамики лесов. М. : Наука, 1976. 284 с.
26. Горнов А. В. Зоогенная и фитогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского Полесья // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2011. Т. 116, № 6. С. 64–69.
27. Горнов А. В. Роль роющих животных в поддержании флористического разнообразия лесных сообществ // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. Кн. 2. С. 265–276.
28. Евстигнеев О. И., Горнова М. В. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высокотравных ельников (на примере памятника природы «Болото Рыжуха», Брянская область) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2 (2). P. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2017-2-2
29. Смирнов П. А. Флора Приокско-Террасного заповедника. М. : Гл. упр. охотн. хоз-ва и заповедников при Совете Министров РСФСР, 1958. 248 с.
30. Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики (сравнительный анализ). Л. : Наука, 1967. 335 с.
31. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
32. Саксонов С. В., Сенатор С. А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Тольятти : Касандра, 2012. 512 с.
33. Красная книга Российской Федерации (растения, грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
34. Красная книга Брянской области. Растения, грибы. Брянск : Читай-город, 2004. 272 с.
35. Красная книга Брянской области. Брянск : БГУ им. И. Г. Петровского, 2016. 432 с.
36. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляков К. В. [и др.]. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск : Заповедник «Брянский лес», 1999. 176 с.
37. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Браславская Т. Ю. [и др.]. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1999. Т. 104, № 6. С. 3–8.
38. Горнов А. В. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (*Orchidaceae*) в Неруссо-Деснянском полесье (Брянская область) // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 3. С. 449–460.
39. Гордеева М. М. Влияние минеральных удобрений на растительность сырого луга и болот : дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 23 с.
40. Рожанская О. А. Влияние удобрений и многократного скашивания на содержание хлорофилла в листьях *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1982. Т. 87, № 5. С. 72–77.
41. Горнов А. В. Влияние сенокошения на состояние ценопопуляций *Filipendula ulmaria* (*Rosaceae*) – доминанта влажных лугов Брянской области // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 10. С. 1077–1091. doi: 10.1134/S0006813615100063
42. Булохов А. Д., Панасенко Н. Н., Семенищенков Ю. А. [и др.]. Разнообразие и динамика высокотравных лабазниковых лугов под воздействием ксерофитизации поймы в бассейне реки Десны // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2020. № 1 (17). С. 25–40.
43. Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. М. : МПГУ, 2016. Ч. 3. 240 с.
44. Горчаковский П. Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1999. 156 с.
45. Schulze K. A., Buchwald R., Heinken T. Epizoochory via the hooves – the European bison (*Bison bonasus* L.) as a dispersal agent of seeds in an open-forest-mosaic // Tuexenia. 2014. Vol. 34. P. 131–143. doi: 10.14471/2014.34.016

46. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A. [et al.]. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2 (1). P. 1–16. doi: 10.21685/2500-0578-2017-1-2
47. Евстигнеев О. И., Воеводин П. В., Коротков В. Н. [и др.]. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 4. С. 392–400.
48. Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Коротков В. Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. 2017. № 1. С. 45–52.
49. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М. : Наука, 1978. 212 с.
50. Филатова Т. Д. К общей характеристике режима охраны луговых степей в Центрально-Черноземном заповеднике // Режимы степных особо охраняемых природных территорий. Курск : Центрально-Черноземный заповедник, 2012. С. 251–254.
51. Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х. Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью // Экология. 1974. № 2. С. 5–12.
52. Полякова Г. А., Меланхолин П. Н. Динамика некоторых редких видов растений на избыточно увлажненных почвах Московского региона // Лесохозяйственная информация. 2020. № 1. С. 15–30. doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.02
53. Смирнова О. В. Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов (на примере равнинных широколиственных лесов Европейской части СССР и липняков Сибири) : дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983. 685 с.
54. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. : Наука, 1987. 208 с.
55. Коровкин О. А., Бочарова О. А. Морфогенез вегетативных органов *Urtica dioica* L. при выращивании из семян // Изв. Тимирязевской с.-х. акад. 1992. № 6. С. 81–92.
56. Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. Киев : Ин-т зоол. АН УССР, 1989. 60 с.
57. Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: региональные аспекты. Киев : Ин-т зоол. АН УССР, 1989. 60 с.
58. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

References

1. Reymers N.F. *Prirodopol'zovanie: slovar'-spravochnik* = Natural management: guide book of terms. Moscow: Mysl', 1990:637. (In Russ.)
2. Smirnova O.V., Toropova N.A. Succession and climax as ecosystem processes. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Achievements of modern biology. 2008;128(2):129–144. (In Russ.)
3. Krasnitskiy A.M. *Problemy zapovednogo dela* = Problems of nature reserve management. Moscow: Lesn. prom-st', 1983:191. (In Russ.)
4. Starodubtseva E.A. Floristic losses in conservation areas (Voronezh Reserve, 1935–2015). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(4):90–111. (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-4
5. Braslavskaya T.Yu. On some unique communities of the Bryansky Les Nature Reserve. *Aktual'ni problemi botaniki ta ekologiї* = Current issues of botany and ecology . Nizhin: Nauka-Servis, 2001:56.
6. Evstigneev O.I., Braslavskaya T.Yu. Unique meadows of the Nerussa-Desna woodland. *Problemy izucheniya i okhrany bioraznoobraziya i prirodnykh landshaftov Evropy* = Problems of studying and protecting biodiversity and natural landscapes of Europe. Penza: PGPU im. V. G. Belinskogo, 2001:60–62. (In Russ.)
7. Evstigneev O.I., Voevodin P.V. Formation of forest vegetation in meadows (by the example of the Nerussa-Desna woodland). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* = Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 2013;118(4):64–70. (In Russ.)
8. Evstigneev O.I., Solonina O.V. European bison and maintenance of biodiversity of meadows (on the example of the Bryansky Les Nature Reserve). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* = Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 2016;121(2):59–65. (In Russ.)
9. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* = Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:431. (In Russ.)
10. Pogrebnyak P.S. *Obshchee lesovodstvo* = General forest studies. Moscow: Kolos, 1968:440. (In Russ.)
11. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(2):1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
12. *Sokhranenie i vosstanovlenie bioraznoobraziya* = Conservation and restoration of biodiversity. Moscow: Izd-vo NUMTs, 2002:286. (In Russ.)
13. Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* = Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology. Moscow: Nauka, 1989:223. (In Russ.)
14. Maevskiy P.F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* = Flora of the middle zone of the European part of Russia. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2014:635. (In Russ.)
15. Borovikov V.P. *Populyarnoe vvedenie v programmu Statistica* = A popular introduction to *Statistica* programme. Moscow: Komp'yuter Press, 1998:256. (In Russ.)

16. Nitsenko A.A. On studying the ecological structure of the vegetation cover. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal . 1969;54(7):1002–1014. (In Russ.)
17. Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovskiy M.V. *Rasshirennaya sistema ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov sosudistykh rasteniy dlya boreal'noy, gemiboreal'noy i umerennoy lesnykh zon Evropeyskoy Rossii* = Extended system of ecological-cenotic groups of vascular plant species for boreal, hemiboreal and temperate forest zones of European Russia . 2008. (In Russ.). Available at: http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg (accessed 03.02.2021).
18. Dzhongman R.G.G., Ter Braak S.Dzh.F., Van Tongeren O.F.R. *Analiz dannykh v ekologii soobshchestv i landshaftov* = Data analysis in the ecology of communities and landscapes. Moscow: In-t vod. problem RAN, 1999:306. (In Russ.)
19. Tsyganov D.N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov* = Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests. Moscow: Nauka, 1983:198. (In Russ.)
20. Smirnov V.E. SpeDiv, a programme for analyzing the diversity of vegetation. *Printsipy i sposoby sokhraneniya raznoobraziya* = Principles and methods of preserving diversity. Yoshkar-Ola: Mar. gos. un-t, 2006:142–143. (In Russ.)
21. Malkina I.S., Tsel'niker Yu.L., Yakshina A.I. *Fotosintez i dykhanie podrosta (metodicheskie podkhody k izucheniyu balansa organicheskogo veshchestva)* = Photosynthesis and undergrowth respiration (methodological approaches to studying the balance of organic matter). Moscow: Nauka, 1970:184. (In Russ.)
22. Braslavskaya T.Yu. *Biologicheskoe raznoobrazie i dinamika rastitel'nosti v poyme maloy reki Yuzhnogo Nechernozem'ya (na primere r. Nerussa, Bryanskaya oblast'): dis. kand. biol. nauk.* = Biological diversity and dynamics of vegetation in the floodplain of the small river of the Southern Non-Black Earth Region (by the example of the Nerussa River, the Bryansk region): thesis of cand. of boil. sciences. Moscow, 2001:278. (In Russ.)
23. Gornov A.V. *Prirodnye i antropogennye mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya vlazhnykh vnutrilesnykh lugov Nerusso-Desnyanskogo poles'ya: dis. kand. biol. nauk* = Natural and anthropogenic mechanisms for maintaining the biological diversity of wet in-forest meadows in the Nerusssa-Desna woodland: thesis of cand. of boil. sciences. Moscow, 2010:242. (In Russ.)
24. Evstigneev O.I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: dis. d-ra biol. nauk* = Mechanisms for maintaining biological diversity of forest biogeocenoses: thesis of doctor of boil. sciences. Nizhny Novgorod, 2010:513. (In Russ.)
25. Kurkin K.A. *Sistemnye issledovaniya dinamiki lesov* = System studies of forest dynamics. Moscow: Nauka, 1976:284. (In Russ.)
26. Gornov A.V. Zoogenic and phytogenic mosaicism and floristic diversity of wet meadows in the Nerussa-Desna woodland. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* = Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 2011;116(6):64–69. (In Russ.)
27. Gornov A.V. The role of burrowing animals in maintaining the floristic diversity of forest communities. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* = Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2013;2:265–276. (In Russ.)
28. Evstigneev O.I., Gornova M.V. Microsites and maintenance of the floristic diversity of tall-herb spruce forests (by the example of the nature monument "Ryzhukha Swamp", the Bryansk region) *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017;2(2):1–21 (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2017-2-2
29. Smirnov P.A. *Flora Prioksko-Terrasnogo zapovednika* = Flora of the Prioksko-Terrasny Reserve. Moscow: Gl. upr. okhotn. khoz-va i zapovednikov pri Sovete Ministrov RSFSR, 1958:248. (In Russ.)
30. Matveeva E.P. *Luga Sovetskoy Pribaltiki (sravnitel'nyy analiz)* = Meadows of the Soviet Baltic (comparative analysis). Leningrad: Nauka, 1967:335. (In Russ.)
31. Zhukova L.A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* = Population life of meadow plants. Yoshkar-Ola: RIIK «Lanar», 1995:224. (In Russ.)
32. Saksonov S.V., Senator S.A. *Putevoditel' po Samarskoy flore (1851–2011)* = A guide to the Samara flora (1851–2011). Tolyatti: Kasandra, 2012:512. (In Russ.)
33. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya, griby)* = Red Data Book of the Russian Federation (plants, mushrooms). Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2008:855. (In Russ.)
34. *Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti. Rasteniya, griby* = Red Data Book of the Bryansk Region. Plants, mushrooms. Bryansk: Chitay-gorod, 2004:272. (In Russ.)
35. *Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti* = Red Data Book of the Bryansk Region. Bryansk: BGU im. I. G. Petrovskogo, 2016:432. (In Russ.)
36. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Belyakov K.V. [et al.]. *Biogeotsenoticheskiy pokrov Nerusso-Desnyanskogo Poles'ya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* = Biogeocenotic cover of the Nerussa-Desna Woodland: mechanisms for maintaining biological diversity. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999:176. (In Russ.)
37. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Braslavskaya T.Yu. [et al.]. Wild boar and cyclic micro-successions in the grass cover of deciduous forests (by the example of the Nerussa-Desna woodland). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* = Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1999;104(6):3–8. (In Russ.)

38. Gornov A.V. The state of the coenopopulation Dactylornica longifolia (Orhidakeae) in the Nerussa-Desna woodland (Bryansk region). *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 2008;93(3):449–460. (In Russ.)
39. Gordeeva M.M. *Vliyanie mineral'nykh udobreniy na rastitel'nost' syrogo luga i bolot: dis. kand. biol. nauk* = The effect of mineral fertilizers on the vegetation of wet meadows and bogs: thesis of cand. of boil. sciences. Moscow, 1981:23. (In Russ.)
40. Rozhanskaya O.A. The influence of fertilizers and repeated mowing on the chlorophyll content in the leaves of Filipendul ultar (L.) Maxim. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* = Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1982;87(5):72–77. (In Russ.)
41. Gornov A.V. The influence of hay-making on the state of the cenopopulation of Filipendula ultarya (Rosaceae), the dominant of wet meadows in the Bryansk region. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 2015;100(10):1077–1091. (In Russ.). doi: 10.1134/S0006813615100063
42. Bulokhov A.D., Panasenko N.N., Semenishchenkov Yu.A. [et al.]. Diversity and dynamics of tall-grass meadowsweet meadows under the influence of xerophytization of the floodplain in the Desna river basin. *Uch. zap. Bryanskogo gos. un-ta* = Proceedings of the Bryansk State University. 2020;1(17):25–40. (In Russ.)
43. Ermakova I.M., Sugorkina N.S. *Monitoring rastitel'nosti Zalidovskikh lugov Kaluzhskoy oblasti* = Monitoring of vegetation of the Zalidovsky meadows of the Kaluga region. Moscow: MPGU, 2016;3:240. (In Russ.)
44. Gorchakovskiy P.L. *Antropogennaya transformatsiya i vosstanovlenie produktivnosti lugovykh fitotsenozov* = Anthropogenic transformation and restoration of productivity of meadow phytocenoses. Ekaterinburg: Izd-vo «Ekaterinburg», 1999:156. (In Russ.)
45. Schulze K.A., Buchwald R., Heinken T. Epizoochory via the hooves – the European bison (Bison bonasus L.) as a dispersal agent of seeds in an open-forest-mosaic. *Tuexeni*a. 2014;34:131–143. doi: 10.14471/2014.34.016
46. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Murashev I.A. [et al.]. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017;2(1):1–16. doi: 10.21685/2500-0578-2017-1-2
47. Evstigneev O.I., Voevodin P.V., Korotkov V.N. [et al.]. Zoochoria and the range of seed distribution in the coniferous-deciduous forests of Eastern Europe. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Achievements of modern biology. 2013;133(4):392–400. (In Russ.)
48. Evstigneev O.I., Murashev I.A., Korotkov V.N. Anemochoria and dispersion distance of tree seeds in Eastern European forests. *Lesovedenie* = Forest studies. 2017;1:45–52. (In Russ.)
49. Tsel'niker Yu.L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rasteniy* = Physiological bases of shade tolerance of woody plants. Moscow: Nauka, 1978:212. (In Russ.)
50. Filatova T.D. To the general characteristics of the protection regime of meadow steppes in the Central Chernozem Reserve. *Rezhimy stepnykh osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy* = Regimes of steppe conservation areas. Kursk: Tsentral'no-Chernozemnyy zapovednik, 2012:251–254. (In Russ.)
51. Kallis A., Syber A., Tooming Kh. Relationship of photosynthesis and CO2 conductivity with specific density of leaves and selection of varieties with maximum productivity. *Ekologiya* = Ecology . 1974;2:5–12. (In Russ.)
52. Polyakova G.A., Melankholin P.N. Dynamics of some rare plant species on excessively moist soils of the Moscow region. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya*. = Forestry information. 2020;1:15–30. (In Russ.). doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.02
53. Smirnova O.V. *Povedenie vidov i funktsional'naya organizatsiya travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov (na primere ravninnykh shirokolistvennykh lesov Evropeyskoy chasti SSSR i lipnyakov Sibiri): dis. d-ra biol. nauk* = The behaviour of species and the functional organization of the grass cover of deciduous forests (by the example of lowland deciduous forests of the European part of the USSR and Siberian linden forests) thesis of doctor of biol. sciences. Leningrad, 1983:685. (In Russ.)
54. Smirnova O.V. *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov* = The structure of the grass cover of deciduous forests. Moscow: Nauka, 1987:208. (In Russ.)
55. Korovkin O.A., Bocharova O.A. Morphogenesis of vegetative organs of Urtica dioica L. when grown from seeds. *Izv. Timiryazevskoy s.-kh. akad*. = Proceedings of Timiryazev Agricultural Academy. 1992;6:81–92. (In Russ.)
56. Puchkov P.V. *Nekompensirovannye vymiraniya v pleystotsene: predpolagaemyy mekhanizm krizisa* = Uncompensated pleistocene extinctions: a proposed crisis mechanism. Kiev: In-t zool. AN USSR, 1989:60.
57. Puchkov P.V. *Nekompensirovannye vymiraniya v pleystotsene: regional'nye aspekty* = Uncompensated pleistocene extinctions: regional aspects . Kiev: In-t zool. AN USSR, 1989:60.
58. Smirnova O. V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* = East European forests: history in the Holocene and modern times. Moscow: Nauka, 2004;1:479. (In Russ.)

Приложение

Геоботанические описания лесного луга в разные годы. Заповедник: кв. 117, выд. 27. Борт ручья Драготинец. Моренно-зандровая местность. Римские цифры – баллы встречаемости. Арабские цифры и «+» – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Вл-Лу – влажно-луговая, Су-Лу – сухолуговая, Тр-Бл – травяно-болотная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная, Не-Ле – неморальная лесная, Не-Оп – неморальная опушечная, Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая).

Appendix

Geobotanical descriptions of in-forest meadow in different years of monitoring. Bryanskiy Les Nature Reserve: compartment #117, subcompartment #27. Board of the Dragotinets brook. Moraine-outwash area. Roman numerals are frequency index. Arabic numerals and «+» – coverage-abundance index according to J. Braun-Blanquet scale. ЭЦГ – ecological-coenotic groups: Вл-Лу – wet meadow, Су-Лу – dry meadow, Тр-Бл – water-marsh, Че-Ле – black alder forest, Че-Оп – black alder forest edge, Не-Ле – nemoral forest, Не-Оп – nemoral forest edge, Бо-Ле – boreal forest, Бо-Оп – boreal forest edge.

Названия растений	Год описания				ЭЦГ
	1998	2007	2013	2017	
А. Ярус древостоя					
Сомкнутость крон	0	0–0,20	0–0,30	0–0,30	
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	–	II (+–2)	IV (+–2)	IV (1–2)	Че-Ле
Betula pendula Roth	–	I (+)	II (+–1)	II (+–1)	Не-Ле
В. Ярус кустарников и подроста деревьев					
Сомкнутость крон	0–0,10	0–0,20	0–0,10	0–0,10	
Acer platanoides L.	I (+)	I (+)	–	–	Не-Ле
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	III (+)	–	I (+)	I (+)	Че-Ле
Betula pendula Roth	I (1)	I (1)	I (+)	I (+)	Не-Ле
Betula pubescens Ehrh.	III (+)	I (+)	–	–	Че-Ле
Malus sylvestris Mill.	–	–	I (+)	–	Не-Ле
Salix cinerea L.	II (+)	III (+–2)	III (+–1)	I (+)	Че-Ле
Salix pentandra L.	I (+)	II (+)	–	–	Че-Ле
С. Ярус кустарничков и трав					
Проективное покрытие, %	95–100	100	100	100	
Acer platanoides L.	I (1)	–	–	II (+)	Не-Ле
Achillea millefolium L.	V (1–2)	–	–	–	Су-Лу
Aegopodium podagraria L.	–	–	II (+)	II (+)	Не-Ле
Alchemilla vulgaris L. s. ampliss.	V (+–4)	V (+)	I (1)	III (+)	Вл-Лу
Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande	–	–	–	II (+)	Не-Ле
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	V (+)	–	–	–	Че-Ле
Angelica archangelica L.[3]	III (+–1)	I (+)	–	–	Че-Оп
Angelica sylvestris L.	IV (+)	V (+–1)	V (+–1)	V (+–1)	Че-Оп
Anthoxanthum odoratum L.	V (+–2)	–	–	–	Су-Лу
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	I (+)	V (+–2)	V (+)	III (+)	Вл-Лу
Asarum europaeum L.	–	–	I (+)	I (+)	Не-Ле
Betula pendula Roth	I (1)	–	–	–	Не-Ле
Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link[3]	III (+)	–	–	–	Вл-Лу
Briza media L.	V (+–1)	–	–	–	Вл-Лу
Campanula latifolia L.	–	–	–	I (+)	Не-Ле
Campanula patula L.	I (+)	I (+)	–	I (+)	Су-Лу
Cardamine amara L.	–	–	III (+)	–	Тр-Бл
Carex acuta L.	–	III (+–1)	I (+)	–	Тр-Бл
Carex acutiformis Ehrh.	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Carex appropinquata Schum.	II (+–1)	–	–	–	Тр-Бл
Carex cespitosa L.	I (+)	I (+)	II (+)	I (+)	Тр-Бл
Carex contigua Hoppe	III (+)	–	–	–	Вл-Лу
Carex flava L.[3]	II (+)	–	–	–	Вл-Лу
Carex hartmanii Cajand.[3]	IV (+–1)	–	–	–	Вл-Лу

Названия растений	Год описания				ЭЦГ
Carex hirta L.	–	I (+)	–	–	Вл-Лу
Carex nigra (L.) Reichard	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Carex pallescens L.	II (+)	–	–	–	Су-Лу
Carex panicea L.	I (+)	–	–	–	Вл-Лу
Carex rostrata Stokes	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Carex vaginata Tausch	II (+–1)	–	–	–	Бо-Ле
Centaurea jacea L.	V (+–2)	I (+)	–	–	Су-Лу
Centaurea phrygia L.	IV (+–1)	IV (+)	–	–	Су-Лу
Cerastium fontanum Baumg.	III (+)	I (+)	–	–	Су-Лу
Chrysosplenium alternifolium L.	–	II (+)	V (+–1)	V (+–1)	Че-Ле
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	V (+–1)	V (+–2)	V (+–1)	V (+–1)	Че-Оп
Clinopodium vulgare L.	III (+)	–	–	–	Су-Лу
Coronilla varia L.[3]	I (+)	–	–	–	Су-Лу
Crepis biennis L.	IV (+)	–	–	–	Вл-Лу
Crepis paludosa (L.) Moench	V (+–2)	V (+–3)	IV (+)	V (+)	Че-Ле
Dactylorhiza baltica (Klinge) Orlova[1]	I (+)	–	–	–	Вл-Лу
Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soo[2]	III (+)	I (+)	I (+)	–	Че-Оп
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	III (+)	–	II (+)	I (+)	Вл-Лу
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	–	–	I (+)	–	Бо-Ле
Epilobium palustre L.	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Epipactis palustris (L.) Crantz[2]	V (+)	–	–	–	Вл-Лу
Equisetum fluviatile L.	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Equisetum sylvaticum L.	V (+–1)	IV (+)	II (+)	III (+)	Бо-Ле
Eriophorum latifolium Hoppe	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Festuca pratensis Huds.	V (+–3)	–	–	–	Вл-Лу
Festuca gigantea (L.) Vill.	I (+)	–	I (+)	I (+)	Не-Ле
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	V (1–3)	V (4–5)	V (2–3)	V (1–2)	Вл-Лу
Fraxinus excelsior L.	I (+)	II (+)	V (+)	I (+)	Не-Ле
Galeopsis bifida Boenn.	–	I (+)	I (+)	–	Вл-Лу
Galium aparine L.	–	II (+)	I (+)	V (+)	Че-Оп
Galium boreale L.	I (+)	–	–	–	Су-Лу
Galium mollugo L.	V (1–4)	III (+)	–	–	Вл-Лу
Galium palustre L.	II (+)	I (+)	I (+)	–	Тр-Бл
Galium uliginosum L.	IV (+–1)	–	–	–	Тр-Бл
Geranium palustre L.	III (2)	–	–	II (+)	Че-Оп
Geranium pratense L.	III (+–2)	IV (+–2)	III (+)	I (+)	Вл-Лу
Geum rivale L.	V (2–3)	V (+–3)	V (2–3)	V (3)	Вл-Лу
Gladiolus imbricatus L.[2]	V (2–3)	IV (+–1)	–	–	Вл-Лу
Glechoma hederacea L.	I (+)	–	–	–	Не-Ле
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.[2]	II (+)	–	–	–	Вл-Лу
Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilger[3]	IV (1–3)	–	–	–	Су-Лу
Hypericum maculatum Crantz	V (+–2)	I (+)	–	–	Вл-Лу
Hypericum perforatum L.	II (+)	–	III (+)	–	Су-Лу
Hypochoeris radicata L.[3]	V (+–1)	–	–	–	Су-Лу
Impatiens noli-tangere L.	–	II (+)	IV (+)	V (+–1)	Че-Ле
Iris sibirica L.[2]	V (1–4)	IV (+)	–	–	Вл-Лу
Juncus articulatus L.	I (+)	–	–	–	Вл-Лу
Lathyrus palustris L.	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Lathyrus pratensis L.	I (+)	–	–	–	Вл-Лу
Leontodon hispidus L.	I (+)	–	–	–	Су-Лу
Leucanthemum vulgare Lam.	V (+–1)	–	–	–	Су-Лу
Listera ovata (L.) R. Br.[2]	IV (+–2)	III (+)	–	–	Вл-Лу
Luzula multiflora (Ehrh. Ex Retz.) Lej.	II (+)	–	–	–	Вл-Лу
Luzula pallescens Swartz	II (+)	–	–	–	Вл-Лу
Lychnis flos-cuculi L.	I (+)	I (+)	I (+)	–	Вл-Лу
Lysimachia vulgaris L.	II (+)	II (+–2)	III (+–1)	II (+)	Тр-Бл
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	–	–	I (+)	–	Бо-Ле
Melampyrum nemorosum L.	V (+–2)	IV (+)	–	–	Не-Оп
Molinia caerulea (L.) Moench	III (+–2)	II (+)	I (+)	–	Бо-Ле

Названия растений	Год описания				ЭЦГ
Myosoton aquaticum (L.) Moench	–	–	V (+–2)	IV (1)	Че-Ле
Ophioglossum vulgatum L.[2]	V (+–2)	IV (+)	II (+)	–	Вл-Лу
Parnassia palustris L.[3]	V (+–1)	–	–	–	Вл-Лу
Paris quadrifolia L.	–	II (+)	III (+)	I (+)	Не-Ле
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch.	I (+)	–	–	–	Вл-Лу
Phleum pratense L.	V (+–3)	–	–	–	Вл-Лу
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	V (+–2)	II (+–1)	IV (+–2)	V (1–2)	Тр-Бл
Plantago lanceolata L.	III (+)	–	–	–	Су-Лу
Poa palustris L.	IV (+)	IV (+–2)	V (+–1)	IV (+)	Вл-Лу
Poa pratensis L.	IV (+–2)	IV (+)	I (+)	–	Вл-Лу
Poa trivialis L.	V (+–2)	IV (+)	I (+)	–	Вл-Лу
Polemonium caeruleum L.	III (+–1)	V (+–1)	–	–	Вл-Лу
Polygonatum multiflorum (L.) All.	–	–	–	I (+)	Не-Ле
Polygonum bistorta L.	V (2–3)	V (+–2)	I (+)	I (+)	Вл-Лу
Potentilla erecta (L.) Raeusch.	V (1–3)	I (+)	–	–	Вл-Лу
Primula veris L.[3]	V (+–2)	–	–	–	Су-Лу
Prunella vulgaris L.	V (+)	–	–	–	Су-Лу
Quercus robur L.	–	–	I (+)	–	Не-Ле
Ranunculus acris L.	V (+–2)	IV (+)	II (+)	–	Вл-Лу
Ranunculus repens L.	II (+)	V (+–2)	II (+)	IV (+–1)	Вл-Лу
Rhinanthus minor L.	II (+)	–	–	–	Вл-Лу
Rubus idaeus L.	–	–	I (+)	I (+)	Бо-Оп
Rumex acetosa L.	III (+)	I (+)	–	–	Вл-Лу
Rumex thyrsiflorus Fingerh.	I (2)	–	–	–	Су-Лу
Salix cinerea L.	V (+–1)	III (+)	–	–	Че-Ле
Salix myrsinifolia Salisb.	IV (+–2)	–	–	–	Тр-Бл
Salix pentandra L.	I (1)	I (+)	–	–	Че-Ле
Salix starkeana Willd.	I (+)	–	–	–	Вл-Лу
Scirpus sylvaticus L.	V (+–2)	V (+–2)	I (+)	–	Че-Ле
Scutellaria galericulata L.	–	I (+)	I (+)	I (+)	Тр-Бл
Stachys officinalis (L.) Trevis.	V (3–5)	V (+–2)	I (+)	I (+)	Су-Лу
Stachys sylvatica L.	–	II (+)	I (+)	IV (+–3)	Не-Ле
Stellaria graminea L.	V (+–2)	I (+)	–	–	Вл-Лу
Succisa pratensis Moench	V (+–3)	–	–	–	Вл-Лу
Taraxacum officinale Wigg.	I (+)	–	–	–	Су-Лу
Thalictrum aquilegifolium L.[3]	V (+)	IV (+)	II (+)	II (+)	Не-Оп
Thalictrum lucidum L.	V (+–2)	V (+–2)	V (+)	III (+)	Вл-Лу
Torilis japonica (Houtt.) DC.	–	I (+)	–	–	Не-Ле
Trifolium montanum L.[3]	I (+)	–	–	–	Су-Лу
Trifolium pratense L.	IV (+)	–	–	–	Вл-Лу
Trifolium repens L.	III (+)	–	–	–	Вл-Лу
Trollius europaeus L.[3]	V (+–2)	V (+–2)	V (+–1)	III (+)	Вл-Лу
Urtica dioica L.	–	V (+–4)	V (5)	V (5)	Че-Ле
Valeriana officinalis L.	II (+)	–	–	–	Че-Оп
Veratrum lobelianum Bernh.	IV (+–1)	–	–	I (+)	Вл-Лу
Veronica chamaedrys L.	V (+–2)	V (+)	II (+)	I (+)	Су-Лу
Vicia cracca L.	V (+)	I (+)	–	–	Вл-Лу
Vicia sepium L.	II (+)	III (+)	–	–	Вл-Лу
Viola palustris L.	I (+)	–	–	–	Тр-Бл
Число видов сосудистых растений (видовое богатство)	112	64	54	44	

П р и м е ч а н и е. [1] – редкий вид, который занесен в Красную книгу РФ [33]; [2] – редкий вид, который занесен в Красную книгу Брянской области [34, 35]; [3] – редкий вид, который нуждается в постоянном наблюдении.