

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГОВ НА ЗАЛЕЖИ В ЗОНЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. В. Горнов¹, Е. В. Ручинская², О. И. Евстигнеев³, Е. А. Гаврилюк⁴

^{1, 2, 3, 4} Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

^{1, 3} Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», ст. Нерусса, Брянская обл., Россия

¹ aleksey-gornov@yandex.ru, ² ruchinskaya@cepl.rssi.ru

Аннотация. В лесном поясе существуют уникальные травяные экосистемы – остепненные луга. Они, как правило, отличаются богатым флористическим составом и вносят значительный вклад в биологическое разнообразие территорий. Уцелевшие сообщества – источник разнообразия степных растений среди возделываемых угодий. Пашню могут забросить, и на ее месте возникает залежь, куда при наличии источников диаспор внедряются луговые и степные растения. В работе поставлена цель – выявить особенности восстановления остепненных лугов на оставленной пашне с учетом расположения источников диаспор. Материал собран на юго-востоке Брянской области на территории памятника природы «Меловицкие склоны». Здесь на склонах сохранились уникальные полидоминантные остепненные луга с богатым флористическим составом. К остепненным лугам примыкает залежь, которая возникла в 2005 г., после объявления территории памятником природы. В работе использованы геоботанические, экологические и статистические методы. На остепненных лугах и залежи выполнено 44 геоботанических описания на площадках по 100 м². Для оценки видового разнообразия сообществ использовали следующие показатели: видовое богатство, видовая насыщенность, распределение видов сосудистых растений по эколого-ценотическим группам. Статистический анализ различий видового состава сообществ проведен с использованием метода случайных лесов (random forest). Исследования показали, что полидоминантная структура лугов с высоким видовым разнообразием формируется быстрее на залежи, которая непосредственно примыкает к богатым остепненным лугам, сохранившимся на склонах. Так, за 15 лет на этой части исследуемой залежи появилось более 60 % видов растений, зафиксированных на остепненных склонах. На залежь, удаленную от склона на 20–50 м, внедрилось около половины лугово-степных видов, а на расстоянии 50–100 м – только треть. При этом на удаленной части залежи преобладают растения, распространяемые ветром.

Ключевые слова: остепненный луг, залежь, восстановительная сукцессия, источник диаспор, флористическое разнообразие, эколого-ценотическая группа, зона широколиственных лесов, памятник природы «Меловицкие склоны»

Финансирование: работа выполнена в рамках реализации проекта «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6) и темы ГЗ заповедника «Брянский лес» (№ 1022090100010-8-1.6.20).

Для цитирования: Горнов А. В., Ручинская Е. В., Евстигнеев О. И., Гаврилюк Е. А. Восстановление остепненных лугов на залежи в зоне широколиственных лесов (Брянская область) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-3-4>

STEPPE MEADOWS REESTABLISHING ON ABANDONED ARABLE LANDS IN BROADLEAVED FOREST ZONE (BRYANSK REGION)

A.V. Gornov¹, E.V. Ruchinskaya², O.I. Evstigneev³, E.A. Gavriluk⁴

^{1, 2, 3, 4} Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^{1, 3} State Biosphere Nature Reserve "Bryansky Les", Nerussa Station, Bryansk Region, Russia

¹ aleksey-gornov@yandex.ru, ² ruchinskaya@cepl.rssi.ru

Abstract. Steppe meadows are unique grass ecosystems that exist in the broad-leaved forest belt. They are distinguished by a rich floristic composition and make a significant contribution to the biological diversity of the territories. The surviving communities are a source of diversity of steppe plants among cultivated lands. When abandoned, arable land becomes a fallow land. In the presence of diaspore sources, meadow and steppe plants are introduced to the fallow land. The goal of the work is to identify the features of the restoration of steppe meadows

on abandoned arable land, taking into account the location of diaspore sources. The material was collected in the southeast of the Bryansk region on the territory of the Melovitsky slopes nature monument. Here, rare polydominant steppe meadows with a rich floristic composition have been preserved on the slopes. The steppe meadows are adjacent to a fallow land that arose in 2005, after the territory was declared a nature monument. Geobotanical, ecological and statistical methods were used in the work. A total of 44 geobotanical descriptions were made on steppe meadows and fallow lands on 100 sq.m sites. Species richness, number of species, and distribution of vascular plant species by ecocoenotic groups were used to assess the species diversity of communities. Statistical analysis of differences in the species composition of communities was performed using the random forest method. The studies have shown that the polydominant structure of meadows with high species diversity is formed faster on the fallow land, which is directly adjacent to the rich steppe meadows preserved on the slopes. Thus, over fifteen years, more than 60% of the plant species recorded on the steppe slopes appeared on this part of the studied fallow. About half of the meadow-steppe species have penetrated the fallow land, 20–50 m from the slope, and only a third at a distance of 50–100 m. Anemochores predominate on the distant part (50–100 m) of the fallow land.

Keywords: steppe meadow, fallow land, progressive succession, source of diaspores, floristic diversity, ecological-cenotic group, broad-leaved forest zone, Natural monument Melovitsky slopes

Financing: the research was carried out as part of the most important innovative project of national importance «Development of a system for ground-based and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas fluxes in the territory of the Russian Federation, ensuring the creation of recording data systems on the fluxes of climate-active substances and the carbon budget in forests and other terrestrial ecological systems» (№ 123030300031-6) and the work of the Bryansk Forest Nature Reserve (1022090100010-8-1.6.20).

For citation: Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Evstigneev O.I., Gavrilyuk E.A. Steppe meadows reestablishing on abandoned arable lands in broadleaved forest zone (Bryansk region) . Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-3-4>

Введение

В лесном поясе Центральной и Восточной Европы существуют уникальные травяные экосистемы – остепненные луга [1–6]. Они, как правило, отличаются богатым флористическим составом и вносят значительный вклад в биологическое разнообразие лесных территорий. Распашка водоразделов привела к тому, что остепненные луга сохранились преимущественно на неудобьях: на крутых коренных склонах речных долин, в оврагах и по балкам [7–9]. Уцелевшие сообщества – рефугиумы разнообразия степных растений среди возделываемых угодий. Пашню могут забросить, и на ее месте возникает залежь, куда при наличии источников диаспор внедряются луговые и степные растения. Согласно официальной статистике в России более 4 млн гектаров необрабатываемой пашни [10], по другим оценкам, эта цифра может быть значительно больше [11, 12]. Залежи представляют собой территориальный резерв для поддержания и восстановления травяных экосистем, в том числе остепненных лугов. Они могут снова вовлекаться в сельское хозяйство и использоваться в качестве сенокосов и/или пастбищ как домашних, так и диких животных. Залежи в лесном поясе, которые не эксплуатируются, со временем зарастают древесной растительностью [13, 14]. Восстановлению травяных экосистем на оставленной пашне в разных природно-климатических зонах нашей

страны посвящена обширная литература [15–21]. В большинстве работ детально анализируются сукцессионная динамика сообществ во времени и особенности смены их флористического состава. Однако мало внимания уделяется дальности расположения источников диаспор целинных трав и способам их внедрения на залежь. В связи с этим в работе поставлена цель – выявить особенности восстановления остепненных лугов на оставленной пашне с учетом расположения источников диаспор.

Материалы и методы

Материал собран на юго-востоке Брянской области на территории памятника природы «Меловицкие склоны» (рис. 1,4). В ботанико-географическом плане район относится к зоне широколиственных лесов и расположен в пределах Среднерусской подпровинции Восточно-европейской провинции [22]. Территория урочища представляет собой отрезок долины р. Усожа. Правобережная часть долины – коренная, имеет высокие и крутые склоны южной и юго-западной экспозиций, которые подняты над поймой на 30–35 м. На склонах сохранились уникальные полидоминантные остепненные луга с богатым флористическим составом [5, 8, 23]. Здесь произрастают виды, включенные в Красную книгу Брянской области [24]: *Adenophora lilifolia* (L.) A.DC., *Anemonoides sylvestris* (L.) Galasso, Banfi & Soldano, *Aster amellus* L., *Carex*

humilis Leyss., *Cirsium pannonicum* Link., *Dianthus superbis* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Galetella linostris* (L.) Rchb.f., *Gentiana cruciata* L., *Iris aphylla* L., *Lathyrus pisiformis* L., *Linum flavum* L., *Orchis militaris* L., *Ostericum palustre* Besser, *Podospermum purpureum* (L.) W.D.J.Koch & Ziz, *Prunus cerasus* L., *Valeriana dubia* Bunge, *Veronica spuria* L. Два вида из них (*Iris aphylla*, *Orchis militaris*) включены в Красную книгу Российской Федерации [25]. Кроме того, на остепненных лугах отмечены редкие виды растений, которые нуждаются в охране и дополнительном

мониторинге: *Anthericum ramosum* L., *Orobancha alba* Stephan ex Willd., *Tanacetum corymbosum* (L.) Sch. Bip. и др. [24]. К склонам примыкает залежь, которая расположена на плакоре (рис. 1, В). Пашню оставили в 2005 г., после объявления территории памятником природы. В почвенном покрове зарастающей пашни отмечены агролесные почвы на лессовидных суглинках [26, 27]. Для склонов характерны выходы карбонатных пород и формирование литоземов – почв с развитым гумусовым горизонтом и мощностью мелкоземистой толщи менее 30 см [28].

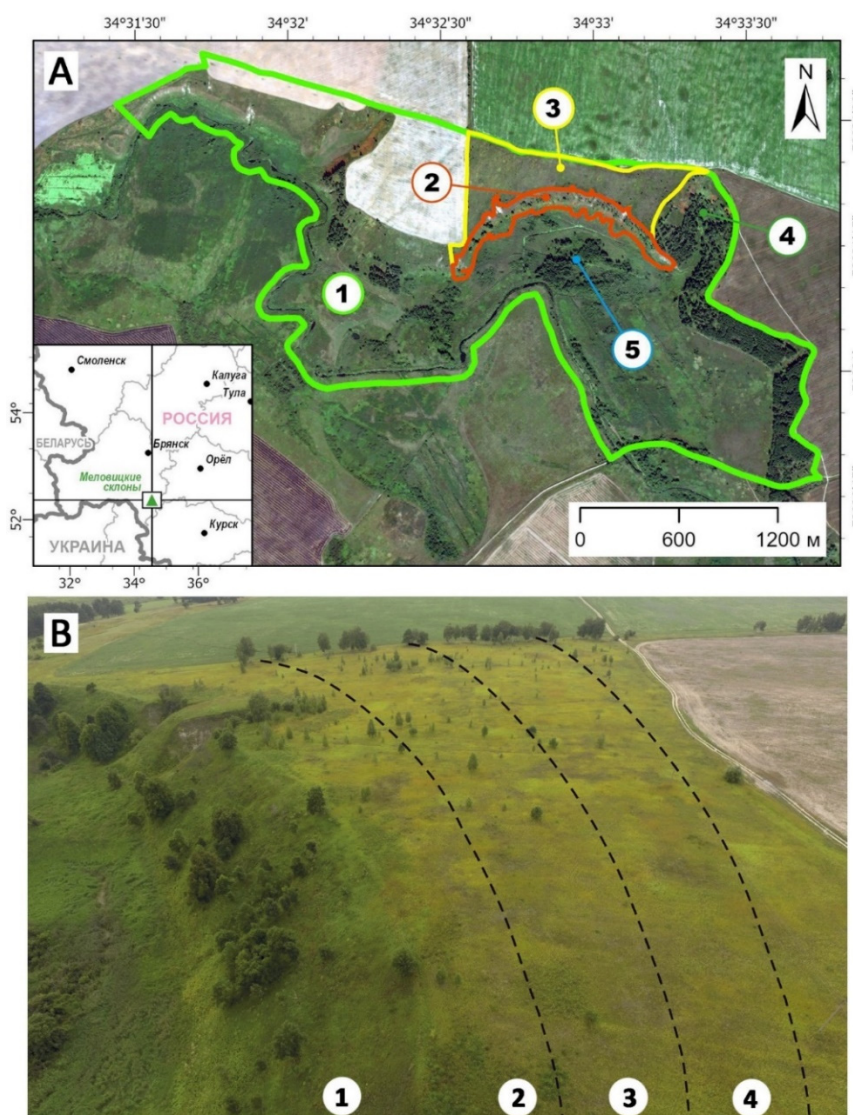


Рис. 1. Расположение памятника природы «Меловицкие склоны»: А – Памятник природы «Меловицкие склоны»: зеленая линия (1) – граница памятника природы; красная линия (2) – граница лугов на склоне; желтая линия (3) – граница лугов на залежи; 4 – сосняк с дубом разнотравный; 5 – пойменный ивняк (фоновое спутниковое изображение – Microsoft Bing Maps); В – остепненные луга: 1 – полидоминантные на склоне; 2 – полидоминантные на залежи; 3 – олигодоминантные на залежи; 4 – монодоминантные на залежи

Fig. 1. Location of the natural monument "Melovitsky slopes": А – Natural monument "Melovitsky slopes": green line (1) – boundary of the natural monument; red line (2) – boundary of meadows on the slope; yellow line (3) – boundary of meadows on the fallow land; 4 – pine forest with oak, mixed grasses; 5 – floodplain willow (background satellite image – Microsoft Bing Maps); В – steppe meadows: 1 – polydominant on the slope; 2 – polydominant on the fallow land; 3 – oligodominant on the fallow land; 4 – monodominant on the fallow land

В работе использованы геоботанические, экологические и статистические методы. Рассмотрим их подробнее. В каждом типе сообществ сделали по 11 геоботанических описаний на площадках по 100 м². Участие видов в сообществах оценивали по шкале Ж. Браун-Бланке [29]. Для каждого типа сообществ определяли частоту пожаров. Периодичность палов выявляли по возрасту побегов формирования у древесных растений, поврежденных огнем. Эти побеги появляются после пожара из спящих почек, расположенных в нижней части кустарника. Для оценки видового разнообразия сообществ использовали следующие показатели: видовое богатство, видовая насыщенность, распределение видов сосудистых растений по эколого-ценотическим группам (ЭЦГ). Видовое богатство – число видов в сообществе. Этот показатель определяли, как суммарное число видов на 11 площадках, которые относятся к одному типу сообществ. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под ЭЦГ, в соответствии с представлениями А. А. Ниценко [30], понимали группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с разными типами сообществ. В работе применяли классификацию ЭЦГ видов сосудистых растений, разработанную для Европейской России [31, 32]. Распределение видов в сообществе по ЭЦГ определяли по общему списку растений, встреченных на всех площадках. Статистический анализ различий видового состава сообществ проведен с использованием метода случайных лесов (aka random forest, [33]). Программная реализация выполнена в среде R [34] при помощи пакета ranger [35]. На основе результатов геоботанических описаний обучена классификационная модель, где в качестве маркеров классов исполь-

зовалась принадлежность площадок к сообществам на склонах и залежи, а в качестве независимых переменных – показатели обилия видов для каждой площадки. Для оценки разделимости сообществ применен показатель общей точности классификации – число правильно классифицированных элементов, отнесенное к общему объему выборки. Этот показатель оценивался по матрице ошибок, формируемой в процессе обучения модели методом out-of-bag предсказаний, который встроен в случайные леса [36]. При обучении случайных лесов также формируется матрица близости для всех элементов исходной выборки. Это позволяет с применением многомерного шкалирования визуализировать разделимость классов в виде двумерных диаграмм с условными осями, т.е. построить непрямую ординацию. Для оценки информативности переменных при обучении моделей использовался показатель среднего уменьшения общей точности модели – MDA (Mean Decrease in Accuracy). На основе показателей MDA определен набор наиболее значимых (с точки зрения показателей обилия) видов, которые обеспечивают разделимость анализируемых сообществ в ходе классификации.

Результаты и их обсуждение

Маршрутные исследования показали, что остепненные луга на склонах и на залежи отличаются видовым составом, доминирующими видами и участием степных растений. В результате статистической обработки материала установлено, что анализируемые сообщества могут быть разделены на основе показателей обилия и встречаемости видов со 100 % точностью (рис. 2). Ниже рассмотрим геоботаническую характеристику остепненных лугов на склонах и на залежи.

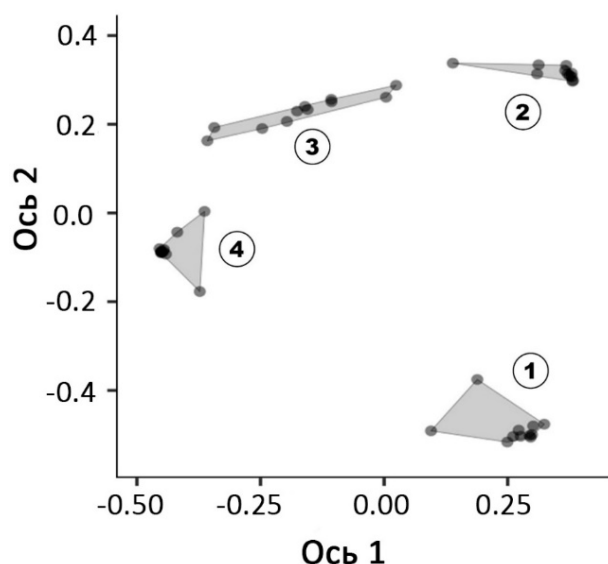


Рис. 2. Двумерная диаграмма разделимости растительных сообществ при обучении классификационных моделей методом случайных лесов на основе показателей обилия видов; остепненные луга:
1 – полидоминантные на склоне;
2 – полидоминантные на залежи;
3 – олигодоминантные на залежи;
4 – монодоминантные на залежи

Fig. 2. Two-dimensional diagram of separability of plant communities when training classification models using random forests based on species abundance indices; steppe meadows:
1 – polydominant on slope; 2 – polydominant on fallow land; 3 – oligodominant on fallow land; 4 – monodominant on fallow land

Полидоминантные остепненные луга на склонах. Эти сообщества сохранились в средней части крутых склонов, на которых невозможна распашка (рис. 3,А). Однако в сообществах случаются палы травы, которые заходят с плакоров, где незаконно используются в сельскохозяйственных целях. Пожары возникают преимущественно раз в два года. Благодаря тому, что в этой части склонов пожары случаются не ежегодно, в луговых сообществах все еще поддерживается полидоминантная структура. Содоминантами могут выступать *Aster amellus*, *Iris aphylla*, *Salvia pratensis*, *Stachys recta* L., *Vicia tenuifolia* Roth и др. (рис 3,В). Большинство из них являются значимыми видами при статистическом анализе геоботанических описаний остепненных лугов на склонах (рис. 4,А). Ценозы характеризуются высокими показателями видовой насыщенности и видового богатства (табл. 1). На 100 м² насчитывается в среднем 51 вид сосудистых растений, а всего на таких лугах встречено 98 видов. Существенный вклад в видовое разнообразие вносят степные и сухолуговые растения (рис. 5,А): *Ajuga genevensis* L., *Anemonoides sylvestris*, *Anthericum ramosum*, *Astragalus cicer* L., *Campanula bononiensis* L., *C. sibirica* L., *Carex humilis*,

Prunus cerasus, *Coronilla varia* L., *Galatella linosyris*, *Galium tinctorium* L., *G. Verum* L., *Linum flavum*, *Podospermum purpureum*, *Salvia pratensis*, *S. verticillata* L., *Viola hirta* L., *Peucedanum alsaticum* L. Некоторые из них образуют здесь устойчивые ценопопуляции. К таким растениям относятся *Anemonoides sylvestris*, *Anthericum ramosum* и *Iris aphylla* [37]. Встречаются влажно-луговые (*Festuca pratensis* Huds., *Succisa pratensis* Moench, *Thalictrum lucidum* L. и др.), неморально-опушечные (*Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Peucedanum cervaria*, *Laserpitium latifolium* L., *Lathyrus pisiformis*, L. *sylvestris* L. и др.) и черноольхово-опушечные (*Rubus caesius* L. и *Valeriana officinalis* L.) растения. Небольшое участие характерно для лесных видов: неморальных – *Convallaria majalis* L., *Corylus avellana* L., *Quercus robur* L., *Viola mirabilis* L., бореальных – *Frangula alnus* Mill., боровых – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Solidago virgaurea* L. и *Viola collina* Besser. Диаспоры лесных и опушечных видов на склоны, видимо, занесли животные и ветер из расположенного рядом сосняка с дубом разнотравного, а зачатки влажно-луговых и черноольховых – из пойменных сообществ, которые примыкают к склону (см. рис. 1,В).



Рис. 3. Полидоминантные остепненные луга на склонах:
А – общий вид; В – содоминант травостоя *Iris aphylla*

Fig. 3. Polydominant steppe meadows on slopes:
A – general view; В – codominant of the herbage *Iris aphylla*

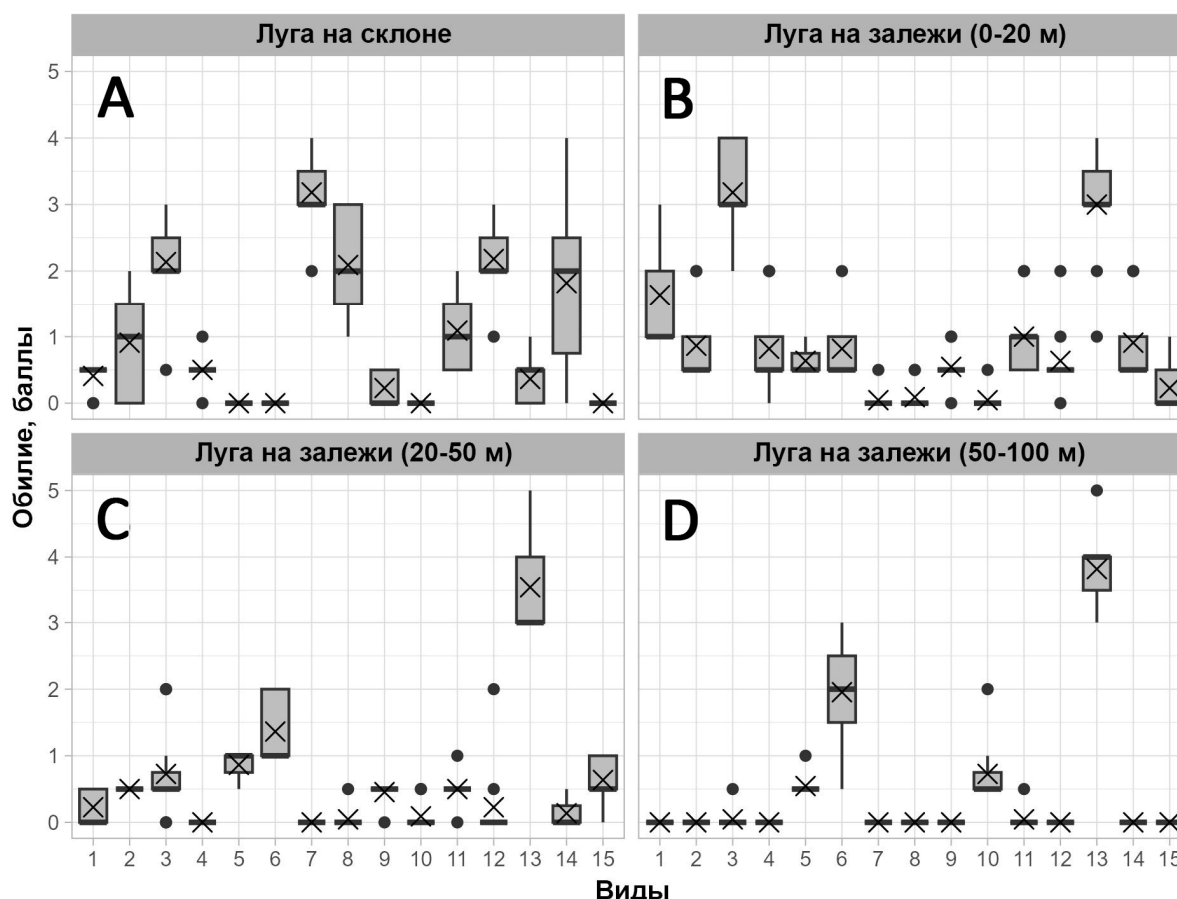


Рис. 4. Ящичковые диаграммы распределения показателей обилия на пробных площадях для 15 видов, наиболее значимых при разделении сообществ методом случайных лесов: 1 – *Trifolium montanum*; 2 – *Origanum vulgare*; 3 – *Bromus inermis*; 4 – *Galium verum*; 5 – *Erigeron annuus*; 6 – *Silene viscaria*; 7 – *Iris aphylla*; 8 – *Salvia pratensis*; 9 – *Knautia arvensis*; 10 – *Agrostis canina*; 11 – *Veronica teucrium*; 12 – *Stachys recta*; 13 – *Calamagrostis epigeios*; 14 – *Vicia tenuifolia*; 15 – *Trifolium arvense*. Остепненные луга: А – полидоминантные на склонах; В – полидоминантные на залежи; С – олигодоминантные на залежи; D – монодоминантные на залежи. Жирная горизонтальная линия – медиана; диагональное перекрестие – среднее; серый блок – межквартильный разброс (IQR); усы – разброс в диапазоне $\pm 1,5 \times \text{IQR}$; точки – выбросы

Fig. 4. Box plots of abundance distribution in sample plots for 15 species most significant for community separation using the random forest method: 1 – *Trifolium montanum*; 2 – *Origanum vulgare*; 3 – *Bromus inermis*; 4 – *Galium verum*; 5 – *Erigeron annuus*; 6 – *Silene viscaria*; 7 – *Iris aphylla*; 8 – *Salvia pratensis*; 9 – *Knautia arvensis*; 10 – *Agrostis canina*; 11 – *Veronica teucrium*; 12 – *Stachys recta*; 13 – *Calamagrostis epigeios*; 14 – *Vicia tenuifolia*; 15 – *Trifolium arvense*. Steppe meadows: A – polydominant on slopes; B – polydominant on fallow land; C – oligodominant on fallow land; D – monodominant on fallow land. Bold horizontal line – median; diagonal cross – mean; gray block – interquartile range (IQR); whiskers – range within $\pm 1.5 \times \text{IQR}$; dots – outliers

Таблица 1

Характеристика разнообразия видов сосудистых растений на остепненных лугах

Table 1

Characteristics of the diversity of vascular plant species in steppe meadows

Показатели разнообразия	Остепненные луга			
	полидоминантные на склонах	полидоминантные на залежи	олигодоминантные на залежи	монодоминантные на залежи
Видовая насыщенность / среднее число видов на 100 м ²	51 ± 1,2	53,8 ± 0,1	47,8 ± 1,0	34,4 ± 1,3
Диапазон числа видов на 100 м ²	44–56	51–58	42–54	27–39
Видовое богатство / общее число видов на 11 площадках по 100 м ²	98	102	97	72

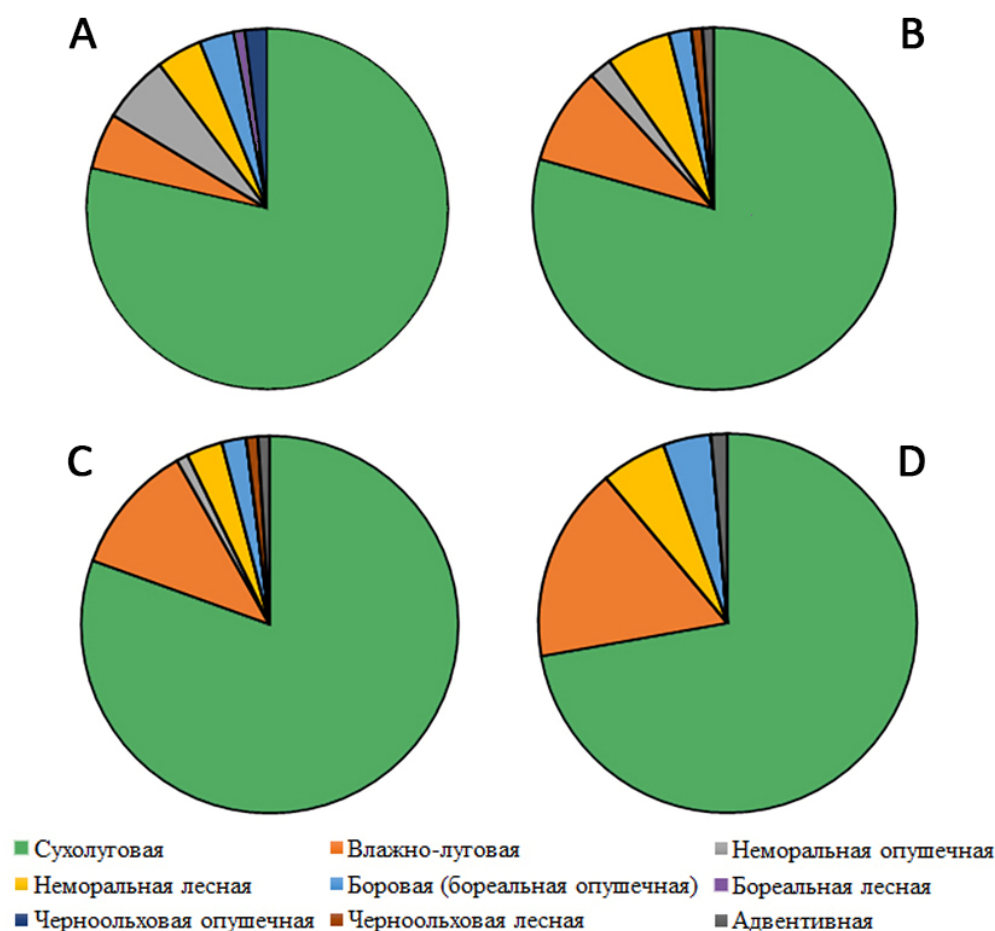


Рис. 5. Соотношение эколого-ценотических групп растений на остепненных лугах (%).
Остепненные луга: А – полидоминантные на склонах; В – полидоминантные на залежи;
С – олигодоминантные на залежи; D – монодоминантные на залежи

Fig. 5. The ratio of ecological and cenotic groups of plants in steppe meadows (%).
Steppe meadows: A – polydominant on slopes; B – polydominant on fallow land;
C – oligodominant on fallow land; D – monodominant on fallow land

Полидоминантные остепненные луга на залежи (0–20 м от склона). Они расположены на плакоре и примыкают к остепненным лугам, которые находятся на склонах (рис. 6,А). За время оставления пашни здесь сформировались сообщества, в которых содоминируют *Bromus inermis* Leyss., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klásk., *Genista tinctorial* L., *Poa angustifolia* L., *Trifolium montanum* L. и др. Луга, расположенные рядом со склонами, характеризуются максимальными показателями видового разнообразия (см. табл. 1).

Видовая насыщенность сообщества составляет 54 вида, а видовое богатство – 102. Это обусловлено сочетанием залежных и лугово-степных видов. К залежным видам относятся *Cichorium intybus* L., *Erigeron canadensis* L., *Herniaria glabra* L., *Erigeron annuus* (L.) Desf., *Silene viscaria* Jess., *Trifolium arvense* L. и др. Для перечисленных трав оставленная пашня – одно из основных мест обитания [38, 39]. Часть из них наряду с лугово-степными растениями, внедрившимися

со склонов – значимые виды в статистическом анализе геоботанических описаний (рис. 4,В). Это подтверждает сукцессионную связь между полидоминантными остепненными лугами на склонах и залежи. Из редких растений здесь отмечены единичные особи мирмекохора *Iris aphylla* и орнитохора *Anthericum ramosum*, а также другие виды, такие как *Carex humilis*, *Peucedanum cervaria*, *Pyrethrum corymbosum*, *Salvia pratensis*, *Thalictrum minus*, *Xanthoselinum alsaticum*, которые распространяются автохорно. В эколого-ценотической структуре сообществ по обилию и встречаемости преобладают виды сухолуговой группы (рис. 5,В). К ним относятся: *Allium oleraceum* L., *Artemisia campestris* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Briza media* L., *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Euphorbia semivillosa* Prokh., *Festuca pratensis*, *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Weston, *Lotus corniculatus* L., *Peucedanum oreoselinum* Moench, *Phleum pretense* L. и др. Более половины этих видов – степные. Влажно-луговые растения (*Galium*

mollugo L., *Rumex acetosa* L., *R. crispus* L. и др.) характеризуются незначительным обилием при высокой встречаемости. Боровую группу формируют анемохоры – *Pteridium aquilinum* и *Solidago virgaurea*. Неморальные опушечные растения представлены *Peucedanum cervaria* (L.) Lapeyr. и *Tanacetum corymbosum*. Неморальная лесная группа состоит из древесных видов: *Betula pendula* Roth, *Corylus avellana*, *Populus tremula* L., *Quercus robur*, *Salix caprea* L. Из них

в генеративное состояние удалось перейти только единичным особям березы. Остальные группы немногочисленны: черноольховая лесная представлена *Salix cinerea* L., а адвентивная – *Lupinus polyphyllus* Lindl. Большая часть доминирующих в сообществе видов относится к геофитам – их почки возобновления находятся в почве, что позволяет растениям переживать пожары. За 15 лет в сообщество внедрилось более 60 % видов с остепненного склона.

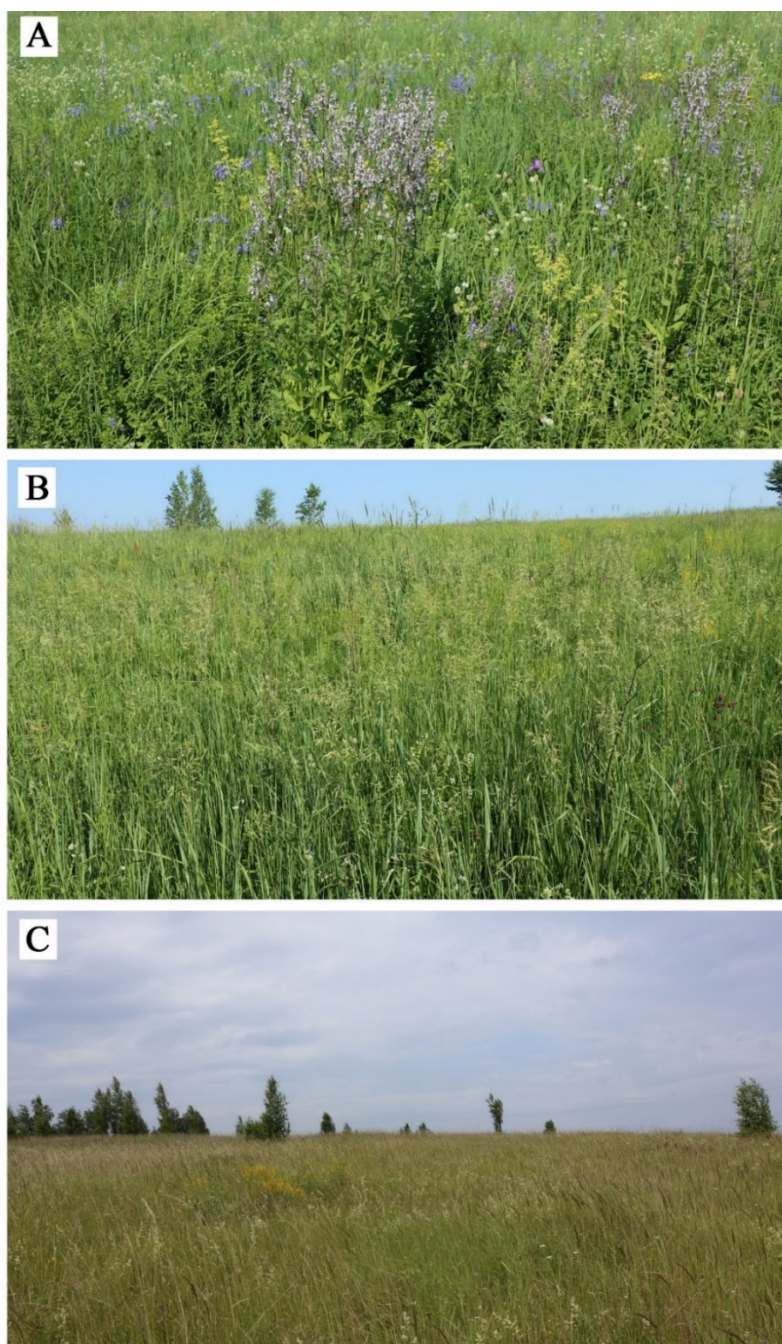


Рис. 6. Остепненные луга на залежи:
А – полидоминантные (0–20 м от склона); В – олигодоминантные (20–50 м от склона); С – монодоминантные (50–100 м от склона)

Fig. 6. Steppe meadows on fallow land:
А – polydominant (0–20 m from the slope); В – oligodominant (20–50 m from the slope); С – monodominant (50–100 m from the slope)

Олигодоминантные остепненные луга на залежи (20–50 м от склона). На расстоянии 20–50 м от склона состав доминирующих видов изменяется. Здесь в травостое содоминируют анемохорные *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Hieracium umbellatum* L. и зоохорные *Bromus inermis*, *Poa angustifolia* (рис. 6, B). Видовое разнообразие в этом сообществе ниже, чем на полидоминантных лугах (см. табл. 1). Больше половины видов – залежные. К ним относятся: *Daucus carota* L., *Elytrigia repens* (L.) Gould, *Nonea pulla* DC., *Fallopia convolvulus* (L.) Á.Löve, *Gypsophila muralis* L., *Rumex acetosella* L., *Vicia angustifolia* Reichard, *V. hirsuta* (L.) Gray, *V. tetrasperma* (L.) Schreb. и др. Из редких растений здесь отмечены зоохор *Anthericum ramosum*, анемохоры *Anemone sylvestris* и *Aster amellus*, и виды, которые в отсутствии крупных животных распространяются автохорно: *Peucedanum cervaria*, *Salvia pratensis*, *Thalictrum minus* L. и *Xanthoselinum alsaticum*. Среди значимых видов, диагностирующих олигодоминантные луга, есть как залежные, так и лугово-степные растения. Однако участие последних меньше, чем на предыдущей стадии восстановления лугов (см. рис. 4, C). В эколого-ценотической структуре преобладает сухолуговая группа (рис. 5, C). Состав влажно-луговой группы практически такой, как и в сообществе, примыкающем к склону. Бореальная опушечная группа представлена двумя видами-анемохорами: *Pinus sylvestris* L. и *Solidago virgaurea*. Неморальную лесную группу формируют древесные растения – *Betula pendula*, *Pyrus communis* L., *Quercus robur*. Из этих видов только береза смогла перейти в виргинильное состояние. Остальные группы немногочисленны: черноольховая лесная представлена *Salix cinerea*, адвентивная – *Lupinus polyphyllus*, неморальная опушечная – *Peucedanum cervaria*. За 15 лет на эту часть залежи внедрилось около половины видов со склона.

Монодоминантные остепненные луга на залежи (50–100 м от склона). В настоящее время здесь доминирует только анемохор *Calamagrostis epigeios* (см. рис. 6, C). Его легкие зерновки снабжены многочисленными длинными волосками на оси колоска, которые превышают цветковые чешуи. Это увеличивает парусность диаспор и позволяет им улетать на большие расстояния [40–43]. В результате злак появляется на залежи одним из первых, а затем, благодаря высокой вегетативной подвижности, начинает доминировать. Перечисленное определяет, что вейник – один из немногих значимых видов в статистическом анализе геоботанических описаний монодоминантных остепненных лугов

на залежи (рис. 4, D). *Bromus inermis*, как возможный содоминант, появляется в сообществе значительно позже. Его семена распространяют в основном копытные эпи- и эндозоохорным способами [44, 45]. Однако сейчас на территории памятника природы и в его окрестностях дикие копытные крайне редки, а домашние – не выпасаются. Диаспоры рассеиваются преимущественно анемо- и автобарохорно. Поэтому участие костреца в сообществе на расстоянии 50–100 м от склона минимально. Из залежных видов, которые отличаются высоким постоянством, половина относится к анемохорам: *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem., *Equisetum arvense* L., *Erigeron annuus* (L.), *Jacobaea vulgaris* Gaertn., *Picris hieracioides* Sm., *Pilosella bauhini* (Schult.) Arv.-Touv., *P. officinarum* Vaill., *Solidago virgaurea*. В отсутствии копытных зарастанию залежи способствуют мелкие мышевидные грызуны, которые перемещают диаспоры синзоохорно, и птицы, разносящие зачатки эндозоохорно [40]. К этим растениям относятся: *Artemisia campestris*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Convolvulus arvensis*, *Genista tinctoria*, *Medicago falcata*, *Oenothera biennis*, *Vicia angustifolia*, *V. cracca*, *V. hirsuta*, *V. tetrasperma* и др. За 15 лет из 98 растений, которые отмечены на полидоминантных остепненных лугах на склонах, здесь появилась только одна треть. Наиболее интересные из них: *Astragalus glycyphyllos*, *Campanula sibirica*, *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Pentanema hirtum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico & M.M.Mart.Ort., *Pentanema salicinum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico & M.M.Mart.Ort., *Trifolium alpestre* L., *Veronica teucrium* L., *Peucedanum alsaticum*. Из этих видов к редким относится анемохор *Pentanema hirtum*. Другие редкие растения, которые распространяются автобарохорно и зоохорно, еще не успели проникнуть на эту часть залежи. Видовая насыщенность сообществ составляет 34 вида, а видовое богатство – 72 (см. табл. 1).

Заключение

Восстановление остепненных лугов на залежи в зоне широколиственных лесов определяется наличием источника диаспор лугово-степных растений, дальностью и способами их распространения. Полидоминантная структура лугов с высоким видовым разнообразием формируется быстрее на залежи, которая непосредственно примыкает к богатым остепненным лугам, сохранившимся на склонах. Лугово-степные растения внедряются на оставленную

пашню при помощи авто-, анемо- и зоохории. Так, за пятнадцать лет на этой части исследуемой залежи появилось более 60 % видов растений, зафиксированных на остепненных склонах. Такие луга обладают максимальными значениями флористического разнообразия, поскольку кроме лугово-степных видов здесь широко представлены сорно-полевые растения. На залежь, удаленную от склона на 20–50 м, внедрилось около половины лугово-степных видов, а на расстоянии 50–100 м – только треть. При этом на удаленной части залежи преобладают растения, распространяемые ветром.

Разнообразие лугово-степных растений на исследуемой залежи могло быть и выше, поскольку источник диаспор – полидоминантный остепненный луг находится в относительной близости. Однако из-за отсутствия копытных животных, которые могут массово переносить диаспоры растений, внедрение зоохорных видов ограничено. Среди животных восстановительной сукцессии способствуют муравьи, мышевидные грызуны и птицы. При этом на залежи регулярно происходят губительные палы, которые ограничивают внедрение и приживание лугово-степных и древесных видов растений.

Список литературы

1. Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М. : ГЕОГРАФИЗ, 1951. 328 с.
2. Pärtel M., Bruun H. H., Sammul M. Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation // *Grassland Science in Europe*. 2005. Vol. 10. P. 1–14.
3. Булохов А. Д. Типология лугов Брянской области. Брянск : Курсив, 2009. 219 с.
4. Feurdean A., Marinova E., Nielsen A. B. [et al.]. Origin of the forest steppe and exceptional grassland diversity in Transylvania (central-eastern Europe) // *Journal of Biogeography*. 2015. Vol. 42. P. 951–963.
5. Горнов А. В., Ручинская Е. В., Евстигнеев О. И., Панасенко Н. Н. Памятник природы «Меловицкие склоны»: структура и динамика растительного покрова. М. : Цифровичок, 2020. 126 с.
6. Тишков А. А., Белоновская Е. А., Титова С. В. Степи и луга в обзоре «Temperate grasslands and shrublands of Russia» (2020) // *Вопросы степеведения*. 2021. № 1. С. 21–47.
7. Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране) / под ред. А. Д. Булохова. Брянск, 2012. 144 с.
8. Евстигнеев О. И., Ручинская Е. В., Горнов А. В. Изменение остепненных лугов в широколиственно-лесной зоне под воздействием палов и хозяйственной деятельности (Брянская обл.) // *Ботанический журнал*. 2018. Т. 103, № 12. С. 1552–1564.
9. Chytry K., Willner W., Chytry M. [et al.]. Central European forest–steppe: An ecosystem shaped by climate, topography and disturbances // *Journal of Biogeography*. 2022. Vol. 49. P. 1006–1020.
10. Доклад о состоянии и использовании земель сельскохозяйственного назначения Российской Федерации в 2021 году. М. : Росинформагротех, 2022. 356 с.
11. Люри Д. И., Горячкин С. В., Караваева Н. А. [и др.]. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постаграгенное восстановление растительности и почв. М. : ГЕОС, 2010. 416 с.
12. Романовская А. А., Коротков В. Н., Карабань Р. Т., Смирнов Н. С. Динамика элементов баланса углерода на неиспользуемых пахотных угодьях Валдайской возвышенности // *Экология*. 2012. № 5. С. 347–352.
13. Евстигнеев О. И., Воеводин П. В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 2013. Т. 118, № 4. С. 64–70.
14. Москаленко С. В., Бобровский М. В. Возобновление деревьев на бывших пахотных землях в заповеднике «Калужские засеки» // *Бюлл. Брянского отделения РБО*. 2014. Т. 1, № 3. С. 48–54.
15. Танфильев Г. И. Ботанико-географические исследования в степной полосе // *Труды Экспедиции, снаряженной Лесным департаментом под руководством профессора Докучаева. Научный отдел: отчет Министерству земледелия и государственных имуществ*. 1898. Т. 2. С. 1–2133.
16. Лавренко Е. М. Степи СССР // *Растительность СССР*. М. ; Л., 1940. Т. 2. С. 1–265.
17. Семенова-Тян-Шанская А. М. Восстановление растительности на степных залежах // *Ботанический журнал*. 1953. Т. 38, № 6. С. 862–873.
18. Новикова Л. А., Полозова М. О. Восстановление растительности на залежах «Островцовской лесостепи» // *Вестник Оренбургского гос. ун-та*. 2009. № 6. С. 286–289.
19. Овчарова Н. В. Флора и растительность залежей правобережья р. Оби (Алтайский край). Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2015. 250 с.
20. Телеснина В. М., Климович Е. Ю. Особенности постагрогенной динамики растительности в южной тайге (на примере Костромской области) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2015. Т. 120, № 3. С. 47–59.
21. Титлянова А. А., Самбуу А. Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
22. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 429 с.
23. Босек П. З. О распространении степных растений на территории Брянской области // *Ботанический журнал*. 1980. Т. 65, № 6. С. 829–836.

24. Красная книга Брянской области / ред. А. Д. Булохов, Н. Н. Панасенко, Ю. А. Семенищенков, Е. Ф. Ситникова. 2-е изд. Брянск : РИО БГУ, 2016. 432 с.
25. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
26. Антыков А. Я. Почвы Брянской области. Брянск, 1958. 162 с.
27. Волкова Н. И., Жучкова В. К. Полесско-опольские ландшафтные экотоны // Вестник Воронежского университета. География, Геоэкология. 2000. № 1. С. 26–30.
28. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
29. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.
30. Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.
31. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г. [и др.]. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия : учеб.-метод. пособие. М., 2002. С. 145–194.
32. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
33. Breiman L. Random forests // Machine Learning. 2001. Vol. 45, № 1. P. 5–32.
34. Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2022. R Version 4.2.0. URL: <https://www.R-project.org>
35. Wright M. N., Ziegler A. A. Fast Implementation of Random Forests for High Dimensional Data in C++ and R // J. Statistical Software. 2017. Vol. 77, № 1. P. 1–17.
36. Breiman L. Out-of-bag estimation. – Technical report. Berkeley : Statistics Department University of California, 1996. P. 1–13.
37. Ручинская Е. В. Структурное и видовое разнообразие растительности остепненных лугов в зоне широколиственных лесов (на примере памятника природы «Меловицкие склоны», Брянская обл.) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2019. 197 с.
38. Туганаев А. В., Туганаев В. В. Состав, структура и эволюция агроэкосистем Европейской России (лесная и лесостепная зоны) в средневековье (VI–XVI вв. н.э.). Ижевск : Удмуртский университет, 2007. 198 с.
39. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
40. Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М. : Изд-во Московского университета, 1957. 358 с.
41. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л. : Наука, 1987. 160 с.
42. Цвелев Н. Н. Порядок злаки (*Poales*) // Жизнь растений. М. : Просвещение, 1982. Т. 6. С. 341–378.
43. Уланова Н. Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Т. 10. С. 4–19.
44. Заболоцкая Л. В. Питание и естественные корма зубров // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. М., 1957. Т. 1. С. 66–143.
45. Jaroszewicz B., Pirożnikow E. Diversity of plant species eaten and dispersed by the European bison *Bison bonanus* in Białowieża forest // European bison conservation Newsletter. 2008. Vol. 1. P. 14–29.

References

1. Komarov N.F. *Etapy i faktory evolyutsii rastitel'nogo pokrova chernozemnykh stepey* = Stages and factors of evolution of vegetation cover of chernozem steppes. Moscow: GEOGRAFGIZ, 1951:328. (In Russ.)
2. Pärtel M., Bruun H.H., Sammul M. Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation. *Grassland Science in Europe*. 2005;10:1–14.
3. Bulokhov A.D. *Tipologiya lugov Bryanskoy oblasti* = Typology of meadows of the Bryansk region. Bryansk: Kursiv, 2009:219. (In Russ.)
4. Feurdean A., Marinova E., Nielsen A. B. et al. Origin of the forest steppe and exceptional grassland diversity in Transylvania (central-eastern Europe). *Journal of Biogeography*. 2015;42:951–963.
5. Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Evstigneev O.I., Panasenکو N.N. *Pamyatnik prirody «Melovitskie sklony»: struktura i dinamika rastitel'nogo pokrova* = Natural monument "Melovitsky slopes": structure and dynamics of vegetation cover. Moscow: Tsifrovichok, 2020:126. (In Russ.)
6. Tishkov A.A., Belonovskaya E.A., Titova S.V. Steppes and meadows in the review "Temperate grasslands and shrublands of Russia" (2020). *Voprosy stepovedeniya* = Issues of Steppe Studies. 2021;(1):21–47. (In Russ.)
7. Bulokhov A.D. (ed.). *Zelenaya kniga Bryanskoy oblasti (rastitel'nye soobshchestva, nuzhdayushchiesya v okhrane)* = Green Book of the Bryansk Region (plant communities in need of protection). Bryansk, 2012:144. (In Russ.)
8. Evstigneev O.I., Ruchinskaya E.V., Gornov A.V. Changes in steppe meadows in the broadleaf forest zone under the influence of fires and economic activity (Bryansk region). *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 2018;103(12):1552–1564. (In Russ.)
9. Chytry K., Willner W., Chytry M. et al. Central European forest–steppe: An ecosystem shaped by climate, topography and disturbances. *Journal of Biogeography*. 2022;49:1006–1020.
10. *Doklad o sostoyanii i ispol'zovanii zemel' sel'skokhozyaystvennogo naznacheniya Rossiyskoy Federatsii v 2021 godu* = Report on the status and use of agricultural lands in the Russian Federation in 2021. Moscow: Rosinformagrotekh, 2022:356. (In Russ.)

11. Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A. et al. *Dinamika sel'skokhozyaystvennykh zemel' Rossii v XX v. i postagragennoe vosstanovlenie rastitel'nosti i pochv = Dynamics of agricultural lands in Russia in the 20th century and post-damaged restoration of vegetation and soils*. Moscow: GEOS, 2010:416. (In Russ.)
12. Romanovskaya A.A., Korotkov V.N., Karaban' R.T., Smirnov N.S. Dynamics of carbon balance elements on unused arable lands of the Valdai Upland. *Ekologiya = Ecology*. 2012;(5):347–352. (In Russ.)
13. Evstigneev O.I., Voevodin P.V. Formation of forest vegetation in meadows (using the example of the Nerusso-Desnyansky Polesie). *Byull. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2013;118(4):64–70. (In Russ.)
14. Moskalenko S.V., Bobrovskiy M.V. Regeneration of trees on former arable lands in the Kaluga Zaseki Nature Reserve. *Byull. Bryanskogo otdeleniya RBO = Bulletin of the Bryansk branch of Russian Botanical Society*. 2014;1(3):48–54. (In Russ.)
15. Tanfil'ev G.I. Botanical and geographical research in the steppe zone. *Trudy Ekspeditsii, snaryazhennoy Lesnym departamentom pod rukovodstvom professora Dokuchaeva. Nauchnyy otdel: otchet Ministerstvu zemledeliya i gosudarstvennykh imushchestv. = Proceedings of the Expedition equipped by the Forestry Department under the leadership of Professor Dokuchaev. Scientific Department: Report to the Ministry of Agriculture and State Property*. 1898;2:1–2133. (In Russ.)
16. Lavrenko E.M. USSR steppes. *Rastitel'nost' SSSR = USSR vegetation*. Moscow; Leningrad, 1940;2:1–265. (In Russ.)
17. Semenova-Tyan-Shanskaya A.M. Restoration of vegetation on steppe fallow lands. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1953;38(6):862–873. (In Russ.)
18. Novikova L.A., Polozova M.O. Restoration of vegetation on fallow lands «Ostrovsky forest steppe». *Vestnik Orenburgskogo gos. un-ta = Bulletin of Orenburg State University*. 2009;(6):286–289. (In Russ.)
19. Ovcharova N.V. *Flora i rastitel'nost' zalezhey pravoberezh'ya r. Obi (Altayskiy kray) = Flora and vegetation of the fallow lands of the right bank of the Ob River (Altai Krai)*. Barnaul: Izd-vo Alt. un-ta, 2015:250. (In Russ.)
20. Telesnina V.M., Klimovich E.Yu. Peculiarities of postagrogenic dynamics of vegetation in the southern taiga (using the Kostroma region as an example). *Byul. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2015;120(3):47–59. (In Russ.)
21. Titlyanova A.A., Sambuu A.D. *Suktsessii v travyanykh ekosistemakh = Successions in grass ecosystems*. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2016:191. (In Russ.)
22. Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M. (eds.). *Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR = Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
23. Bosek P.Z. On the distribution of steppe plants in the Bryansk region. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1980;65(6):829–836. (In Russ.)
24. Bulokhov A.D., Panasenkov N.N., Semenishchenkov Yu.A., Sitnikova E.F. (ed.). *Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti = Red book of the Bryansk region*. 2nd ed. Bryansk: RIO BGU, 2016:432. (In Russ.)
25. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) = Red book of the Russian Federation (plants and fungi)*. Moscow, 2008:855. (In Russ.)
26. Antykov A.Ya. *Pochvy Bryanskoy oblasti = Soils of the Bryansk region*. Bryansk, 1958:162. (In Russ.)
27. Volkova N.I., Zhuchkova V.K. Polessko-Opolsky landscape ecotones. *Vestnik Voronezhskogo universiteta. Geografiya, Geoekologiya = Voronezh University Bulletin. Geography, Geoecology*. 2000;(1):26–30. (In Russ.)
28. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii = Classification and diagnostics of soils in Russia*. Smolensk: Oykumena, 2004:342. (In Russ.)
29. 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.)
30. Nitsenko A.A. On the study of the ecological structure of vegetation cover. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1969;54(7):1002–1014. (In Russ.)
31. Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Khanina L.G. et al. Population and phytocenotic methods of vegetation biodiversity analysis. *Sokhranenie i vosstanovlenie bioraznoobraziya: ucheb.-metod. Posobie = Conservation and restoration of biodiversity: study guide*. Moscow, 2002:145–194. (In Russ.)
32. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' = Eastern European forests: history in the Holocene and the present*. Moscow: Nauka, 2004;(bk.1):479. (In Russ.)
33. Breiman L. Random forests. *Machine Learning*. 2001;45(1):5–32.
34. Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. 2022. *R Version 4.2.0*. Available at: <https://www.R-project.org>
35. Wright M.N., Ziegler A.A. Fast Implementation of Random Forests for High Dimensional Data in C++ and R. *J. Statistical Software*. 2017;77(1):1–17.
36. Breiman L. *Out-of-bag estimation. – Technical report*. Berkeley: Statistics Department University of California, 1996:1–13.
37. Ruchinskaya E.V. Structural and species diversity of vegetation of steppe meadows in the zone of broad-leaved forests (for example, the memorial site of the Melovitsky Slopes nature reserve, Bryansk region): PhD dissertation. Moscow, 2019:197. (In Russ.)
38. Tuganaev A.V., Tuganaev V.V. *Sostav, struktura i evolyutsiya agroekosistem Evropeyskoy Rossii (lesnaya i lesostepnaya zony) v srednevekov'e (VI–XVI vv. n.e.) = Composition, structure and evolution of agroecosystems of*

European Russia (forest and forest-steppe zones) in the Middle Ages (VII–XVI centuries CE). Izhevsk: Udmurtskiy universitet, 2007:198. (In Russ.)

39. Maevskiy P.F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii. 11-e izd.* = *Flora of the middle zone of the European part of Russia. 11th edition*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014:635. (In Russ.)
40. Levina R.E. *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan* = *Methods of dispersal of fruits and seeds*. Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1957:358. (In Russ.)
41. Levina R.E. *Morfologiya i ekologiya plodov* = *Morphology and ecology of fruits*. Leningrad: Nauka, 1987:160. (In Russ.)
42. Tsvelev N.N. Order cereals (Poales). *Zhizn' rasteniy* = *Plant life*. Moscow: Prosveshchenie, 1982;6:341–378. (In Russ.)
43. Ulanova N.G. Reed grass. *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* = *Biological flora of the Moscow region*. Moscow, 1995;10:4–19. (In Russ.)
44. Zabolotskaya L.V. Nutrition and natural food of bison. *Tr. Prioksko-Terrasnogo gos. Zapovednika* = *Proceedings of Prioksko-Terrasny State Nature Reserve*. Moscow, 1957;1:66–143. (In Russ.)
45. Jaroszewicz B., Pirożnikow E. Diversity of plant species eaten and dispersed by the European bison *Bison bonanus* in Białowieża forest. *European bison conservation Newsletter*. 2008;1:14–29.